ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ГЛОБАЛЬНОГО КЛИМАТА И ЭКОЛОГИИ

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА И МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ

ТОМ XIV

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ 1992

USSR STATE COMMITTEE
FOR HYDROMETEOROLOGY

USSR ACADEMY
OF SCIENCES

INSTITUTE OF GLOBAL CLIMATE AND ECOLOGY

PROBLEMS OF ECOLOGICAL MONITORING AND ECOSYSTEM MODELLING

VOLUME XIV

ST. PETERSBURG GIDROMETEOIZDAT 1992

УДК 551.510.42

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

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

Посвящена развитию биоклиматологических и экологических аспектов проблемы оценки реакции экосистем суши на внешнее воздействие. Рассматриваются также соответствующие аспекты мониторинга и математического моделирования.

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

The book deals with bioclimatological and ecological aspects of the problem of terrestrial ecosystems response evaluation to the exogenous impact. Respective aspects of monitoring and mathematical modelling are considered as well.

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

П $\frac{1502000000\text{-}015}{069(02)\text{-}92}$ 8-91

ISBN 5-286-00655-8

© Институт глобального климата и экологии Госгидромета СССР и АН СССР, 1992

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 7

Научное обоснование и опыт экологического мониторинга

Ю. А. Израэль, С. М. Семенов, М. А. Хачатуров. Биоклиматология и актуальные проблемы оценки последствий глобального изменения климата для экосистем суши 8

И. П. Балабина. Влияние способа внесения гербицида группы 2,4-Д на популяционную динамику почвообитающих коллембол 21

П. А. Колосов, А. А. Минин. Тенденции изменений параметров климата и продуктивности растительности на территории СССР за последние 40 лет 31

М. С. Малинина, Г. В. Мотузова. Исследование почвенного раствора в целях экологического мониторинга 40

А. А. Минин. Пространственно-временна́я изменчивость дат наступления некоторых фенофаз у березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh) на Русской равнине 49

Г. В. Мотузова. Уровни и природа варьирования содержания микроэлементов в почвах лесных биогеоценозов 57

О. Н. Пономарева. Изменения биологии почвенных ногохвосток под влиянием гербицидов 68

К. Р. Седов, Е. В. Смирнова, А. В. Кулинский, М. Г. Полонская, Т. Д. Большакова. Мониторинг состояния антропоэкологического напряжения у коренного населения Крайнего Севера 78

Т. А. Соколова, Т. Я. Дронова, Н. Л. Коробова. О варьировании некоторых показателей кислотно-основных свойств подзолистых почв в связи с задачами почвенно-химического мониторинга 87

Б. Н. Фомин, И. Я. Николишин, Г. Н. Воронская. Исследование миграции ртути и кадмия в системе атмосфера—растение—почва с использованием изотопно-трассерных экспериментов в многоотсековых экостатах 103

М. В. Чемерис. Структура энтомокомплексов ксилофагов заповедника «Кивач» 119

С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа, Г. Фриттс. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала 125

Математическое моделирование экосистем

Н. А. Аджабян, Д. О. Логофет. Динамика размеров популяций в трофических цепях 135

М. Я. Антоновский, В. М. Бухштабер, Л. С. Векслер, Ж. П. Малингро. Статистический анализ данных по глобальному индексу вегетации . 153

С. В. Багоцкий. Математические модели многовидовых водорослевых комплексов 173

С. А. Бочкарев, Т. Г. Гильманов. Математическая модель таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) 188

С. А. Зелтынь. Оценка параметров бинарного случайного поля встречаемости биологических объектов в пространстве 205

М. Д. Корзухин, М. Т. Тер-Микаэлян. Теория конкуренции за свет и воду в gap-модели 220

Ю. Н. Перельмутер. Моделирование стратегий охраны поверхностных вод в городе (очистка сточных вод) 231

С. М. Семенов, М. А. Хачатуров. Анализ взаимосвязи прироста деревьев и климатических факторов по данным дендроклиматохронологических наблюдений 238

CONTENTS

Preface 7

Scientific Basis and Practice of Ecological Monitoring

Yu. A. Izrael, S. M. Semenov, M. A. Khachaturov. Bioclimatology and urgent problems of assessing the consequences of global climate change for terrestrial ecosystems 20

I. P. Balabina. The influence of a 2,4-D herbicide application procedure on the population dynamics of soil-dwelling collembola 30

P. A. Kolosov, A. A. Minin. Trends in climate and productivity parameter changes over the last 40 years in the USSR 39

M. S. Malinina, G. V. Motuzova. Soil solution studies for the purposes of ecological monitoring 49

A. A. Minin. Spatiotemporal variability of the onset dates of some phenological phases in *Betula verrucosa* Ehrh. over the Russian Plain . . 57

G. V. Motuzova. Levels and nature of trace element variations in soils of forest biogeocenoses 68

O. N. Ponomareva. Herbicide-induced changes in soil collembola biology 78

K. R. Sedov, Ye. V. Smirnova, A. V. Kulinsky, M. G. Polonskaya, T. D. Bolshakova. Monitoring of the state of the anthropoecological stress in the native population of the Far North 87

T. A. Sokolova, T. Ya. Dronova, N. L. Korobova. On the variation of some indices of acid/basic properties of podzolic soils relative to the problems of soil monitoring 103

B. N. Fomin, I. Ya. Nikolishin, G. N. Voronskaya. Studies on mercury and cadmium migration within the atmosphere—plant—soil system using isotope tracer experiments in multicompartment ecostats 118

M. V. Chemeris. The xylophage entomocomplex structure of the Kivach state reserve 124

S. G. Shiyatov, V. S. Mazepa, G. Fritts. The impact of climatic factors on radial tree growth in the Ural highlands 134

Mathematical Modelling of Ecosystems

N. A. Adzhabyan, D. O. Logofet. Population size dynamics in trophic chains 153

M. Ya. Antonovsky, V. M. Buchstaber, L. S. Veksler, J. P. Malingreau Statistical analysis of NDVI data 172

S. V. Bagotsky. Mathematical models of multispecies algal complexes 187

S. A. Bochkarev, T. G. Gilmanov. A mathematical model of the Taimyr population of the wild reindeer (*Rangifer tarandus* L.) 204

S. A. Zeltyn. Estimating the parameters of the binary random field of biological object occurence in space 219

M. D. Korzukhin, M. T. Ter-Mikaelyan. Theory of light and water competition between plants in a gap-model 230

Yu. N. Perelmuter. Modelling surface water protection strategies in cities (wastewater treatment) 238

S. M. Semenov, M. A. Khachaturov. Analysis of the relationship between tree growth and climatic factors based on dendroclimatochronological observation data 250

ПРЕДИСЛОВИЕ

Неотложные задачи экологической практики — экологическое нормирование, мониторинг экологических последствий антропогенного воздействия на биосферу, управление природными комплексами и ряд других — обнаружили необходимость дальнейшего развития экологической теории. Так, несмотря на существенное развитие идей полифакториальности, практическая деятельность в сфере экологического нормирования была направлена и развивалась по монофакториальной схеме — создавалась и продолжает создаваться (как в нашей стране, так и за рубежом) система покомпонентных не связанных друг с другом экологических ПДК (предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ). При этом, хотя идея многосредового (multimedia) анализа давно обсуждается и является признанной в кругу энвайронменталистов, на практике все не столь гармонично. Например, если прямое токсическое воздействие загрязняющих атмосферу веществ на высшие растения через листву/хвою в значительной мере изучено, то изучение другого пути их воздействия «атмосфера → осаждение на почву → изменение химического состава корнеобитаемого слоя почвы → изменение корневого питания растений» значительно отстает. Далее, в экотоксикологических исследованиях прочие условия среды принято рассматривать как некий обобщенный фон. Анализ неопределенностей в оценках эффектов, обусловленных этим фоном, показал, что в большом числе ситуаций они слишком велики, чтобы упомянутые оценки были эффективны на практике. Уменьшить неопределенность можно лишь с помощью явного учета неоднородности среды в пространстве и во времени, в первую очередь привлекая ботанико-географические и биоклиматологические закономерности для объяснения определенной доли изменчивости эффектов загрязнения. Оптимальной для прикладных задач и комплексной системы ботанико-географического и климатологического районирования пока не создано.

Следует особо подчеркнуть актуальность и самоценность биоклиматологических исследований. Биоклиматология как наука, изучающая климатически обусловленные биологические изменения в природных и искусственных экосистемах, должна сыграть значительную роль при построении реалистических оценок экологических последствий глобального антропогенного изменения климата вследствие парникового эффекта.

В настоящей книге представлены разработки упомянутых выше (а также ряда смежных) направлений, включая соответствующие аспекты мониторинга и математического моделирования. Эти проблемы обсуждались в 1990—1991 гг. на семинаре «Мониторинг состояния биосферы и математические методы в экологии», который продолжил свою работу в Институте глобального климата и экологии Госгидромета СССР и АН СССР. Данное издание, подготовленное по материалам семинара, является продолжением одноименных публикаций 1978—1990 гг.

БИОКЛИМАТОЛОГИЯ И АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОЦЕНКИ ПОСЛЕДСТВИЙ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА ДЛЯ ЭКОСИСТЕМ СУШИ

Ю. А. Израэль, С. М. Семенов, М. А. Хачатуров

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

Со времен Стокгольмской конференции ООН по проблемам окружающей среды 1972 г. энвайронменталисты в основном концентрировались на проблемах загрязнения окружающей среды, уделяя основное внимание выбросам в атмосферу токсичных компонентов, таких как SO_2 или NO_x, тогда как антропогенные эмиссии CO_2 — газа нетоксичного и даже стимулирующего фотосинтез — вызывали меньший интерес.

Однако по мере увеличения содержания в атмосфере диоксида углерода, зафиксированного данными многих наблюдений [24, 26, 29 и мн. др.], усиливалось беспокойство по поводу возможных последствий этого процесса. Наконец, в 1985 г. на Международной конференции ЮНЕП/ВМО/МСНС в Филлахе (Австрия) это беспокойство обрело формы тревожного научного прогноза: рост содержания CO_2 и некоторых малых газовых составляющих — закиси азота (N_2O), метана (CH_4), галогенпроизводных углеводородов и тропосферного озона (так называемых парниковых газов) может уже в XXI в. привести к изменению глобального климата и серьезнейшим экологическим последствиям.

Для детальной проработки проблемы парникового эффекта и подготовки доклада для Генеральной Ассамблеи ООН была создана специальная Международная группа экспертов по изменению климата (МГЭИК). Подготовленный этой группой доклад, посвященный как собственно изменению глобального климата, так и возможным экологическим и социально-экономическим последствиям, был представлен в 1990 г. на рассмотрение Всемирной климатической конференции в Женеве. Доклад содержит ответы на многие из поставленных вопросов, однако уровень неопределенности все еще достаточно высок — для современного уровня знаний комплекс проблем, связанных с возможным антропогенным потеплением, оказался весьма сложен. По-видимому, в ближайшее десятилетие неизбежен новый исследовательский этап, который должен привести к выработке совершенно новых техноло-

гий климатического прогнозирования, а также оценки экологических и социально-экономических последствий изменения климата и выработки проектов в области принятия решений. Эти подходы должны, во-первых, учитывать взаимосвязь различных компонентов единой планетарной системы, во-вторых, исходить из концепции устойчивости биосферы и, в-третьих, быть направленными на обеспечение стабильного социально-экономического развития.

Изменение климата и потенциальные экологические эффекты

Анализ развития климатических событий в эпоху современного межледниковья позволяет говорить о том, что природный климатический тренд в настоящее время направлен в сторону похолодания и предполагает в ближайшем геологическом будущем понижение температуры воздуха летом и сокращение количества осадков [8].

Однако есть и противоположная тенденция. Стремительное развитие техносферы, свидетелем которого человечество стало в XX в., отразилось на ходе естественного климатического процесса. Если раньше антропогенные изменения климата были лишь суммой локальных изменений (например, повышение средней температуры воздуха в городах), то сейчас они приобретают выраженный глобальный характер. Комплекс проблем, связанный с ожидаемым парниковым эффектом, в последнее время вызывает особую обеспокоенность мировой общественности.

Само явление парникового эффекта можно описать следующей принципиальной схемой:

сжигание органического топлива → изменение газового состава атмосферы (увеличение концентрации CO_2 и других парниковых газов) → изменение в поглощении атмосферой длинноволновой радиации, излучаемой поверхностью Земли → повышение средней глобальной температуры.

Согласно прогнозам специалистов, потепление климата может произойти в десятки раз быстрее аналогичных событий в историческом прошлом планеты. Спровоцированное парниковым эффектом сложное изменение глобальной атмосферной циркуляции может вызвать непредсказуемые последствия для растительности Земли, и, хотя тон прогнозов на этот счет колеблется от спокойного до зловещего, предугадать реальный ход развития событий довольно сложно. Не исключено, что масштабы процесса будут превосходить способность многих видов адаптироваться к изменениям среды, что неизбежно приведет к снижению глобального биологического разнообразия, утрате эндемичных локализованных видов растений и животных [49, 52, 53]. Серьезному риску подвергнутся сообщества, у которых ограничена возможность адаптации: альпийские [28], островные и прибрежные [50, 51]. Последний тип сообществ оказывается в тяжелой ситуации в связи с возможным таянием льдов и повышением уровня моря. Согласно сценарию Парка [55], повышение уровня моря на 0,9 м к 2100 г. лишь в Со-

единенных Штатах приведет к потере 22 % прибрежных земель, а на 1,6 м — 45 %.

Ущерб могут претерпеть и многие широкораспространенные виды за счет потери ценных экотипов и генетического материала [49, 54, 65].

Широкомасштабные экологические последствия изменения глобального климата могут быть также связаны со сдвигом современных границ растительных зон [34, 56]. Эти сдвиги неизбежно вызовут разрыв существующих экосистем в «полосе изменений», поскольку их компоненты имеют различную миграционную способность. Вследствие этого может произойти утрата уникальных сообществ, особенно в высоких широтах, где значительному сокращению подвергнутся зоны северных пустынь, тундры и бореальных лесов. Так, в случае двукратного увеличения концентрации CO_2 возможна потеря 70 млн. га бореальных лесов только в Северной Канаде [27].

Напротив, зоны саванн и пустынь могут существенно расшириться за счет субтропических и тропических лесов соответственно. Вообще для этих районов, отличающихся малым или непостоянным количеством осадков, ускоренным течением процессов ветровой и водной эрозии, а также часто стихийным характером сельского хозяйства, социально-экономические последствия антропогенного потепления могут оказаться бедственными. Правда, более оптимистические сценарии предполагают некоторое замедление опустынивания за счет строгого контроля выпаса [46, 47] и создания надежных ирригационных систем [57].

Вопрос о возможном изменении продуктивности фитоценозов под воздействием повышенной концентрации CO_2 в атмосфере довольно труден: возникающие здесь эффекты оцениваются специалистами неоднозначно. Большинство исследователей прогнозирует возрастание чистой первичной продукции биосферы [7, 58, 66], ускорение процесса фотосинтеза [67] и увеличение общего запаса фитомассы (в 1,5 раза при потеплении на 1,5—2 °С) [8].

Однако даже если продуктивность некотрых экосистем и возрастет, происходить это будет в рамках качественно иных биогеоценотических структур и при вероятном снижении разнообразия.

Помимо прямого влияния возрастающей концентрации парниковых газов на экосистемы Земли, существует по крайней мере два механизма «обратной связи»:

— изменения в экосистемах могут привести к изменению альбедо земной поверхности и гидрологических характеристик регионов;

— измененные экосистемы могут иметь иной характер газообмена с атмосферой, что теоретически может оказать воздействие на первопричину парникового эффекта — содержание парниковых газов в атмосфере.

Однако проблематика «обратной связи» носит преимущественно геофизический характер и далее в этой работе рассматриваться не будет.

Биоклиматологические исследования

Ввиду высокой взаимосвязанности различных проблем оценки глобальных изменений, вызываемых климатическими факторами, и специфичности чисто научно-исследовательских подходов, целесообразно очертить определенную область знания — биоклиматологию, в рамках которой будут развиваться соответствующие направления фундаментальной и прикладной науки.

Основным объектом биоклиматологии являются взаимосвязи климатической системы и биотического компонента Земли.

В компетенцию биоклиматологии входят следующие основные вопросы:

— изучение реакций биологических систем (различного уровня организации) на изменение климата;
— оценка климатически обусловленных изменений биологических систем в общем наблюдаемом изменении состояния последних;
— исследование биологических последствий комплексного воздействия климатических факторов и других факторов среды (включая загрязнение);
— прогноз биологических последствий климатических изменений (на конкретном экологическом фоне);
— научное обоснование и методическое обеспечение программ наблюдений за биологическими последствиями климатических изменений, т. е. программ биоклиматического мониторинга.

Оценка последствий климатических изменений для биоты теоретически может осуществляться несколькими способами.

Экспериментальный подход

Экспериментальный метод, т. е. прямое физическое воспроизведение заданного климатического воздействия (например, хронического изменения температуры) на биологические объекты разных уровней организации и наблюдение откликов, интерпретируемых затем как следствие упомянутого воздействия. Основное преимущество этого подхода состоит в контролируемости прочих условий опыта, особенно при лабораторном экспериментировании. Именно экспериментальный метод позволяет обрести определенную уверенность в том, что зафиксированный в опыте отклик объекта действительно есть эффект изучаемого воздействия.

Недостатком же данного метода является затруднение в последующей экстраполяции результатов: отклик биологического объекта в природных условиях может существенно отличаться от такового в лаборатории. Моделирование же естественных условий

в эксперименте в полном объеме невозможно как по причине пространственных масштабов, так и в силу чисто технических сложностей; исследователь неизбежно сталкивается и с другими проблемами, экстраполяции результатов, в частности с репрезентативностью выбранных тест-объектов.

Тем не менее, экспериментальное изучение влияния рассматриваемых процессов на биологические системы широко применяется, в частности, при исследовании прямого влияния повышенных концентраций CO_2 на урожайность сельскохозяйственных культур [32, 41, 42, 68].

Если говорить в целом, результаты лабораторных исследований указывают на возрастание скорости фотосинтеза и увеличение надземной фитомассы как для C_3-растений, к которым относится основная масса сельскохозяйственных культур, так и для C_4-растений (наиболее распространенным видом является кукуруза); однако для последних масштабы этих процессов не столь значительны.

Интересные результаты дали эксперименты, в которых на фоне повышенной концентрации CO_2 оценивалось воздействие других факторов среды — влагообеспеченности [40], освещенности [39, 63], температуры [25, 62], минерального питания [43, 68].

Натурные исследования

Метод натурных исследований состоит в наблюдении за ходом климатических и биологических переменных в естественных условиях (без вмешательства экспериментатора), результаты которых интерпретируются по схеме воздействие — отклик.

Данный подход является типичным для естествознания и широко применяется в экологии, географии, геофизике, океанологии и т. д. Он имеет определенные преимущества, в частности позволяет широко использовать результаты традиционных исследований и программ мониторинга, не связанных прямо с проблемой климатических изменений и их экологических последствий.

Биоклиматические исследования в этом плане имеют свои выгодные особенности, поскольку долгосрочные наблюдения и анализ исторических данных для них весьма типичны. Приведем некоторые примеры.

В нашей стране и за рубежом получили широкое развитие дендроклиматохронологические исследования, источником информации для которых являются годичные кольца деревьев, с одной стороны, и различные климатические данные (температура, осадки, показатели солнечной активности и т. д.) — с другой.

Информация такого рода может быть использована (и используется) в следующих направлениях:

— построение дендрошкал, т. е. экстраполяция данных о радиальном приросте деревьев в прошлое, что позволяет, благодаря использованию «исторической» древесины и методики

«перекрестного датирования», получать непрерывные шкалы длиной до 1000 лет [4, 5, 10, 13, 14, 22, 35, 37];
— анализ годичного прироста как отклика на климатические события [12, 15, 16, 18, 19];
— реконструкция хода климатических событий в прошлом, прогноз их развития в будущем, опирающиеся на исследования приведенных выше двух направлений [2, 3, 6, 23, 36].

Ряды радиального прироста являются массовой и весьма доступной биоклиматологической информацией; однако и этот подход также не лишен определенных изъянов. В частности, бóльшая часть имеющихся в специальной литературе дендрорядов приведена в относительных значениях — индексах ширины годичного кольца, рассчитанных по самым разным, часто несравнимым методикам. При этом выбор формы индексации прироста в каждом случае диктовался конкретной исследовательской задачей и, к сожалению, не подразумевал возможности сравнения дендрорядов различных авторов. Правда, в последнее время осознание специалистами необходимости такой сравнимости приводит к некоторой унификации дендрохронологических данных; налажен выпуск сборников «Дендрохронологических шкал СССР» [10], в которых данные приводятся в физических единицах длины.

Другой важнейший тип биоклиматологической информации предоставляет исследователям метод палеогеографических реконструкций, позволяющий, в том числе опираясь на изучение существовавших в прошлом климатических аналогов современных событий, делать прогноз на будущее. С учетом ожидаемого глобального потепления, способного значительно передвинуть границы существующих растительных зон, палеореконструкционное направление становится особо актуальным.

Примером такого исследования является палеореконструкционный прогноз, сделанный группой А. А. Величко [11] и опирающийся на анализ микулинского межледниковья и голоцена. Прогноз описывает развитие событий соответственно для повышения среднегодовой глобальной температуры на 2 и 1 °С. В первом случае граница зоны, пригодной для таежных ассоциаций в азиатской части СССР может сместиться на 500—600 км к северу (4—5° широты) и, таким образом, тайга окажется способной потеснить уникальные тундровые сообщества. Значительные изменения в осадкообразовании позволят древесным породам продвинуться и далеко на юг; так, граница лесостепной зоны европейской части СССР переместится к югу на 500—600 км, а в Западной Сибири — на 200 км. Именно по такому сценарию развивались события в эпоху микулинского межледниковья (125 000 лет т. н.), когда среднегодовая глобальная температура превышала современную именно на 2°С [9]. Однако подобное развитие событий требует весьма значительного промежутка времени, тогда как погодичная скорость передвижения границ растительных зон не превышает нескольких километров в год из-за ограниченности скорости распространения семян деревьев. Что касается запаса фитомассы на территории

СССР, то в случае потепления на 2 °С он может возрасти в 1,5 раза по сравнению с современным.

Анализ событий голоценового оптимума (5000—6000 лет т. н. повышение среднегодовой глобальной температуры на 1 °С) дает в целом аналогичный прогноз, отличающийся от предыдущего меньшими масштабами изменений.

Получить представление о возможном перемещении границ растительных зон вследствие глобального потепления можно также в работах [30, 31, 38, 56].

Однако большинство таких расчетов выполнено в рамках равновесных моделей, что несколько затрудняет использование палеоботанических реконструкций как прямых аналогов грядущей климатической ситуации и является одним из основных недостатков метода. В настоящее время ведется активная разработка неравновесных моделей, позволяющих точнее оценить прежде всего временны́е масштабы вероятных изменений в растительном покрове Земли [8]. Разработка такого типа моделей, несомненно, еще более увеличит актуальность палеореконструкционных исследований как основы для создания сценариев развития климатических событий в ближайшем будущем.

Выше мы описали два продвинутых направления биоклиматологии — дендроклиматохронологическое и палеоэкологическое. Отмечая их плодотворность, в том числе для анализа экологических последствий антропогенного изменения климата, необходимо отметить и принципиальные ограничения «натурного» направления в целом.

Наблюдая некоторое явление, происшедшее при известной комбинации параметров среды, мы никогда не можем с определенностью говорить о причинно-следственной связи. Всегда присутствует вероятность того, что отмеченное явление было обусловлено каким-то иным, не входящим в изучаемую группу, фактором; или вообще имеет случайное происхождение. Например, зафиксированное исследователем увеличение радиального прироста дерева в определенный период жизни может быть вовсе не связано с улучшением гидротермических условий (или изменением солнечной активности), а вызвано сугубо биоценотическими причинами — осветлением данного участка леса в результате рубок или ветровала, и, как следствие, снижением конкуренции за свет. Или наоборот — изучаются популяционные аспекты динамики роста деревьев в ширину, а изменение прироста связано, скажем, с падением уровня грунтовых вод в результате непродуманного землепользования.

Более того, даже если выделенная нами группа факторов среды полностью «отвечает» за изучаемое экологическое явление, остается неопределенность, связанная с динамикой процесса — ведь основные опасения по поводу глобального потепления связаны не столько с потеплением как таковым, сколько с его необычайно высокой скоростью, вызванной антропогенной эмиссией в атмосферу парниковых газов. Подобных прецедентов в историческом

прошлом планеты, естественно, не наблюдалось, что практически исключает нахождение абсолютно адекватного палеоаналога. Наиболее реальный выход, как уже говорилось,— развитие неравновесного реконструкционного моделирования, которое больше относится к следующему разделу.

Математическое моделирование

Метод математического моделирования состоит в построении математических «слепков», т. е. формальных аналогов реальных природных систем — клеток, тканей, организмов, популяций, экосистем и биосферы в целом — в сочетании с математическим же описанием внутренних и внешних связей, а также реакций компонентов системы на внешние воздействия.

Этот метод можно считать наиболее универсальным и весьма перспективным в плане создания новых научных «технологий». Действительно, при построении математических моделей можно использовать всю информацию, получаемую в ходе реализации как экспериментальных программ, так и натурных наблюдений, что обеспечивает максимальную утилизацию накопленной информации.

Возможности компьютерной реализации модели обеспечивают проигрывание самых разных сценариев, исследование моделируемой системы на устойчивость и, наконец, разработку оптимальной стратегии регулирования воздействий. Вся вновь поступающая информация может немедленно использоваться для уточнения параметров модели, которая, в идеальном варианте, должна быть постоянно действующей системой, поддерживаемой на ЭВМ, снабженной диалоговым аппаратом и блоком оптимизации стратегий, опирающейся на постоянно пополняемую базу данных. Особые перспективы в этой связи имеют, на наш взгляд, географически дезагрегированные (распределенные) модели.

К настоящему моменту такой «технологический прорыв», связанный прежде всего с разработкой адекватных баз данных, еще не совершен, однако имеется целый ряд примеров удачного использования математических моделей в биоклиматологии.

Так, реализован целый ряд моделей оценки динамики глобальных экологических изменений, базирующийся на известной классификации Холдриджа [44, 45], которая позволяет предсказывать изменения типа растительности в меняющихся условиях температуры и увлажнения и, таким образом, оценить возможную реакцию растительности земного шара на антропогенные колебания глобального климата.

Одна из таких моделей, выполненная Эммануэлем с соавторами [33] и учитывающая воздействие лишь изменений температуры, исходит из сценария двукратного повышения концентрации CO_2 в атмосфере. Модель Эммануэля предсказывает следующее равновесное состояние растительного покрова, отвечающее новому климату:

— сокращение общей лесопокрытой площади на 6 %, в том числе в бореальной зоне на 37 % и в субтропической — на 22 %;
— расширение зоны пустынь на 7 % (субтропических пустынь — на 26 %, колючего редколесья на 37 %), лугов — на 25 %.

Кроме того, расчет указывает на возможную замену в умеренных широтах влажных лесов на сухие и в целом — на замену во многих районах современных бореальных лесов лесами других типов.

Подход Соломона [64], учитывающий изменения как температуры воздуха, так и количества осадков в целом, приводит к выводам, согласующимся с выводами Эммануэля, и добавляет к ним прогноз о сокращении общей биомассы лесов Северной Америки, предупреждает об угрожающем положении тропических лесов Центральной Африки и Бразилии [64].

Последующие сценарии (см., например [48]), исходящие из двукратного увеличения концентрации CO_2 и индуцированных климатических изменений, дают также малооптимистичный прогноз:

— значительные потери ожидают зоны северной пустыни, тундры и бореальных лесов (7 млн. км^2, или 20 % современной территории), и напротив, расширение — зоны саванн и пустынь (за счет потери субтропических и тропических лесов соответственно);

— 35 % современных лесов с сомкнутым пологом расположены на «климатически угрожаемых» территориях, т. е. на таких территориях, которые в случае глобального потепления станут для них не пригодными.

Надо сказать, что практически все модельные сценарии указывают на то, что в связи с неизбежным в случае потепления перераспределением осадков в особо тяжелой ситуации оказываются тропические сообщества, поскольку виды, их слагающие, в большинстве стенобионтны.

Шугарт [59—61] разработал и систематизировал значительное число математических моделей лесной динамики разных типов, которые позволяют с позиций имитационного моделирования описать возможную реакцию лесных систем на ожидаемое изменение глобального климата.

Серьезной базой для моделирования возможного изменения динамики углеродного цикла под воздействием парникового эффекта являются модели глобального цикла углерода и его связей с климатическими факторами [1, 17, 20, 21]. Такие модели, использующие в качестве входных климатических показателей чаще всего среднегодовые количество осадков и температуру, позволяют реально оценить масштабы спровоцированного парниковым эффектом перераспределения этих показателей и связанного с ним изменения глобальной динамики содержания углерода.

Недостатки применения метода математического моделирования в биоклиматологии и экологии связаны в основном с ограниченностью базы знаний при интерпретации результатов моделирования. Чаще всего невозможно отличить ошибки процедур измере-

ния, осреднения и т. д. от ошибок, связанных с отличием истинных закономерностей от модельных.

Заключение

В целом, анализируя прогнозы последствий антропогенного потепления, вызванного повышением концентрации парниковых газов в атмосфере, можно заметить, что исследователи, использующие в своих прогнозах самые разные методики и подходы (лабораторные эксперименты, натурные наблюдения или математическое моделирование), приходят к качественно сходным выводам о «направлении» реакции наземной биоты на потепление; результаты различаются главным образом скоростью и масштабами процесса.

При этом следует особо подчеркнуть необходимость развития и обоснования неравновесных моделей, т. е. моделей, могущих не только предсказывать новое состояние равновесия, но и описывать собственно переходный процесс к этому новому равновесию. Это в значительной степени облегчит переход от чисто сценарных проработок к осуществлению полноценного прогноза.

Совершенно очевидно, что следующим шагом, предполагающим новый этап в глобальной биоклиматологии, должно стать объединение описанных выше подходов с целью выработки цельной стратегии мониторинга и контроля состояния климатических и биологических компонентов единой планетарной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бердников С. В., Саранча Д. Д., Белотелов Н. В. Пространственно распространенная модель биосферы.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 199—218.

2. Берри Б. Л., Либерман А. А., Шиятов С. Г. Период колебания индексов прироста лиственницы сибирской в Тазовской лесотундре и их прогноз.— Экология, 1979, № 6, с. 22—26.

3. Битвинскас Т. Т. Динамика прироста насаждений и возможности ее прогнозирования (в условиях Литовской ССР).— Доклады ТСХА, 1964, вып. 99, с. 497—503.

4. Битвинскас Т. Т. К вопросу о связи солнечной активности, климата и прироста насаждений.— В кн.: Влияние солнечной активности на атмосферу и биосферу Земли. М.: Наука, 1971, с. 57—61.

5. Битвинскас Т. Т. Солнечная активность и закономерности радиального прироста сосны.— В кн.: Условия среды и радиальный прирост деревьев. Каунас, 1978, с. 3—9.

6. Битвинскас Т. Т. Методические аспекты дендроклиматохронологического прогнозирования.— В кн.: Временны́е и пространственные изменения климата и годичные кольца деревьев, Каунас, 1987, с. 4—29.

7. Борисенков Е. П., Кондратьев К. Я. Круговорт углерода и климат.— Л.: Гидрометеоиздат, 1988.— 320 с.

8. Величко А. А. Элементы геоэкологического прогноза для территории СССР на начало XXI в.— М., 1967.

9. Гричук В. П. Опыт реконструкции некоторых элементов климата северного полушария в атлантический период голоцена.— В кн.: Голоцен. М.: Наука, 1969, с. 41—57.

10. Дендроклиматохронологические шкалы Советского Союза.— Каунас, 1978, ч. 1, 126 с.; 1978, ч. 2, 84 с.; 1984, ч. 3, 84 с.; 1987, ч. 4, 84 с.

11. К оценке динамики естественных геосистем лесной и тундровой зон при антропогенном изменении климата/А. А. Величко, О. К. Борисова, Э. М. Зеликсон, В. П. Нечаев.— 1-й Доклад МГЭИК ВМО/ЮНЕП по изменению климата, т. 2, ч. 3. М., 1989.

12. Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного роста деревьев в свете дендрохронологических и дендроклиматических исследований.— Лесоведение, 1970, № 3, с. 29—35.

13. Колчин Б. А. Дендрохронология Восточной Европы.— В кн.: Археология и естественные науки. М.: Науки, 1965, с. 62—85.

14. Колчин Б. А., Битвинскас Т. Т. Современные проблемы дендрохронологии.— В кн.: Проблемы абсолютного датирования в археологии. М., 1972, с. 80—92.

15. Комин Г. Е. Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях.— Экология, 1973, № 1, с. 74—83.

16. Ловелиус Н. В., Грицан Ю. И. Прирост акации белой и метеорологические условия.— В кн.: Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск, 1985, с. 98—104.

17. Моисеев Н. Н., Свирежев Ю. М. Системный анализ динамических процессов биосферы.— Вестник АН СССР, 1979, № 2, с. 47—58.

18. Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев в различных условиях их местообитания.— Экология, 1975, № 6, с. 30—35.

19. Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорных районах Урала.— Труды ГГО, 1979, вып. 403, с. 114—128.

20. Свирежев Ю. М., Тарко А. М. Моделирование глобального биогеохимического цикла углерода.— Вестник АН СССР, 1979, № 12, с. 95—109.

21. Тарко А. М. Имитационная модель круговорота углерода в биосфере.— В кн.: Математическая теория биологических процессов. Калининград, 1976, с. 10—12.

22. Шиятов С. Г. Сверхвековой цикл в колебаниях индексов прироста лиственницы (*Laryx sibirica*) на полярной границе леса.— В кн.: Биоэкологические основы дендрохронологии. Вильнюс, 1975, с. 47—53.

23. Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Климатически обусловленные колебания радиального прироста деревьев в восточных районах СССР.— В кн.: Временные и пространственные изменения климата и годичные кольца деревьев. Каунас, 1987, ч. 2, с. 69—85.

24. Arrhenius S. On the influence of carbonic acid in the air upon the temperature of the ground.— Phil. Mag., 1896, v. 41, p. 237—276.

25. Berry J. A., Raison J. K. Responses of macrophytes to temperature.— In: Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin, Springer-Verlag, 1981, v. 12 A.

26. Bolin B., Eriksson E. Changes in the carbon content of the atmosphere and the sea due to fossil fuel combustion.— In: Bolin B. (ed.) The Atmosphere and the Sea in Motion. Rossby Memorial Volume. N. Y.: The Rockefeller Inst. Press, 1959, p. 130—142.

27. Box E. O. Macroclimate and plant forms: an introduction to predictive modelling in phytogeography.— The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1981.

28. Busby J. R. Potential implications of climate change on Australlia's flora and fauna.— In: Greenhouse: Planning for Climate Change. CSIRO Australia, 1988, p. 387—398.

29. Callender G. S. The artificial production of carbon dioxide and its influence on temperature.— Qart. J. R. Met. Soc., 1938, v. 64, p. 223—237.

30. Davis M. B., Zabinski C. Changes in geographical range resulting from greenhouse warming effects on biodiversity in forests.— In: Proceedings of World Wildlife Fund's Conference on Consequences of Global Warming for Biological Diversity. New Haven, Connecticut, Yale Univ. Press, 1990.

31. Dorf E. Climatic changes of the past and present.— In: Paleobiogeography: Benhmark Papers in Geology 31. Stroudsburry, PA: Dowden, Hutchinson and Ross, 1976, p. 384—412.

32. Downton W. S., Bjorkman O., Pike C. S. Concequences of increased atmospheric concentration of carbon dioxide for growth and photosynthesis of higher plants.— In: Carbon Dioxide and Climate: Australian Research. Canberra: Austr. Acad. of Science, 1980, p. 143—151.
33. Emmanuel W. R., Shugart H. H., Stevenson M. P. Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes.— Climatic Change, 1985, v. 7, p. 29—43, 457—460.
34. Ford M. J. The changing climate.— London: G. Allen & Unwin, 1982.
35. Fritts H. C. Tree-ring analysis.— Trans. Amer. Geophys. Union, 1969, v. 50.
36. Fritts H. C. Tree-ring and climate.— London etc., Acad. Press, 1976.— 567 p.
37. Fritts H. C. Statistical climatic reconstructions from tree-ring widths.— In: A. Berger (ed.). Climatic Variations and Variability: Facts and Theories. Dordrecht: Reidel Publ. Co., 1981, p. 135—153.
38. Frye R. Climatic change and fisheries management.— Nat. Res. J., 1983, N 23, p. 77—96.
39. Gifford R. M. Carbon dioxide and plant growth under water and light stress: implications for balancing the global carbon budget.— Search, 1979, v. 10, p. 316—318.
40. Gifford R. M. Growth and yield of CO_2 — enriched wheat under water-limited conditions.— Aust. J. Plant Physiol., 1979, v. 6, p. 367—378.
41. Gifford R. M. Carbon storage by the biosphere— In: Carbon Dioxide and Climate: Australian Research. Austr. Acad. of Sci., Canberra, 1980, p. 167—181.
42. Goudriaan J., Ajtay G. The possible effects of increased CO_2 on photosynthesis.—In: The Global Carbon Cycle. SCOPE, Rep. 13, 1979, ch. 8.
43. Goudriaan J., de Ruiter H. E. Plant response to CO_2 enrichment at two levels of nitrogen and phosphorus supply.— Netherlands J. Agricult. Sci., 1983, v. 31, p. 157—169.
44. Holdridge L. R. Determination of world plant formations for simple climatic data.— Science, 1947, N 105, p. 367—368.
45. Holdridge L. R. Life zone ecology.— San Jose (Costa Rica): Tropical science Center, 1964.
46. Kellog W. W. Precipitation trends on a warmer earth.— In: Interpretation of climate and photochemical models, ozone and temperature measurements.— N. Y.: American Inst. of Physics, 1982, p. 35—46.
47. Kellog W. W., Schware R. Climate change and Society: consequences of increasing atmospheric carbon dioxide.— Westview Press, Boulder, Colorado, 1981.
48. Leemans R. Possible changes in natural vegetation patterns due to a global warming.— Laxenberg, Austria, 1989.
49. Lester R. T., Myers J. R. Global warming climate.— Audubon Wildlife Report. Nat. Audubon Soc., 1989.
50. Logo A. E., Brinson M. M. Calculations of the value of salt water wetlands.— In: Wetland Functions and Values: The State of our Understanding. Amer. Water Res. Ass., Minneapolis, Minnesota, 1979, p. 120—130.
51. Maltby E. Waterlogged wealth.— London: Earthscan, 1986.
52. Miller R. L., Bratton S. P., White P. S. A regional strategy for reserve design and placement based on an analysis of rare and endangered species distribution patterns.— Biol. Conserv., 1987, v. 39, p. 255—268.
53. Pain S. How the heat trap will wreak havoc.— New Scientist. 1988, v. 15, p. 22.
54. Pain S. No escape from the global greenhouse.— New Scientist, 1988, 12, p. 22.
55. Park R. A., Armentano T. V., Coolan C. L. Predicting the effects of sea-level rise on coastal wetlands.— In: Effects of Changes in Stratospheric Ozone and Global Climate. Washington: US Envir. Protection Agency, 1986, p. 129—152.
56. Peters R. L., Darling J. D. The greenhouse effect and nature reserves.— Bioscience, 1985, v. 35 (11), p. 707—717.

57. Revelle R., Munk W. The carbon dioxide cycle and the biosphere.— In: Energy and Climate. Washington, 1977, p. 140—158.
58. Rosenberg N. J. The increasing CO_2 concentrations in the atmosphere and its implications on agricultural productivity.— Climatic Change, 1981, v. 2, p. 387—408.
59. Shugart H. H. A theory of forest dynamics.— N. Y.: Springer-Verlag, 1984.— 278 p.
60. Shugart H. H., West D. C. Development of an Appalacian deciduous forest model and its applications to assessment of the impact of the chestnut blight.— J. Envir. Manag., 1977, v. 5, p. 161—179.
61. Shugart H. H., West D. C. Forest succession models.— Bioscience, 1980, v. 30, p. 308—313.
62. Sionit N. et al. Growth responses of wheat to CO_2 enrichment at different levels of mineral nutrition.— Agron. J., 1981, p. 1024—1027.
63. Sionit N., Hellmers H., Strain B. R. Interaction of atmospheric CO_2 enrichment and irradiance on plant growth.— Agron. J., 1982, v. 74, p. 721—725.
64. Solomon A. M. Transient response of forests to CO_2-induced climate change: Simulation modelling experiments in eastern North America.— Oecologia, 1986, v. 68, p. 567—579.
65. Topping J. C., Bond J. P. The potential impact of climate change on fisheries and wildlife in North America.— Report to the Climate Inst. of the US Envir. Protection Agency, 1988.
66. Wittwer S. H. Environmental and social consequences of a possible CO_2-induced climate change on agriculture.— In: Annual Meeting of the American Association for the Advancement of the Effect of Increasing Atmospheric Carbon Dioxide on Carbon Storage in Various Ecosystem Types. Rongemont, 1980.
67. Wittwer S. H. Carbon dioxide and crop productivity.— New Scientist, 1982, v. 95, p. 233—234.
68. Wong S. C. Elevated atmospheric partial pressure of CO_2 and plant growth.— Oecologia, 1980, v. 44, p. 68—74.

BIOCLIMATOLOGY AND URGENT PROBLEMS OF ASSESSING THE CONSEQUENCES OF GLOBAL CLIMATE CHANGE FOR TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

Yu. A. Izrael, S. M. Semenov, M. A. Khachaturov

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The paper describes the current state of the problem of the ecological consequences of the greenhouse effect. Consideration is given to potential ecological effects of global warming, as well as to respective trends in bioclimatological research: experimental, field and model studies. The authors substantiate the need to develop methods for integrated assessment of ecosystem state to provide early diagnostics of climate-induced ecological changes.

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА ВНЕСЕНИЯ ГЕРБИЦИДА ГРУППЫ 2,4-Д НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ ДИНАМИКУ ПОЧВООБИТАЮЩИХ КОЛЛЕМБОЛ

И. П. Балабина

Курский государственный ордена «Знак Почета» педагогический институт

В настоящее время в сельском хозяйстве продолжается широкое использование разных гербицидов как средства химической прополки. Попадая в конечном итоге в почву и аккумулируясь в ней, гербициды могут серьезно подавлять деятельность почвенных сообществ, ответственных за механизмы поддержания почвенного плодородия. В связи с этим необходимо изучение стойкости этих веществ в природной среде, путей, механизмов поступления и распределения в живых организмах и возможности процессов детоксикации, что требует тщательной оценки и выбора модельных групп. Такой удобной группой являются микроартроподы, имеющие индикаторную ценность в диагностике ряда почвенных свойств, как показано многочисленными исследованиями [1, 9].

Из ряда работ известно, что действие различных гербицидов на микроартропод приводит к уменьшению их численности и видового разнообразия, однако в деталях это влияние изучено слабо и конкретные результаты часто неоднозначны. Противоречивы сведения об эффектах применения галоидфеноксикислот, включающих широко распространенные в сельском хозяйстве препараты группы 2,4-Д, используемые для подавления на полях двудольных сорняков и химической прополки лесов.

Предприняты единичные попытки изучения прямого действия препаратов 2,4-Д на почвообитающих коллембол. В работах [12, 13] определялась токсичность 2,4,5-Т для *Onychiurus guadriocellatus* путем введения гербицида на субстрат. Пономарева [5] сравнивала механизмы влияния разных по химическому составу и способам внесения гербицидов на популяционную динамику трех видов коллембол *Onychiurus stachanus, Proisotoma minuta, Ceratophysella denticullata*, испытывая триаллат, эптам, базагран, лонтрел, 2,4-Д аминную соль. Все гербициды в разной степени ингибировали рост популяций за счет нарушения жизненных циклов ногохвосток. Из перечисленных препаратов наименьшее влияние на выживаемость и размножение коллембол оказала 2,4-Д аминная соль, что должно оцениваться при выборе более безопасных для жизни почвы гербицидов. Поэтому в основу настоящей работы положено детальное изучение характера действия 2,4-Д аминной соли на популяционную динамику почвообитающих коллембол при разных способах внесения.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования выбран вид *Folsomia candida*, который является удобной моделью при проведении лабораторных

экспериментов. У этого вида достаточно подробно изучен жизненный цикл [16]. Благодаря партеногенезу [17] *F. candida* хорошо размножается в лабораторных условиях и имеет высокую скорость оборота популяции. В природе встречается в почвах юга европейской части СССР, в северных районах, развивается в теплицах, цветочных горшках и т. п.

Коллембол содержали по стандартным методикам группового культивирования [15] в стеклянных бюксах диаметром 50 мм на гипсово-угольном субстрате 9:1 при комнатной температуре и 100 %-ной влажности воздуха, кормили пекарскими дрожжами, смена которых в контрольных сериях проводилась один раз в 3—5 дней. Камеры находились в затенении, проветривание проводили в периоды кормления.

Испытывали стандартные и десятикратные дозы 2,4-Д аминной соли. Приготовление рабочих растворов проводили с учетом концентрации действующего вещества из расчета производственных норм 1,5—3,0 кг/га. Количество вносимого препарата определялось с учетом площади субстрата. Выбор повышенных концентраций гербицида для опытов объясняется, с одной стороны, возможными нарушениями технологии его применения в сельском хозяйстве, с другой — возможностью более яркого выявления общей тенденции действия препарата на коллембол. В организм ногохвосток гербицид может поступать тремя основными путями: через покровы животных в момент прямого попадания препарата на тело или в период контакта с загрязненным субстратом, либо с отравленным кормом, т. е. по пищевым цепям. Поэтому в опытах полученные растворы 2,4-Д вносили тремя способами: на взрослых особей, на субстрат, на пищу ногохвосток. Отравленную пищу готовили следующим образом: пекарские дрожжи растворяли в соответствующей концентрации гербицида, затем отфильтровывали и высушивали. Коллембол в чистых культурах кормили отравленной пищей один раз в начале эксперимента; дрожжи раскладывали мелкими порциями в центре камеры на покровные стекла, чтобы избежать попадания препарата на субстрат и на тела животных. В последующем смена корма производилась как в контрольной серии. В варианте с внесением препарата на субстрат коллембол подсаживали в камеры после его обработки гербицидом. В третьем опыте взрослых коллембол помещали на несколько секунд в каплю гербицида, а затем переносили в чистые камеры. Для характеристики популяционного роста учитывали яйцепродукцию, время появления первых кладок, их размеры, выживаемость яиц. Каждая серия опытов имела трехкратную повторность. Начальная численность популяций *F. candida* — 10 одновозрастных особей. Наблюдения проводили в течение 3 месяцев с ежедневным просмотром камер в первые 1,5 месяца и с интервалом 3—5 дней в дальнейшем.

Результаты работы

При содержании коллембол в контрольных сериях характер размножения в культурах соответствовал описанному в литературе [21]. У *F. candida* зарегистрированы групповые кладки яиц от 16 до 55 штук каждая; первые яйцекладки были несколько меньше последующих, максимальное число яиц отмечено через 25 дней

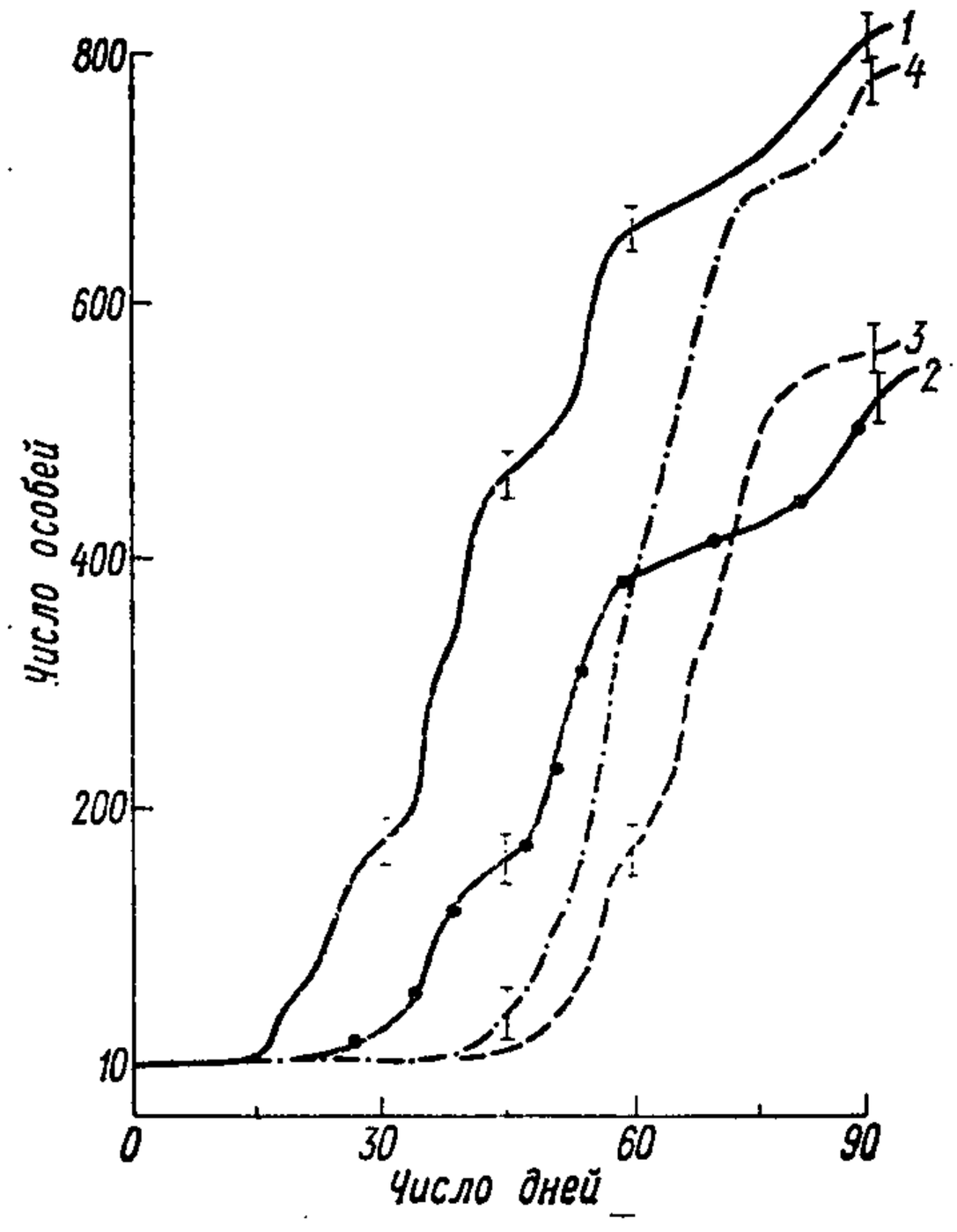


Рис. 1. Динамика численности популяции *Folsomia candida* при разных способах внесения производственных доз 2,4-Д аминной соли. *1* — контроль; *2* — обработка взрослых особей; *3* — обработка субстрата; *4* — обработка пищи.

после начала культивирования (34,3±3,4 яйца на 1 самку). Продолжительность эмбрионального периода соответствовала характерным для вида срокам. Выход ювенильных особей всех генераций был практически синхронным, но, поскольку интервал между первой и второй кладками яиц не превышал 5 дней, нарастание численности имело ступенчатый характер. На рис. 1, отражающем рост популяции, переломы кривой соответствуют появлению особей новых поколений. В дальнейшем рост численности несколько замедлялся из-за высокой плотности популяции.

Применение производственных доз 2,4-Д не вызвало непосредственной гибели ногохвосток, но изменило основные параметры популяционной динамики и отразилось на темпах роста численности (см. рис. 1). При обработке 2,4-Д взрослых ногохвосток отмечена задержка начала размножения на 6 дней по сравнению с контролем и увеличение эмбрионального периода до 11,7±1,8 дня (в контроле — 7,7±0,3 дня). Размеры первых кладок значительно меньше, чем в эталонных сериях (табл. 1). Нарушения яйцепродукции и выживаемости яиц (80 % от контроля) снизили общую численность коллембол, но незначительно отразились на скорости нара-

Таблица 1

Показатели размножения *Folsomia candida* при разных способах внесения гербицида 2,4-Д аминной соли

Показатель	Контроль	Обработка животных *		Обработка субстрата *		Обработка пищи*	
		1	10	1	10	1	10
Время до появления первых кладок, число дней	10,6+0,6	16,0+1,0	15,3+0,2	41,3+0,8	48,0+1,5	20,6+0,7	23,3+0,7
Размеры первых кладок, число яиц на 1 самку	16,3+4,9	6,7+1,5	4,3+1,8	4,3+0,9	5,3+1,8	10,3+2,3	7,7+2,9
Сроки развития яиц, число дней	7,7+0,3	11,7+1,8	21,3+0,6	12,7+0,6	13,3+1,6	14,3+0,9	15,3+2,0
Доля выхода ювенильных особей, %	100	80	70	82	78	98	95
Кратность увеличения численности через							
1 мес	16,0	3,4	1,0	1,0	0,9	1,0	0,9
1,5 мес	45,7	10,7	8,7	1,0	0,9	4,3	1,4
2 мес	67,0	37,6	35,6	14,6	14,3	41,6	41,3
3 мес	78,0	48,3	46,3	51,3	49,0	77,8	71,7

* 1 — производственные дозы 2,4-Д аминной соли; 10 — десятикратные дозы 2,4-Д аминной соли.

стания популяции до появления ювенильных форм второй генерации. Резкое замедление темпов роста спустя 60 дней связано с гибелью части ювенильных особей, что наблюдалось после первой и второй линек. Следующая волна увеличения численности определялась появлением особей третьей генерации. Но к концу эксперимента данная популяция *F. candida* составляла лишь 62 % от контрольной.

Во втором варианте опыта поступление гербицида через покровы при контакте с отравленным субстратом также изменило плодовитость коллембол. Но, в отличие от первого варианта, начало яйцекладок наблюдалось значительно позже, через 41,3±0,8 дня. Число яиц в кладках было меньше, отмечено нарушение способа кладки — яйца разбросаны по субстрату небольшими группами. Произошло дальнейшее увеличение сроков эмбрионального развития, но выживаемость яиц была несколько выше, чем в предыдущем варианте. Появление ювенильных форм второй генерации отмечено только спустя 80 дней с начала эксперимента, что привело к скачкообразному нарастанию численности с дальнейшей задержкой темпов роста культуры.

Иная картина отмечалась в опыте с кормлением коллембол отравленной пищей: отсутствие роста популяции в течение почти 1,5 месяца сменилось резким увеличением числа особей, почти достигшим уровня контрольной серии спустя еще 20 дней. Дальнейшее нарастание численности происходило медленно из-за высокой плотности популяции. После употребления обработанного гербицидом корма, как число отложенных яиц, так и их выживаемость у *F. candida* изменились мало (см. табл. 1).

Таким образом, однократные дозы препарата нарушают динамику численности популяции *F. candida* в зависимости от способа внесения гербицида. В наибольшей степени рост культур ингибируется при поступлении 2,4-Д через покровы во время контакта животных с отравленным субстратом или при прямом попадании вещества на тела коллембол.

Применение десятикратных доз 2,4-Д тормозило развитие популяций при любых способах внесения гербицида сильнее, чем при обработке стандартными концентрациями препарата. В опытных сериях отмечались сходные закономерности нарастания численности: скачкообразный рост популяции с постепенным замедлением после появления особей новых поколений (рис. 2). Но применение гербицида в повышенных дозах вызвало частичную гибель взрослых коллембол и сказалось на поведении ногохвосток в опытных культурах. При попадании вещества на покровы *F. candida* через 4—5 мин наступала временная неподвижность особей, продолжающаяся 60 мин. По истечении этого срока наблюдали повышенную активность ногохвосток. Происходило перемещение коллембол с субстрата на стенки камер. В опыте с отравленной пищей разницы в поведении ногохвосток по сравнению с контролем и обработкой стандартными дозами не было, животные употребили весь корм. При внесении высоких доз 2,4-Д по сравнению

с производственными сроки появления первых кладок увеличились на 3—7 дней, а в варианте с обработкой препаратом самих коллембол, наоборот, на 1—2 дня раньше (см. табл. 1). Но в этом случае наиболее резко увеличился период эмбрионального развития яиц. Уменьшение размеров яйцекладок наблюдалось только в двух

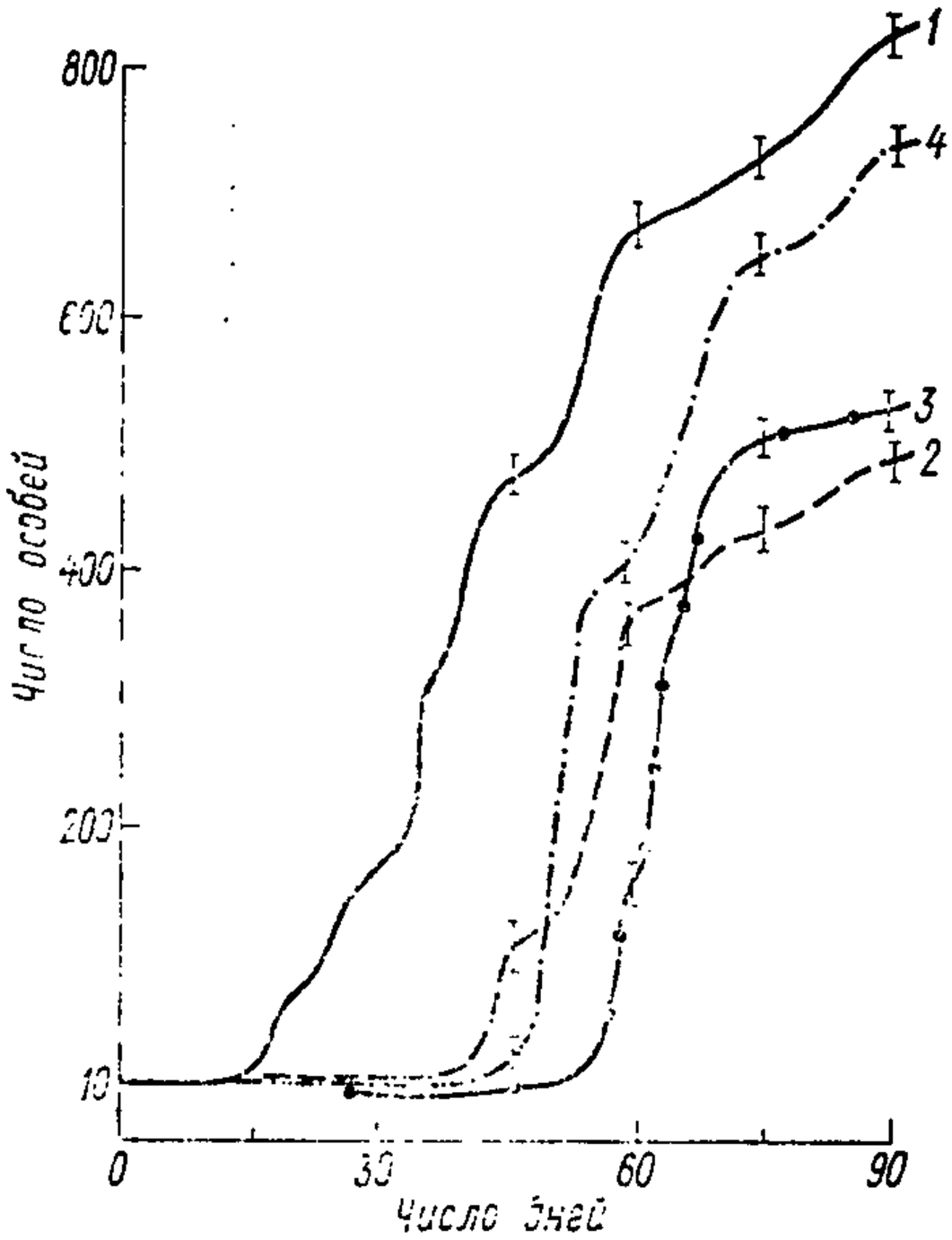


Рис. 2. Динамика численности популяции *Folsomia candida* при разных способах внесения десятикратных доз 2,4-Д аминной соли.

Усл. обозначения см. рис. 1.

вариантах — при обработке животных и пищи. При этом в первых кладках яйца были разбросаны по камере по одному или нескольку штук, в варианте с загрязненным субстратом ногохвостки откладывали яйца большими группами в одном месте на стенках камеры. Однако яйцекладки особей второй генерации были уже характерными для вида. Во всех сериях опыта максимальное число яиц зарегистрировано спустя 2—2,5 мес, т. е. у второй генерации.

Таким образом, в результате применения десятикратных доз 2,4-Д произошли более существенные изменения основных показателей размножения *F. candida*, что резко снизило темпы нарастания численности всех опытных модельных популяций.

Обсуждение результатов

В работах отечественных и зарубежных исследователей дается анализ влияния производственных доз 2,4-Д на наземные части растений, на микрофлору почвы, на интенсивность в ней биохимических и микробиологических процессов. Имеются некоторые сведения о действии препаратов этой группы на ногохвосток и клещей. Карри [11] и Даубарас [2] отмечают отрицательное влияние гербицида на микроартропод, а Фокс [14] и Майер-Боде [3] пришли к выводу, что влияние производственных доз 2,4-Д на микро-

фауну незначительное, причем в их опытах эффект последействия или отсутствовал, или был очень мал. Этот же результат получен в работе [19]. Прассе, Махулла, Гельмеке [6], проводя многолетний полевой эксперимент с группой препаратов: 2,4-Д, симазином, МСРА — установили существенные изменения структуры сообщества микроартропод, которые были одинаковы при стандартных и удвоенных дозах вещества. Полученные нами данные лаборатор-

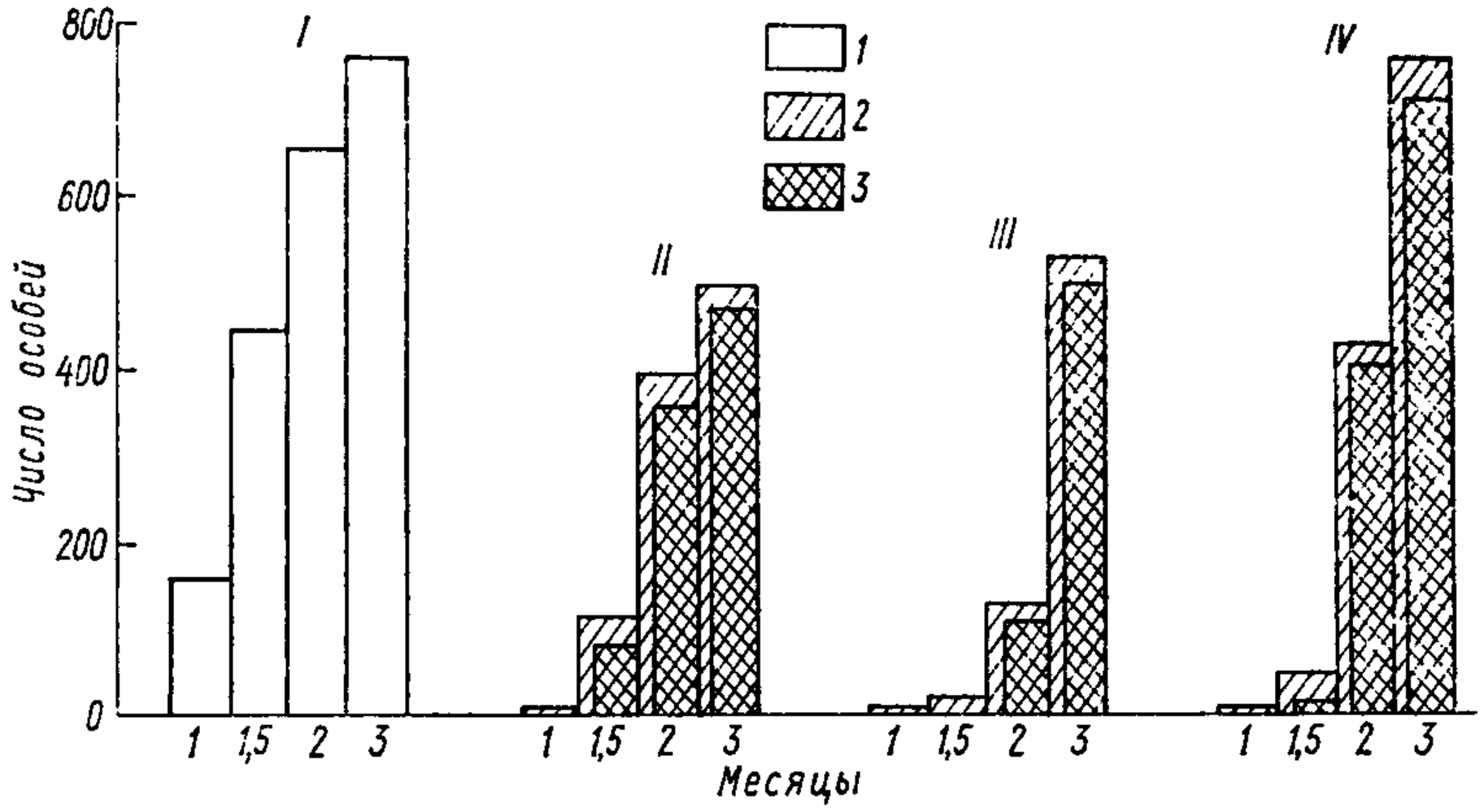


Рис. 3. Изменение численности популяции *Folsomia candida* при действии производственных и десятикратных доз 2,4-Д аминной соли.

I — контроль, *II* — обработка взрослых особей, *III* — обработка субстрата, *IV* — обработка пищи, *1* — контроль, *2* — производственные дозы, *3* — десятикратные дозы.

ных исследований свидетельствуют о том, что применение стандартных и повышенных концентраций препарата имеет общую тенденцию сдерживания роста численности коллембол независимо от способа внесения гербицида (рис. 3). Десятикратные дозы 2,4-Д в большей степени, чем стандартные, ингибируют развитие популяции, но замедление темпов роста непропорционально содержанию действующего вещества. Основные изменения всех популяционных показателей достигаются при однократных дозах гербицида, дальнейшее увеличение концентрации 2,4-Д лишь частично усугубляет действие препарата. Непосредственная гибель части взрослых особей отмечена в вариантах с обработкой субстрата и пищи, однако поведение остальных коллембол также свидетельствует о его токсичности для *F. candida*. Наблюдаемое явление «временной смерти» и повышенная миграционная активность в случае с отравленным субстратом, возможно, являются результатом нейротропного действия 2,4-Д [7]. Подобная реакция отмечалась в опытах с биологически активными веществами при попадании их на покровы коллембол [8]. Нарушения поведения отмечены только при непосредственном контакте ногохвосток с гербицидом. Долговременный контакт коллембол с отравленным субстратом значительно увеличивает срок до появления первых кладок. При

обработке 2,4-Д самих животных мы отмечаем большой разброс этого показателя (см. табл. 1), возможно, что в некоторых случаях препарат, обладая гормональной активностью [10], стимулировал яйцепродукцию *F. candida*. Мелецис [4] отмечает, что стимулирование размножения у некоторых видов под влиянием загрязнений сопряжено с высокой гибелью животных. В нашем опыте поступление гербицида через покровы отразилось также на жизнеспособности и последующих поколений коллембол, особенно ювенильных форм, максимальная гибель которых отмечена после первой и второй линек. Другие исследователи также отмечают, что в прегенеративный период развития коллемболы наиболее подвержены действию разного рода загрязнений [5]. Повышенная чувствительность ювенильных форм к действию 2,4-Д аминной соли может объясняться особенностями химических превращений, происходящих под влиянием гербицида в живом организме. Чкаников [10] показал, что препараты группы 2,4-Д ингибируют процессы окислительного и фотосинтетического фосфорилирования, оказывают резко отрицательное воздействие на синтез и превращения ростовых веществ в растениях. Поступление гербицида через покровы ногохвосток приводит к снижнию выживаемости особей второй и третьей генераций. Возможно, что препарат, обладая мутагенными свойствами [20], нарушает репродуктивные способности коллембол или вызывает другие изменения генетической природы. Во всех вариантах опытов отклонения динамики численности от контрольных популяций *F. candida* связаны с изменениями основных показателей размножения коллембол: времени до появления первых кладок, их размеров, сроков развития и выживаемости яиц.

В полевых условиях детоксикация препаратов группы 2,4-Д происходит в течение 1,5 мес. В лабораторных условиях этот период может увеличиваться из-за различия физических режимов. Этим можно объяснить резкую задержку массовых яйцекладок ногохвосток по сравнению с контролем.

Темпы и характер нарастания численности в большей степени определяются способами внесения вещества, а не повышением доз гербицида. Одноразовое кормление ногохвосток отравленной пищей тормозило развитие популяции в течение 1,5 мес. Репелентное действие зараженного корма, отмеченное для многих видов коллембол при использовании разных гербицидов [5, 13], не наблюдалось, что, возможно, связано с видоспецифичностью влияния препаратов [12]. При развитии популяции возможна постепенная детоксикация ногохвосток, связанная со специфической экскрецией, при которой токсичные вещества удаляются с эпителием кишки при многочисленных линьках. Наши опыты свидетельствуют о том, что максимальное отравление коллембол происходит при поступлении гербицида через наружные покровы, причем: токсичность препарата проявляется в ряду последующих поколений. Степень воздействия в этом случае будет определяться временем прямого контакта коллембол с гербицидом и скоростью разложения препарата. Очевидно, недоучет этих обстоятельств обусловил не-

однозначность результатов большинства исследований по действию 2,4-Д на микроартропод. Установленные существенные нарушения структуры сообщества микроартропод происходят, по мнению ряда авторов [18], преимущественно косвенно, через кормовую базу. Однако, попадая в почву непосредственно или с отмирающими частями растений, гербициды обусловливают длительный прямой контакт животных с отравленным субстратом. Нарушения жизненных циклов и процессов размножения у ногохвосток приводит к резкому изменению популяционной динамики, что и определяет индикаторную ценность коллембол в оценке гербицидного загрязнения почв.

Выводы

1. Способы попадания гербицида в организм ногохвосток влияют на темпы и характер популяционного развития. Гербицид, проникая через наружные покровы коллембол, при контакте с отравленным субстратом или при прямом попадании препарата на тело, ингибирует развитие популяции *F. candida* в большей степени, чем при поступлении в организм ногохвосток с зараженной пищей.

2. Под действием 2,4-Д аминной соли происходят существенные изменения репродуктивных возможностей *F. candida*. В любых дозах препарат снижает плодовитость коллембол, выживаемость яиц, а также увеличивает срок до появления первых кладок и период эмбрионального развития.

3. Препарат токсичен для *F. candida* как в производственных, так и в десятикратных дозах. Повышение концентрации 2,4-Д лишь частично усугубляет нарушения в развитии популяций. Происходит гибель дополнительной части взрослых коллембол, нарушаются поведение и способы кладки яиц. Действие препарата в любых дозах вызывает снижение жизнеспособности ювенильных особей дочернего и внучатого поколений, уменьшая восстановительные возможности популяции.

Данная работа выполнена под руководством профессора Н. М. Черновой (Московский государственный педагогический университет им. В. И. Ленина), и автор благодарен за консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гиляров М. С. Коллемболы, их место в системе, особенности и значение.— В кн.: Фауна и экология насекомых. М.: Наука, 1984, с. 3—11.

2. Даубарас А. Р. Влияние гербицидов на динамику и численность орибатидных клещей в пахотной почве под различными сельскохозяйственными культурами.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Тбилиси, 1987, с. 85—86.

3. Майер-Боде Г. Гербициды и их остатки.— М.: Мир, 1972.— 558 с.

4. Мелецис В. П. Изменение структуры доминирования и плотности ногохвосток *Collembola* (при загрязнении почв цементной пылью).— В кн.: Фауна и экология беспозвоночных Латв. ССР. Рига, 1980, с. 69—85.

5. Пономарева О. Н. Изменение жизненных циклов и популяционной динамики почвообитающих коллембол под влиянием гербицидов. Автореф. на соискание учен. степени канд. биол. наук. М., 1990.

6. Прассе И., Махулла Г., Гельмеке К. Влияние гербицидов на структуру комплекса почвообитающих микроартропод.— Экология, 1978, вып. 4, с. 36—46.

7. Скокова Н. Н. Оценка побочного действия феноксигербицидов на животных.— В кн.: Влияние пестицидов на диких животных наземных и водных экосистем. М., 1977, с. 58—83.

8. Ханисламова Г. М. Влияние ПАВ на население коллембол в агроценозах.— В кн.: Экологические проблемы агропромышленного комплекса Башкирской АССР. Уфа, 1986, с. 53.

9. Чернова Н. М. Распределение микроартропод в пахотной почве.— В кн.: Антропогенное воздействие на фауну почв. М., 1982, с. 3—9.

10. Чкаников Д. И., Соколов М. С. Гербицидное действие 2,4-Д и других галоидфеноксикислот.— М.: Наука, 1973.— 216 с.

11. Curry J. P. The effects of different methods of new sward establishment and the effects of the herbicides paraqual and dalapon on the soil fauna.— Pedobiologia, 1970, N 10, p. 329.

12. Eijsackers H. Effects of herbicides 2,4,5-T on *Onychiurus quadrioclla-tus* Gisin (*Collembola*).— In: Progress in Soil Zoology. 1975, p. 481—488.

13. Eijsackers H. Side effects of the herbicide 2,4,5-T on reproduction, food consumption and moulting of springtail *Onychiurus quadriocellatus* Gisin (*Collembola*).— Z. Ang. Ent., 1978, v. 85, h. 4, p. 341.

14. Fox C. J. S. The effects of five herbicides on the numbers of certain invertebrate animals in grassland soil.— Can. J. Plant Sci., 1964, v. 44, N 2, p. 314.

15. Goto H. E. Simple technique for the rearing of *Collembola* and a note of the use of a fungistatic substance in the culture.— Ent. Mon. Mag., 1960, v. 96, p. 138—440.

16. Green C. D. The effect of crowding upon the fecundity of *Folsomia candida* (Willem) var. *distincta* (Bagnall) (*Collembola*).— Ent. exp. et appl., 1964, N 7, p. 62—70.

17. Petersen H. Parthenogenesis in two common species of *Collembola: Tullbergia krausbaueri* (Börner) and *Isotoma notabilis* Schäffer.— Rev. Ecol. Biol. Soc., 1971, t. 1, p. 133—138.

18. Prasse I. Indications ol structural changes in the communities an agro-ecosystem after applying herbicides.— Agr. Ecosystems Environ., 1985, v. 13, N 3/4, p. 205—215.

19. Rapoport E. H., Cangioli G. Herbicides and the soil fauna.— Pedobiologia, 1963, N 2, p. 235—238.

20. Snider R. J., Subagia J. The effects of herbicides atrazine and paraquat upon *Folsomia candida* and *Tullbergia granulata* (Insecta: *Collembola*).— Pedobiologia, 1981, Bd 22, S. 141—152.

21. Usber M. B., Stoneman C. F. *Folsomia candida* — an ideal organism for population studies in the laboratory.— J. Biol. Ed., 1977, N 11, p. 83—90.

THE INFLUENCE OF A 2,4-D HERBICIDE APPLICATION PROCEDURE ON THE POPULATION DYNAMICS OF SOIL-DWELLING COLLEMBOLA

I. P. Balabina

Kursk State Pedagogical Institute

The influence of 2,4-D amine salt on the population growth of a model Collembola species (*Folsomia candida*) was studied in laboratory. Commercial and tenfold concentrations of the herbicide were

applied on a substrate followed by collembola introduction. Alternatively, the herbicide was applied on products which were once used as food or it was applied on the cuticles of adult individuals which were then kept on a clean substrate an fed on noncontaminated yeast. All the experimental versions were compared with reference series. Population dynamics indices taken into account included time of the first ovipositions, embryonal period duration, egg survival, changes in population numbers at certain time intervals (1, 1.5, 2 and 3 months). The results obtained indicate that the application of standard and increased concentrations has a common trend of inhibiting the population growth of *F. candida*. All the experimental versions demonstrated a delayed oviposition, distorted oviposition method, increased egg development periods, reduced egg survival. The population numbers growth rate depends on the way of 2,4-D application: the number of individuals in the experimental model populations did not change a month later while that in the reference population increased 16-fold. When Collembola contacted the herbicide-treated substrate, the population started growing only 50—55 days later which is 33—38 days later than for the reference population. Inhibited numbers growth was observed after second generation hatching when 2,4-D was applied via cuticles. When Collembola were fed on poisoned food, an intensive population growth was observed only 2 months later. After a 3-month period, none of the experimental populations reached the level of the reference one, the least numbers being observed in the population which received the herbicide via cuticles. So, it is clear from the experiment that population numbers growth depends on how the herbicide penetrates into Collembola organisms. The deviations of the numbers dynamics from that of the model reference populations are due to disturbed egg production and juvenile development, and reduced egg survival.

ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ КЛИМАТА И ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ТЕРРИТОРИИ СССР ЗА ПОСЛЕДНИЕ 40 ЛЕТ

П. А. Колосов, А. А. Минин

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

Введение. Известно, что первичная годичная продукция в значительной степени зависит от совокупности метеорологических условий конкретных лет — режимов температуры воздуха и почвы, увлажненности, радиации и т. д. [2, 5, 6, 8, 11]. Именно по этой причине большой интерес в настоящее время представляет проблема выявления тенденций возможных изменений количества продуцируемого наземными экосистемами органического вещества,

доминирующую часть которого производят растения, в связи с вероятными изменениями климата.

Целью данной работы является определение характера связи первичной надземной годичной продукции ($П_н$) и годовых сумм испарения с водной поверхности (далее просто испарения) E_0 и выявление тенденций изменений значений этих параметров за последние 40 лет, основанное на данных инструментальных наблюдений за E_0.

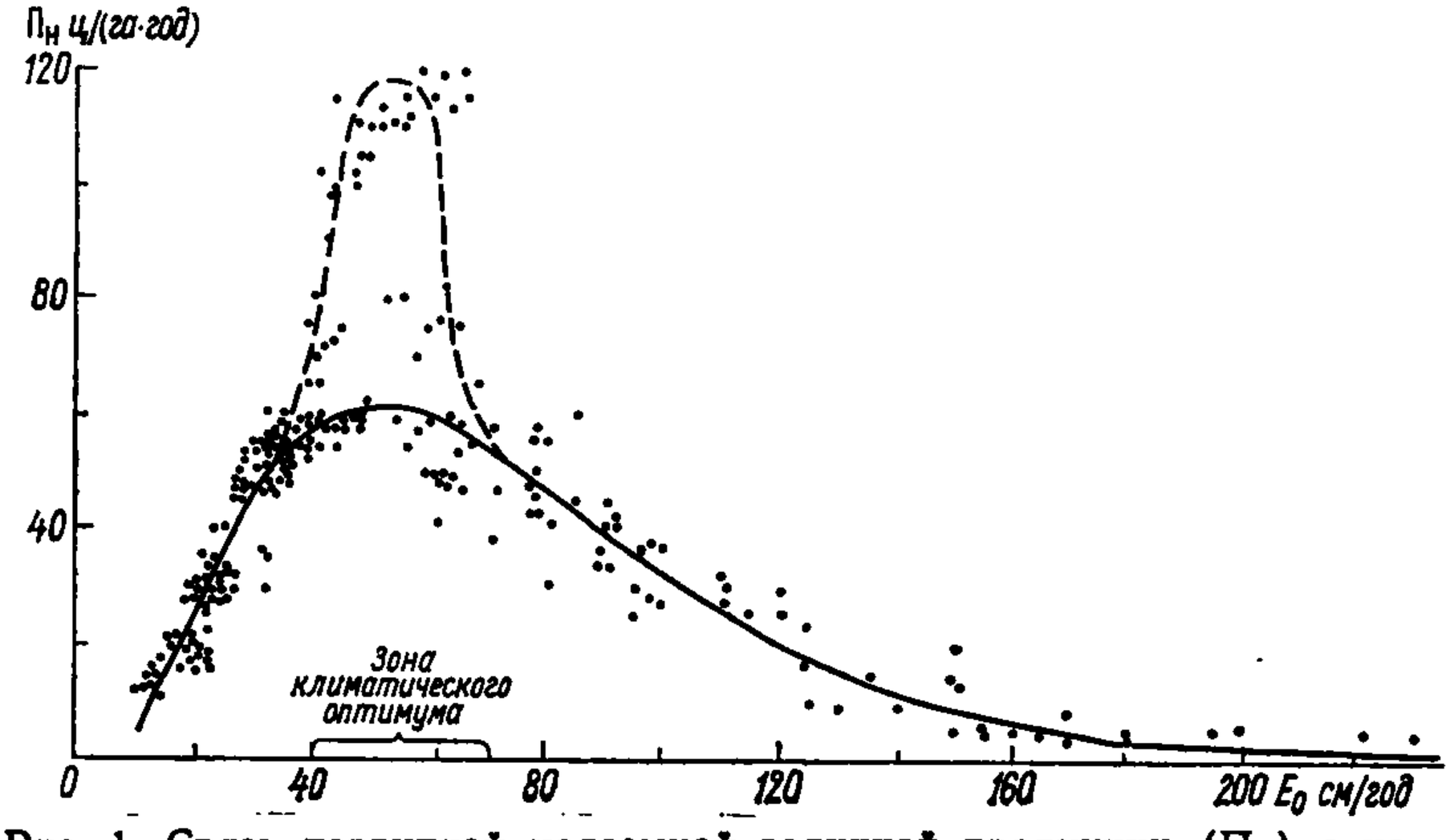


Рис. 1. Связь первичной надземной годичной продукции ($П_н$) с испарением с водной поверхности (E_0)

Материал и методика. Основными источниками информации по продуктивности стали работы [2, 11]. Однако по некоторым причинам мы привлекли для анализа практически всю литературу, указанную в библиографии к работе [2]. По этим данным с учетом карты растительности СССР [4] была построена рабочая карта $П_н$ для равнинной территории СССР в пределах умеренных широт, где представлены лесные, степные и пустынные ландшафты. Годовые суммы E_0 взяты из [9], в которых публикуются результаты проводимых по единой методике наблюдений на почти 500 станциях водноиспарительной сети СССР [7] с 1949—1951 г.

Испарение с водной поверхности определяется комплексом атмосферных условий. Основными среди климатических величин, формирующих E_0, являются радиационный баланс, дефицит влажности воздуха и скорость ветра. Таким образом, E_0 может служить в качестве комплексного показателя характеризующего способность атмосферы принимать влагу. В этом смысле он близок к понятию испарения с переувлажненной суши, использование значений которого затруднено из-за отсутствия длительных сопоставимых рядов данных, обусловленного методическими сложностями непосредственного измерения этого параметра.

Результаты и обсуждение. На рис. 1 приведен график связи средних годовых значений E_0 и $П_н$. Каждая точка на графике со-

ответствует среднему значению параметра в 2-градусной ячейке соответствующих карт. Число точек около 300, продуктивность дана для массы сухого вещества.

На рисунке выделяются участки с относительно ясно выраженным характером связи: при значениях E_0 менее 40 см/год и более 70 см/год. Выявленные участки соответствуют южным (пустыня, полупустыня и сухие степи) и северным (лесотундра, северная тайга) ландшафтам. В пределах значений E_0, равных 40—70 см/год, значения $П_н$ колеблются от 50 до 120 ц/(га·год). Эта область на графике условно выделена нами как «зона климатического оптимума». Очевидно, что в соответствующих этой зоне природных ландшафтах климатические условия наиболее благоприятны для формирования фитомассы и не являются лимитирующими. Территориально это районы луговой степи, широколиственных лесов и южной тайги — наиболее продуктивные и наиболее освоенные ландшафты умеренных широт.

Характер связи $П_н$ с E_0 может быть объяснен особенностями процесса ассимиляции CO_2 растениями и сопровождающего его процесса транспирации. Оба эти процесса зависят от температуры воздуха и радиационного баланса, хотя направления потоков CO_2 и H_2O при этом противоположны. В то время как E_0 монотонно возрастает с ростом температуры воздуха и радиационного баланса, ассимиляция CO_2 и фотосинтез имеют максимум, связанный с некоторой оптимальной для этих процессов температурой. Действительно, известно, что скорость фотосинтеза пропорциональна свету и потоку CO_2. Одновременно с потоком CO_2 в открытые устьица испаряется вода. На некотором участке существует линейная связь между скоростью фотосинтеза и потоком CO_2, а, следовательно, и между скоростью фотосинтеза и потоком транспирируемой воды. При сильной сухости воздуха (большом дефиците влажности) устьица закрываются, CO_2 перестает поступать и фотосинтез прекращается. Аналогичный процесс наблюдается и при затемнении. Естественно, что связь в этих условиях и при приближении к ним уже нелинейная. Если температура воздуха превышает некоторое значение устьица также закрываются и наблюдается аналогичный эффект. Вода поступает в растения за счет осмотического давления и всасывающей силы корней для восполнения влаги, истраченной на транспирацию. Следовательно, E_0 не может быть причиной $П_н$, а является лишь удобным индикатором продуктивности.

Очевидно, что, если атмосферные условия, индуцируемые E_0, изменяются в течение длительного периода, т. е. наблюдается тренд E_0, ответная реакция продуктивности растительности будет различной вне и внутри «оптимальной зоны». Так, например, падение E_0 в диапазоне $E_0 < 40$ см/год привело бы к реализации в соответствующих природных зонах условий испарения, свойственных другим зонам с меньшей продуктивностью. В то же время аналогичное падение значений E_0 в диапазоне $E_0 > 70$ см/год вызвало бы противоположные последствия, связанные, возможно, с увеличе-

нием продуктивности. Однако внутри «оптимальной зоны» изменения E_0 не вызовут каких-либо существенных изменений $П_н$.

Определение тенденций изменений годовых сумм E_0 в различных регионах СССР проводились путем расчета нормированных аномалий A_i испарения, значения которых за теплый период определялись по формуле

$$A_i = \frac{E_{0i} - \bar{E}_0}{\sigma}, \qquad (1)$$

где i — год, $\bar{E}_0$ — среднее многолетнее значение, σ — среднее квадратическое отклонение рядов E_0.

Карты значений A анализировались для трех десятилетий: 1951—1960, 1961—1970, 1971—1980 гг. При анализе учитывался только знак аномалии, т. е. $A < 0$ или $A > 0$. Таким путем мы избегали влияния ошибок измерений E_0 на испарителях ГГИ — 3000. Анализ проводился по квадратам регулярной географической сетки $4 \times 6°$. В тех случаях когда на площади одного квадрата встречались как положительные, так и отрицательные аномалии, он классифицировался как относящийся к границе между областями положительных и отрицательных значений A. Число лет с $A < 0$ и $A > 0$ было рассчитано для каждого квадрата за каждое из трех десятилетий. В результате на огромной территории (рис. 2) отмечено направленное снижение частоты положительных аномалий за период 1951—1980 гг. и столь же направленное возрастание частоты отрицательных аномалий. Этот факт, несомненно, указывает на реальное уменьшение испарения в этих областях за 30 лет. В незаштрихованных областях на рис. 2 отмечен противоположный процесс: либо рост частоты положительных аномалий E_0, либо, как минимум, «неуменьшение» этой частоты.

В целях выявления дополнительных свидетельств наличия трендов испарения на территории СССР были проанализированы многолетние изменения годовых максимумов E_0 по данным сформированного архива испарения на магнитных носителях. Полученные графики (рис. 3) столь наглядно свидетельствуют о существенном и практически повсеместном на европейской части СССР (ЕЧС) падении значений E_0 за 1951—1987 гг., что не требуют специальных пояснений.

Реальность отмеченного уменьшения испарения за последние десятилетия косвенно подтверждается и исследованиями ряда авторов, показавших наличие трендов падения потока прямой солнечной радиации и снижения средней годовой температуры воздуха в северном полушарии [1, 3, 10, 12], а также возрастания замутненности атмосферы, задерживающей поступление на поверхность Земли прямой коротковолновой радиации (в основном определяющей процесс испарения с водной поверхности) (рис. 4).

Совместное рассмотрение графика связи $П_н = fE_0$ (см. рис. 1) и рис. 2 позволило построить карту оценок направленности изменений продуктивности ($П_н$) за период наблюдений 1951—1987 гг. (рис. 5). Разумеется, предполагаемые изменения продуктивности

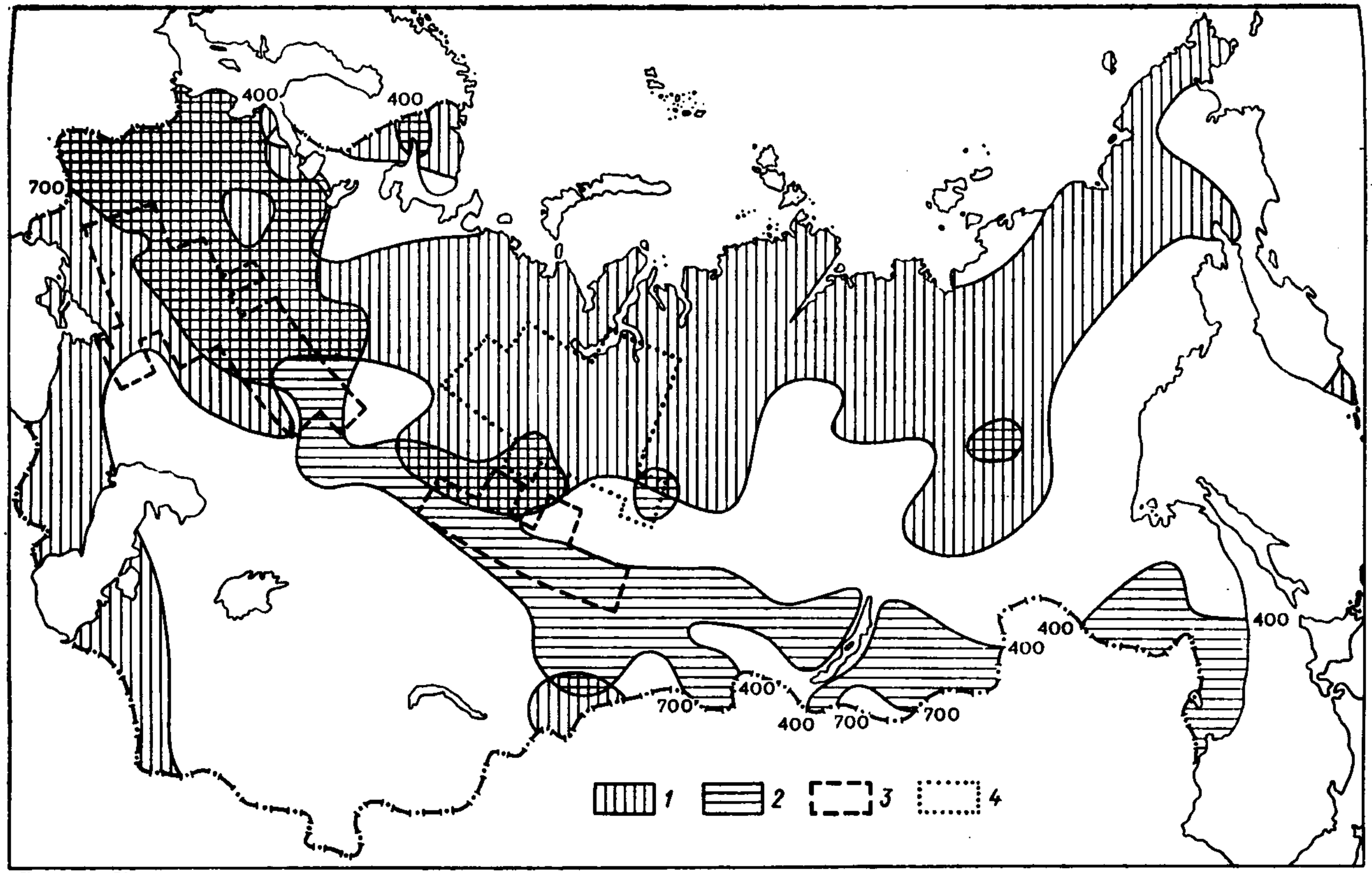


Рис. 2. Карта обобщенных за период наблюдений знаков аномалий годовых сумм испарения с водной поверхности (E_0).

1 — области уменьшения E_0 за 1951—1967 гг.; *2* — область максимальной годовой чистой продукции растительности и независимости ее от E_0 при 400 мм/год $< E_0 <$ 700 мм/год; *3, 4* — области активного тепловлагообмена июня (*3*) и июля (*4*), выявленные по данным об испарении с суши.

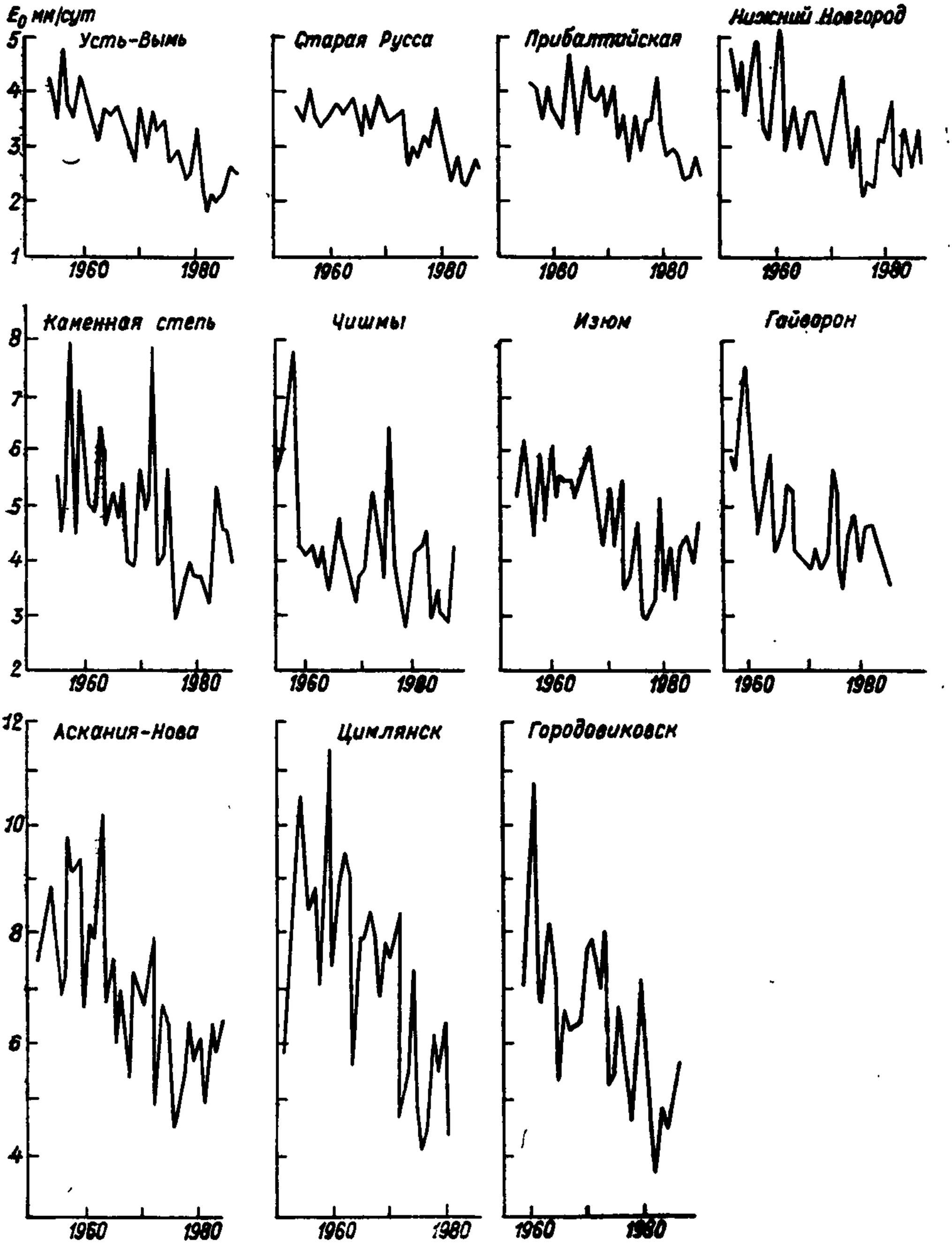


Рис. 3. Многолетний ход максимальных в году месячных значений интенсивности испарения с водной поверхности (E_0) по некоторым пунктам на территории СССР.

в выявленных на рис. 5 областях могут в действительности оказаться небольшими и во всяком случае требуют прямого подтверждения, но общая направленность процессов в той мере, в которой продуктивность связана с E_0, очевидно, не вызывает сомнений, поскольку опирается на реальные данные об изменениях испарения

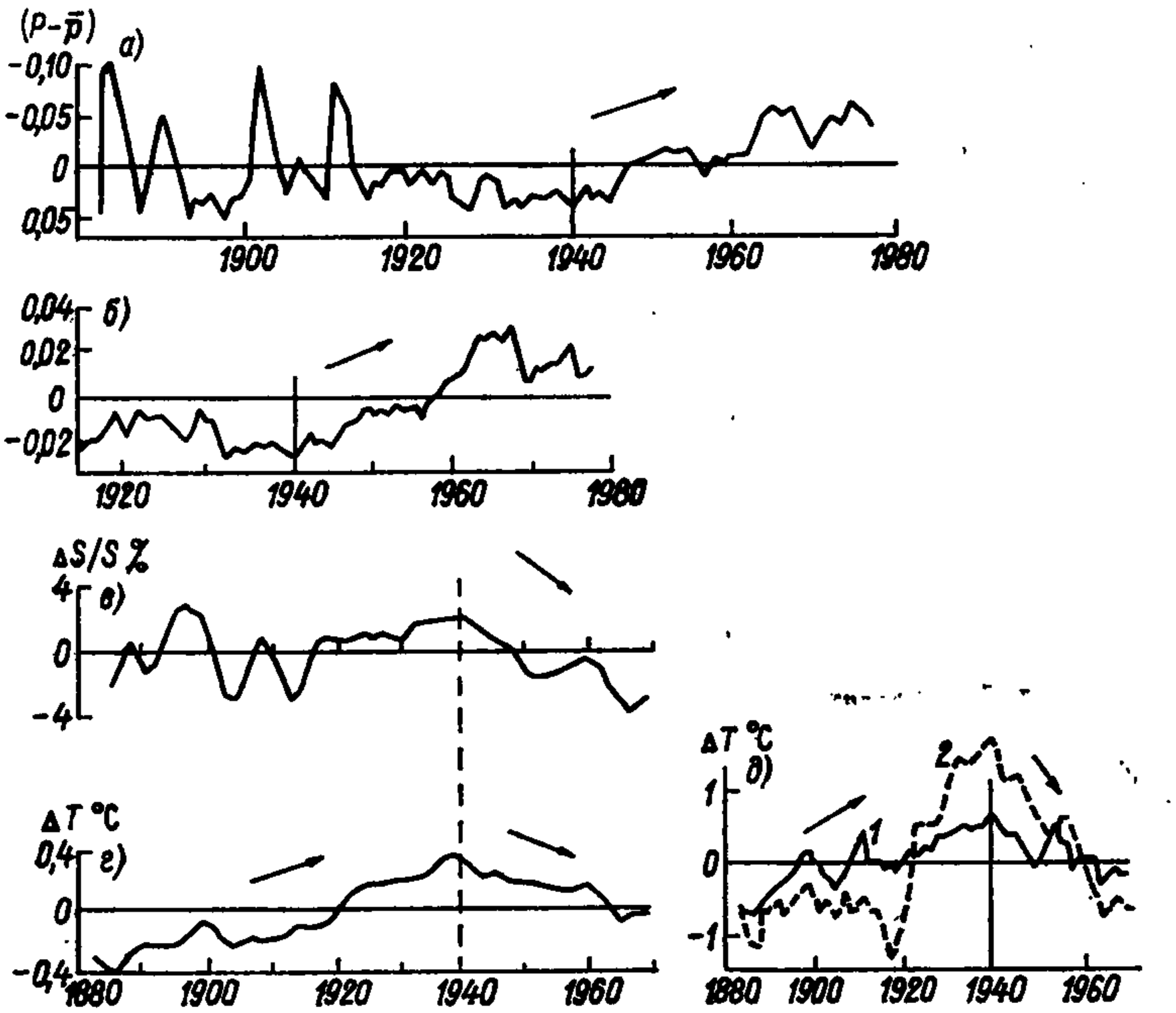


Рис. 4. Динамика осредненных по северному полушарию климатических величин.

а — средние годовые характеристики замутненности (прозрачности) атмосферы по [10]; *б* — замутненность атмосферы по [12]; *в* — аномалии прямой солнечной радиации по [3]; *г* — аномалии температуры воздуха по [3]; *д* — пятилетние скользящие средние аномалии температуры воздуха (*1* — теплое полугодие, *2* — холодное) по [3].

с водной поверхности за достаточно длительный период времени.

Проведенное исследование ставит ряд вопросов. Почему области падения испарения расположены на территории СССР именно таким образом? Связано ли такое расположение с путями транспортировки аэрозольных загрязнений в атмосфере?

Изменяется ли при падении E_0 реальное испарение с поверхности суши (E)? А оно может и не изменяться, будучи связанным с E_0 по формуле Ольдекопа

$$E = E_0 \cdot \mathrm{th}\left(\frac{x - \Delta w}{E_0}\right), \qquad (2)$$

где x — месячная сумма осадков, Δw — изменение за месяц запасов почвенной влаги, th — гиперболический тангенс.

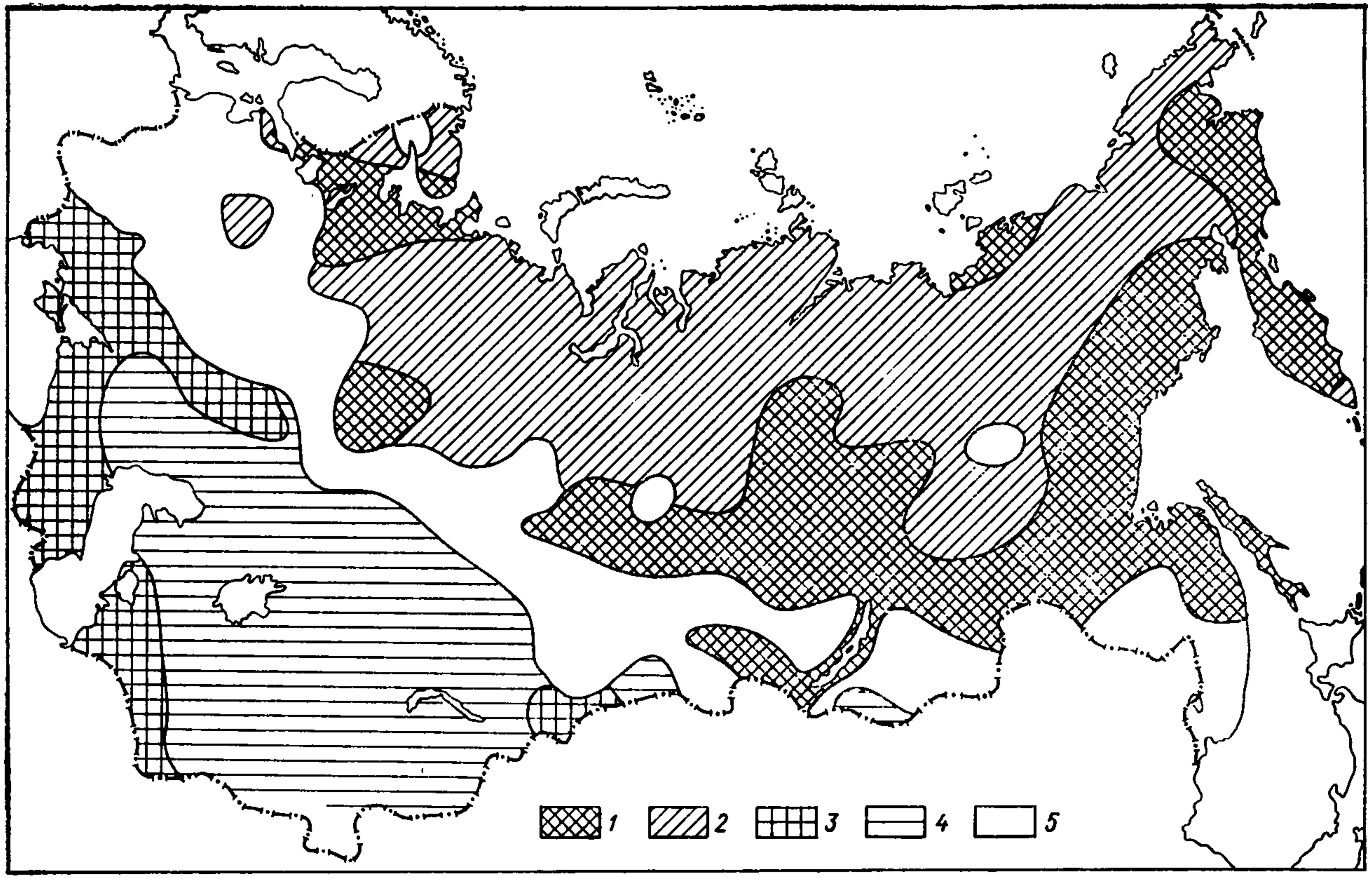


Рис. 5. Карта оценок направленности изменений продуктивности ($П_н$) в связи с изменениями годового испарения с водной поверхности (E_0) за период наблюдений 1951—1987 гг.

1 — рост $П_н$ с ростом E_0 (левая ветвь связи $П_н = f(E_0)$; *2* — уменьшение $П_н$ с уменьшением E_0 (правая ветвь связи $П_н = f(E_0)$); *3* — рост $П_н$ с уменьшением E_0 (правая ветвь связи $П_н = f(E_0)$); *4* — уменьшение $П_н$ с ростом E_0 (правая ветвь связи $П_н = f(E_0)$); *5* — область малых изменений $П_н$ при любых изменениях E_0 в пределах 400 мм/год $< E_0 <$ 700 мм/год.

Все эти вопросы требуют дальнейших углубленных исследований. Однако уже на данной стадии очевидно, что в областях многолетнего устойчивого уменьшения испарения должен затухать и тепло-влагообмен, так как известно, что $E_0 \approx R/L$, где R — радиационный баланс подстилающей поверхности [3], L — удельная теплота парообразования, и уменьшение E_0 свидетельствует о падении R, что в свою очередь влечет за собой понижение уровня обмена массой и энергией между поверхностью суши и атмосферой, описываемого балансовым уравнением: $R = LE + P + B$, где LE — затраты тепла на испарение, P — турбулентный обмен явным теплом, B — теплообмен с почвой. В этом случае проявляется климатообразующая роль испарения с водной поверхности (точнее ее индикационная роль), что подчеркивает важность изучения этой климатической величины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные изменения климата/Под ред. М. И. Будыко и Ю. А. Израэля.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987— 406 с.

2. Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем.— М.: Наука, 1986.— 296 с.

3. Будыко М. И. Эволюция биосферы.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984.— 487 с.

4. Географический атлас.— М.: ГУГК при СМ СССР, 1982.— 143 с.

5. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова.— Л.: Гидрометеоиздат, 1977.— 216 с.

6. Зубов С. М. Природные комплексы и продуктивность растительности СССР.— Минск, 1978.— 168 с.

7. Кокорева К. М. Оценка современного состояния водноиспарительной сети.— Метеорология и гидрология, 1989, № 1, с. 85—93.

8. Лит Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара.— Экология, 1974, № 2, с. 13—23.

9. Материалы наблюдений за испарением с водной поверхности за 1950—1987 гг.— Ленинград, Ростов-на-Дону, Алма-Ата, Хабаровск.

10. Пивоварова З. И. Радиационные характеристики климата СССР.— Л.: Гидрометеоиздат, 1977.— 335 с.

11. Титлянова А. А. и др. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности.— Новосибирск, 1988.— 133 с.

12. Bryson R. A., Goodman B. M. Volcanic activity and climatic change.— Science, 1980, v. 207, p. 1041—1044.

TRENDS IN CLIMATE AND PRODUCTIVITY PARAMETER CHANGES OVER THE LAST 40 YEARS IN THE USSR

P. A. Kolosov, A. A. Minin

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The paper discusses the problem of plant cover productivity changes related to climate fluctuations. A relationship is obtained between the primary epigeic annual production and surface water

evaporation from data of the USSR Water Evaporation Network and from literature data on the productivity. Based on reliable evaporation trend observations conducted in 1951—1987, regions with a supposed decrease, growth and stability of multiyear regimes of the annual plant production are identified, and respective maps of the productivity trends are constructed.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЧВЕННОГО РАСТВОРА В ЦЕЛЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

М. С. Малинина, Г. В. Мотузова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В организации и проведении экологического мониторинга, несомненно, важное место должен занимать контроль химического состояния почвенных растворов как наиболее динамичного почвенного компонента. Состав почвенного раствора в полной мере отражает влияние и внешних факторов (осадки, рельеф, высшая растительность), и внутрипочвенные условия (водно-воздушный режим, вещественный состав почв, почвенная биота). Антропогенное воздействие на экосистему неизбежно сказывается на свойствах почвенного раствора.

Почвенные растворы начали выделять из почв еще в конце прошлого века (Шлезинг, 1886 г.). Однако до сих пор у исследователей не сложилось единого мнения по вопросу, что же представляет собой почвенный раствор. Существует много его определений. Наиболее строгое определение принадлежит Пирсону, согласно которому почвенный раствор — это «квазиравновесный раствор электролитов, который существует в почве при условиях неполного насыщения влагой». По мнению Д. С. Орлова, это определение не является строгим, поскольку не названы допустимые пределы влагонасыщения и количественно не определены условия квазиравновесия. Сам автор дает достаточно широкое толкование почвенного раствора. По его определению, «почвенный раствор — это жидкая фаза почвы в природных условиях» [1]. Близко к этому определение Спозито [2]: «Лабильная водная фаза почвы — почвенный раствор — это особая динамичная открытая природная водная система, состав которой чутко отражает множество реакций, которые могут происходить одновременно между водным раствором и смесью минеральных и органических твердых частиц, смесью, которая сама по себе меняется как во времени, так и в пространстве». Таким образом, согласно определениям Пирсона и Спозито, почвенный раствор не является строго равновесной системой. Почвенные растворы представлены различными формами почвенной влаги с растворенными в них электролитами — гравитационной, капиллярной, пленочно-капиллярной, адсорбированной

и т. п. Условия образования их и, следовательно, химический состав будут различны. Гравитационную влагу характеризуют лизиметрические воды, состав которых свидетельствует о способности химических веществ мигрировать в профиле почв и в ландшафте. Более связанные формы воды (капиллярная, адсорбированная), по нашему представлению, в большей мере соответствуют понятию «почвенного раствора» как компонента исследуемого типа почвы.

В литературе данных о составе почвенных растворов сравнительно мало. Это связано со значительными трудностями выделения почвенных растворов. В большинстве своем методы трудоемки, длительны и требуют специальной и достаточно громоздкой и сложной аппаратуры. К таким методам относятся отжимание (отпрессовывание) растворов при высоком давлении. Сложность устройства прессов, с помощью которых проводится отжимание, увеличивается по мере возрастания заданного давления. Используются давления, составляющие 1000—20 000 кг/см^2. Метод центрифугирования (600 об/мин) дает возможность выделять почвенные растворы только из почв с влажностью, близкой к полной влагоемкости. Применение вытесняющей жидкости (обычно это бывает этиловый спирт) характеризуется тем, что спиртом вытесняется свободная часть почвенного раствора из капилляров. Однако и этот метод не свободен от недостатков. Во-первых, вытеснение проводится, как правило, в лабораторных условиях, поэтому почва должна быть доставлена от мест исследования в лабораторию. Чем больший объем раствора требуется для анализа, тем бóльшие количества почвы придется доставлять. Во-вторых, из тяжелых глинистых почв с низкой водопроницаемостью вытеснить раствор жидкостью очень трудно. Поэтому часто исследователи идут по пути применения эмпирически подобранных экстрагентов, имитирующих действие на твердые фазы почвенного раствора, формирующего свой состав предположительно путем вытеснения обменных катионов. Поскольку кальций обычно является доминирующим катионом в почвенном растворе незасоленных почв Скофилд и Тейлор [6] предложили применять его в качестве эталонного вытесняющего иона и измерять концентрацию других ионов в почвенной суспензии, приготовленной в 0,01 моль/л раствора $CaCl_2$. Полученные результаты лишь условно характеризуют почвенный раствор.

В последнее время для изучения состава почвенного раствора при исследовании питания растений или содержания загрязняющих веществ применяют отбор почвенных растворов с помощью вакуумной экстракции в пористые водосборники, помещенные в почву или отдельные почвенные горизонты. При этом создается вакуум до 0,8 бар (8 м водяного столба). В качестве пористых материалов для изготовления вакуум-фильтров шире всего используются керамические пористые материалы, а также фильтры, изготовленные из нейлона, целлюлозы, тефлона, полиэтилена и т. д. (табл. 1). Размер пор фильтров составляет 0,4—0,8 нм. Фильтры для вакуумной экстракции почвенных растворов, в отличие от поч-

венных лизиметров, имеют небольшие размеры и вносят мало нарушений в гидравлический режим почв. Откачивание растворов производится при относительно стандартных условиях, что позволяет сравнивать полученные результаты по химическому составу почвенных растворов. Полагаем, что при создании разрежения происходит отделение и капиллярной и рыхлосвязанной влаги и растворенных в ней электролитов, находящихся в состоянии квазиравновесия. Последнее связано с прочностью удерживания почвой влаги, которая зависит от размера капилляров и пор. Предполагается [4], что при разрежении 0,75 бар (7,5 м водяного столба) откачивается раствор из пор размером 4—60 нм. Радиус водосбора составляет 25—30 см. Прилагаемый вакуум значительно уступает всасывающей силе растений, которая у деревьев, например, составляет примерно 15 бар.

Таблица 1

Сравнение различных материалов, используемых в производстве фильтров для вакуумной экстракции почвенных растворов

Материал	Специальные свойства	Недостатки
Керамика	Дешевы, широко используются	Задерживают P, могут выветриваться, выщелачивая ионы. Относительно хрупки. Обладают высокой ионообменной способностью
Тефлон	Химически инертны, легко вставляются, прочны. Можно регулировать размер пор в зависимости от типа почв	Дорогостоящие. Могут высвобождать кальций
Стекло (специальные виды)	Дешевы	Хрупки, не могут использоваться в сухих условиях. Имеют ионообменную способность
Нейлон	Низкая ионообменная способность	Относительно хрупки. Могут высвобождать азотсодержащие компоненты. Дороги. не могут использоваться в сухих условиях
Пластик	Нет адсорбции/десорбции	Некоторая задержка Al. Не могут использоваться в сухих условиях. Некоторые виды поедаются животными

Метод отсасывания почвенных растворов с помощью вакуумных фильтров имеет ряд недостатков. Возможно изменение естественного химического состава почвенного раствора за счет задерживания его крупных молекул пористым материалом фильтра, по-

этому рекомендуемый размер пор чаще всего составляет 0,5 нм. Для исследования динамики почвенного раствора пробоотборники следовало бы оставлять в почве на целый год или более. При этом возможно разрушение (физическое или химическое) фильтров и, как следствие, переход в раствор продуктов их выветривания (в основном Ca, Al). Действуя как ионообменник, некоторые керамические фильтры могут загрязнять пробу раствора вытесненными из их состава катионами, адсорбируя на стенках при этом катионы почвенного раствора.

Для получения почвенного раствора необходим очень хороший контакт пробоотборника и почвенного материала. В каменистых и песчаных почвах такой контакт, как правило, невозможен. При работе с супесчаными или суглинистыми почвами необходимо обеспечить заполнение пространства, окружающего керамический фильтр, увлажненной почвой. В плотном почвенном материале предварительно можно проделать отверстие, чтобы избежать разрушения пробоотборника. Иногда возникают проблемы, когда на конце пористого фильтра образуется пузырек воздуха и воздух начинает засасываться внутрь фильтра. Этого можно избежать, закрыв поры на кончике фильтра клеем или краской с наружной стороны фильтра.

Создать вакуум можно с помощью любого насоса. Для этой цели мы использовали ножной автомобильный насос, переменив с помощью перестановки клапана направление движения воздуха в системе. К каждому насосу с помощью переходника можно присоединять 5—6 и более вакуумных фильтров. Для быстрого отсасывания накопившегося в фильтре почвенного раствора мы опускали на дно фильтра иглу шприца большого размера. К игле была подсоединена поливинилхлоридная трубочка небольшого диаметра, соединенная с приемником почвенного раствора. В стационарных условиях отбор почвенных растворов значительно упрощается. В этом случае можно использовать автоматизированный отбор проб.

Вакуумные пробоотборники с пористыми фильтрами собирают значительно меньший объем раствора, чем почвенные лизиметры. Состав растворов также разный [5]. Что касается объема раствора, отсасываемого с помощью керамических фильтров, то некоторые исследователи используют не фильтры-свечи, а керамические пористые чашки с большой площадью водосбора. Однако размещение в почве керамических чашек сильнее нарушает естественное сложение почв и их гидравлический режим [5].

При получении почвенных растворов в Кандалакшском государственном заповеднике в 1989—1990 гг. мы использовали керамические фильтры-свечи. Данные по элементному, в том числе и микроэлементному, составу почвенных растворов приведены в табл. 2 и 3. Элементный анализ вод и почвенных растворов проводился методом индукционно связанной плазмы, определение марганца и цинка — атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре *Z* — 8000 фирмы Хитачи в пламени ацетилен — воздух.

Таблица 2

Содержание (мг/л) различных элементов в природных, грунтовых водах и почвенных растворах о. Великий (Кандалакшский государственный заповедник)

Родник	Ручей	Озеро	Почвенные растворы								
			Подзол	Перегнойно-торфянистая		Торфяно-болотная					
			A2	B	BG	Грунтовые воды	O1	O2	F	T1	T2
Кальций											
17,70	7,00	3,58	18,20	15,0	16,30 11,60	1,15 3,61 2,37	9,90	4,10	14,30 20,50 16,30	<0,01 6,70 4,52	2,66
Магний											
5,30	2,13	2,21	5,50	17,30	13,10 8,90	0,50 1,50 1,31	3,46	3,18	8,30 7,20 7,10	8,20 2,84 2,79	1,57
Алюминий											
<0,10	<0,10	<0,10	3,06	0,90	0,50 1,16	1,12 <0,10 0,40	2,60	1,34	1,44 6,50 2,05	0,40 2,60 2,65	0,20
Железо											
<0,02	0,085	0,19	0,80	0,50	0,35 0,70	6,80 0,60	1,03	1,88	1,12 0,80 0,70	0,35 7,00 0,70	0,26

Родник	Ручей	Озеро	Почвенные растворы									
			Подзол	Перегнойно-торфянистая		Торфяно-болотная						
			A2	B	BG	Грунтовые воды	O1	O2	F	T1	T2
Натрий												
17,10	9,30	8,50	21,30	100,0	9,60	4,15	17,20	15,10	27,40	18,40	11,70
					15,70	6,10			37,20	4,34	
						9,90			16,90	20,30	
Калий												
2,35	1,04	1,46	11,0	14,6	5,80	1,67	15,00	3,33	16,90	4,73	4,93
					6,50	2,69			21,60	5,10	
						0,20			19,20	16,90	
Кремний												
6,70	2,16	6,60	9,10	45,20	44,60	2,17	5,10	6,00	7,60	6,40	8,40
					42,60	11,30			16,50	11,00	
						11,20			10,60	10,90	
Фосфор												
<0,2	<0,2	<0,2	0,8	<0,2	<0,2	<0,2	<0,2	<0,2	1,21	<0,2	<0,2
					<0,2	0,5			1,00	<0,2	
						<0,2			0,90	<0,2	

Таблица 3

Содержание (мкг/л) микроэлементов в природных, грунтовых водах и почвенных растворах на различных горизонтах. о. Великий, 1989—1990 гг.

Элемент	Год	Родник	Озеро	Почвенные растворы								
				Разрез 103		Разрез 118			Разрез 119			
				F	T	B	B1G	B2G	F	T1	T2	грунтовые воды
Cu	1989	1,7	56,0	65,0	48,0	25,0	18,0	13,0	15,0	11,0	8,0	57,0
	1990	8,5	1,3	1,4	31,0	17,0	17,0	10,0	310,0	6,0	6,0	5,0
Zn	1989	630	60	1100	730	80	50	69	120	37	8	66
	1990	21	11	150	110	220	170	200	220	64	47	17
Pb	1989	3	3,6	H/o	H/o	H/o	H/o	H/o	H/o	H/o	H/o	4,9
	1990	H/o	2,0	25,0	3,0	H/o	H/o	5,0	H/o	H/o	130	H/o
Ni	1989	3,6	18,0	45,0	38,0	27,0	35,0	49,0	8,4	9,8	4,2	7,6
	1990	3,0	2,0	11,0	11,0	80,0	15,0	50,0	50,0	9,0	5,0	2,0
Co	1989	H/o	17,0	4,3	30,0	4,2	9,5	11,0	0,9	H/o	H/o	H/o
	1990	0,3	H/o	1,8	1,1	6,1	7,0	1,4	0,7	1,4	0,4	H/o
Cd	1989	0,2	0,4	1,6	0,7	1,9	1,6	2,5	0,4	5,0	0,4	0,1
	1990	0,15	0,1	1,0	1,6	1,5	1,0	2,9	3,4	1,1	1,2	1,0

Анализ на содержание мышьяка, никеля, кобальта, свинца, кадмия и меди проводился в графитовой печи GA-3 по экспериментально подобранным температурно-временны́м программам с соответствующим для каждого элемента модификатором матрицы. В растворах также определяли ртуть методом «холодного пара» (ААС фирмы Перкин — Элмер модель 403). Ртуть во всех пробах не обнаружена при чувствительности $3 \cdot 10^{-5}$ мг/л. Согласно литературным данным [3], при хранении водных растворов в полиэтиленовой посуде в течение 7—8 сут теряется до 67 % количества мышьяка, ртути, сурьмы и кадмия за счет сорбционных процессов на стенках сосудов. Сорбцию микропримесей стенками посуды можно предотвратить или снизить до незначительной путем консервирования — подкисления растворов из расчета 5 мл HNO_3 на 1 л пробы и хранения проб при температуре не выше 4 °С. В противном случае при длительном хранении стенки сосудов необходимо обмывать азотной кислотой, что и было сделано. Но и в этом случае содержание мышьяка, кадмия и ртути в большинстве образцов почвенных растворов оказалось ниже предела обнаружения.

Как видно из приведенных в табл. 2 данных, почвенные растворы отличаются от природных поверхностных и грунтовых вод по содержанию кальция, магния, алюминия и других макроэлементов. Особенно сильно по составу почвенных растворов отличаются ферментативный (F) и торфянистый (T) горизонты.

В табл. 3 приведены данные о микроэлементном составе растворов, отобранных на пробных площадках в 1989 и 1990 гг., которые свидетельствуют о сильном варьировании показателей. Наиболее близкие результаты по годам получены для минеральных горизонтов перегнойно-торфянистой почвы (разрез 118). Варьирование содержания микроэлементов в них находится в пределах естественного пространственного варьирования. Наиболее сильно различаются результаты в ферментативных горизонтах почв, что, очевидно, связано с активной жизнедеятельностью почвенной биоты и растительности. Вообще вариабельность химических показателей свойств почвенных растворов, очевидно, достаточно велика. Поэтому число фильтров, размещаемых в почвенных горизонтах, для обеспечивания репрезентативности выборки не должно быть мало. В случае когда почвенный материал достаточно однороден, достаточно 6—7 фильтров. Если почвенная масса неоднородна, число фильтров должно быть увеличено до 30—50 [5]. Однако этот вопрос в достаточной степени не разработан и требует проведения дальнейших исследований. Очевидно, что число вакуумных фильтров, помещаемых в почвенные горизонты, будет зависеть как от однородности почвенной массы горизонтов, так и от исследуемого элемента. Для элементов с сильно варьирующим содержанием в жидкой фазе почв, таких, как большинство металлов и других элементов, содержащихся в почвах в микроколичествах, число фильтров должно быть значительно выше, чем в том случае, когда определяются макроэлементы.

Почвы о. Великий в основном представлены иллювиально-железисто-гумусовыми подзолами, торфяно-болотными и перегнойно-торфянистыми типами. Все эти почвы относятся к почвам с кислой реакцией среды. В табл. 4 приведены значения pH водной вытяжки из почв и pH почвенных растворов, полученных с помощью вакуумного экстрагирования.

Таблица 4

Кислотность почв (водная вытяжка) и почвенных растворов о. Великий

pH	Торфяно-болотные почвы				Торфяник			Перегнойно-торфянистые почвы			
	Почвенные горизонты										
	F	T	T1	T2	O1	O2	T	T1	AT	B	BIG
Воды	3,40	3,50	3,60	3,60	3,80	3,80	4,40	4,30	4,40	3,80	3,90
Почвенных растворов	4,10	4,19	3,72	5,96	5,05	5,95	6,26	7,61	7,56	5,00	6,98

Данные таблицы говорят о том, что кислотность почвенных растворов довольно сильно отличается от кислотности водной суспензии почв, определяемой в стандартных лабораторных условиях. Различия достигают 3 единиц pH. По нашему мнению, это может быть связано с неодинаковыми условиями измерения концентрации водородных ионов в почвенных суспензиях и почвенных растворах, разбавлением при измерении pH водной суспензии в стандартных условиях, значительным различием в составе матрицы в первом и втором случаях и другими причинами. Данные, полученные при измерении pH в водной суспензии почв, на наш взгляд, дают более искаженную картину, чем в случае измерения pH полученных почвенных растворов.

Суммируя сказанное выше, следует отметить, что при проведении экологического мониторинга почв почвенные растворы являются необходимым объектом, показатели химических свойств которого должны контролироваться ежегодно. Методические трудности, возникающие при анализе и интерпретации полученных данных, могут быть устранены при накоплении большей информации о составе и свойствах почвенных растворов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Орлов Д. С. Химия почв.— М., 1985.— 376 с.
2. Спозито Г. Термодинамика почвенных растворов.— Л: Гидрометеоиздат, 1984.— 240 с.
3. Хамидова Р. Радиоактивационные методы анализа объектов природного происхождения.— Ташкент; Фан, 1980.— 207 с.
4. Bennetzen F. Vandbalance og kvaelstofbalance ved optimal plantenproduction. 2. Teknik og mrtoder. 1392 beretning fra Statens Planteavlsforsog. Surtryk af Tiddskrift for Planteavl. Copenhagen 1978, v. 82, p. 173—189.

5. Monitoring of Soil Water Chemistry and Ion Fluxes in Forests.— Technical University of Denmark, 1988.
6. Schofield R. K., Taylor A. W. The measurment of soil pH.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc.. 1965. p. 19, p. 164—167.

SOIL SOLUTION STUDIES FOR THE PURPOSES OF ECOLOGICAL MONITORING

M. S. Malinina, G. V. Motuzova

Moscow State University

The paper describes experience in obtaining soil solutions by vacuum extraction. Merits and demerits of various techniques for obtaining soil solutions are discussed. The authors show the need to study soil solutions for the purposes of ecological monitoring and to create a data bank on soil solution chemistry and properties due to the scarcity of such information.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДАТ НАСТУПЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ФЕНОФАЗ У БЕРЕЗЫ БОРОДАВЧАТОЙ (*BETULA VERRUCOSA* EHRH.) НА РУССКОЙ РАВНИНЕ

А. А. Минин

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

Введение. Исследования закономерностей наступления и прохождения фенологических явлений в природе имеют важное значение для более глубокого понимания особенностей сезонной динамики биосферы. Фенологические фазы в биоте соединяют в себе влияние совокупности метеорологических факторов, с одной стороны, и особенностей биологической ритмики биоценозов, отдельных видов растений и животных — с другой. В этом смысле анализ рядов дат наступления тех или иных явлений позволяет судить о тенденциях изменения климата, а также о характере происходящих изменений в сезонной динамике экосистем. В настоящее время большое значение также представляет проблема выявления экосистем с устойчивым или, напротив, нестабильным режимом наступления определенных фенофаз в многолетнем аспекте.

Целью данной работы является исследование пространственно-временной изменчивости дат начала сокодвижения, развертывания первых листьев (начало облиствения), начала пожелтения листвы

и конца листопада у березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) в европейской части СССР (ЕЧС).

Материал и методика. Исходные данные по интересующим нас параметрам для 136 пунктов на ЕЧС (в основном это лесная и лесостепная зоны) были взяты из Календарей природы [6—10], а также собраны непосредственно в феноархивах Географического общества СССР. Отбирались данные только по тем пунктам, где общая продолжительность наблюдений была не меньше 15 лет. По началу сокодвижения использованы материалы 92 пунктов, началу облиствения — 116, началу пожелтения — 84 и концу листопада — 98.

В систематике рода *Betula* наблюдаются некоторые разночтения в названии одного биологического вида. Например, Ф. К. Тихомиров [11] определяет «береза белая, или бородавчатая (*B. alba*)», в «Определителе высших растений» [1] отождествляется «береза повисшая, или бородавчатая — *B. pendula* Roth (*B. verrucosa*)». Кроме того, иногда встречаются названия березы пушистой (*B. pubescens*), а на севере — березы карликовой (*B. nana L.*) Однако, как считает И. Н. Елагин [2], для различных видов березы фенофазы начинаются при одинаковых экологических условиях, которые, таким образом, являются общими для рода *Betula*. В то же время наиболее распространенным видом на ЕЧС является береза бородавчатая и подавляющая часть фенданных относится к ней. Поэтому мы взяли за основу этот вид, отнеся к нему и единичные данные по фенологии других видов рода *Betula* с учетом мнения И. Н. Елагина.

Перевод дат в непрерывный ряд проводился путем отсчета от 1 марта по соответствующей таблице из [4]. Многолетние ряды обрабатывались по методу выпрямляющих координатных сеток, реализованному на ЕС ЭВМ [5]. Данный метод позволяет обрабатывать сравнительно короткие (не менее 15 членов) ряды и получать несмещенные достоверные оценки. При математическом анализе определялось соответствие эмпирических распределений теоретическому распределению Пирсона III типа, рассчитывались основные статистические параметры ($\overline{X}$ — среднее арифметическое, σ — среднее квадратическое отклонение, C_s — коэффициент асимметрии), а также квантили $X_{P\%}$, где $P\%$ — обеспеченность. Разность $\delta X_{P\%} = X_{P\%} - X_{100-P\%}$ дает искомое значение изменчивости (амплитуду колебаний значений признака за среднестатистический период, определяемый обеспеченностью P).

Например (рис. 1), в Нерехте (57°28′ с. ш. и 40°25′ в. д. наблюдатель А. С. Невский) даты начала сокодвижения колеблются в пределах $X_{1\%} = 25$ (т. е. 27 апреля) и $X_{99\%} = 25$ (25 марта). Таким образом, один раз за среднестатистические 100 лет сокодвижение может начаться позже 27 апреля и раньше 25 марта. Амплитуда изменчивости за 100 лет $\delta X_{1\%} = 33$ сут. За 20-летний период $\delta X_{5\%} = 23$ сут и за 5-летний $\delta X_{20\%} = 12$ сут. В 1934 г. сокодвижение у березы в Нерехте началось 23 марта, т. е. вышло за пределы 99 %-ной обеспеченности, а такое событие случается

раз в 100 лет. Аналогичным образом можно оценить вероятность любого значения по каждому параметру. Дата начала облиственния в 1941 г. была очень поздней (25 мая), тогда как $X_{1\%} = 81$ (20 мая). Наиболее вариабельным за годы наблюдений оказалось распределение дат начала пожелтения листвы: дважды, в 1938 и 1967 гг., они выходили за пределы $X_{1\%}$ и $X_{99\%}$ соответственно. А в распределении дат конца листопада аналогичного уровня выходы не отмечены.

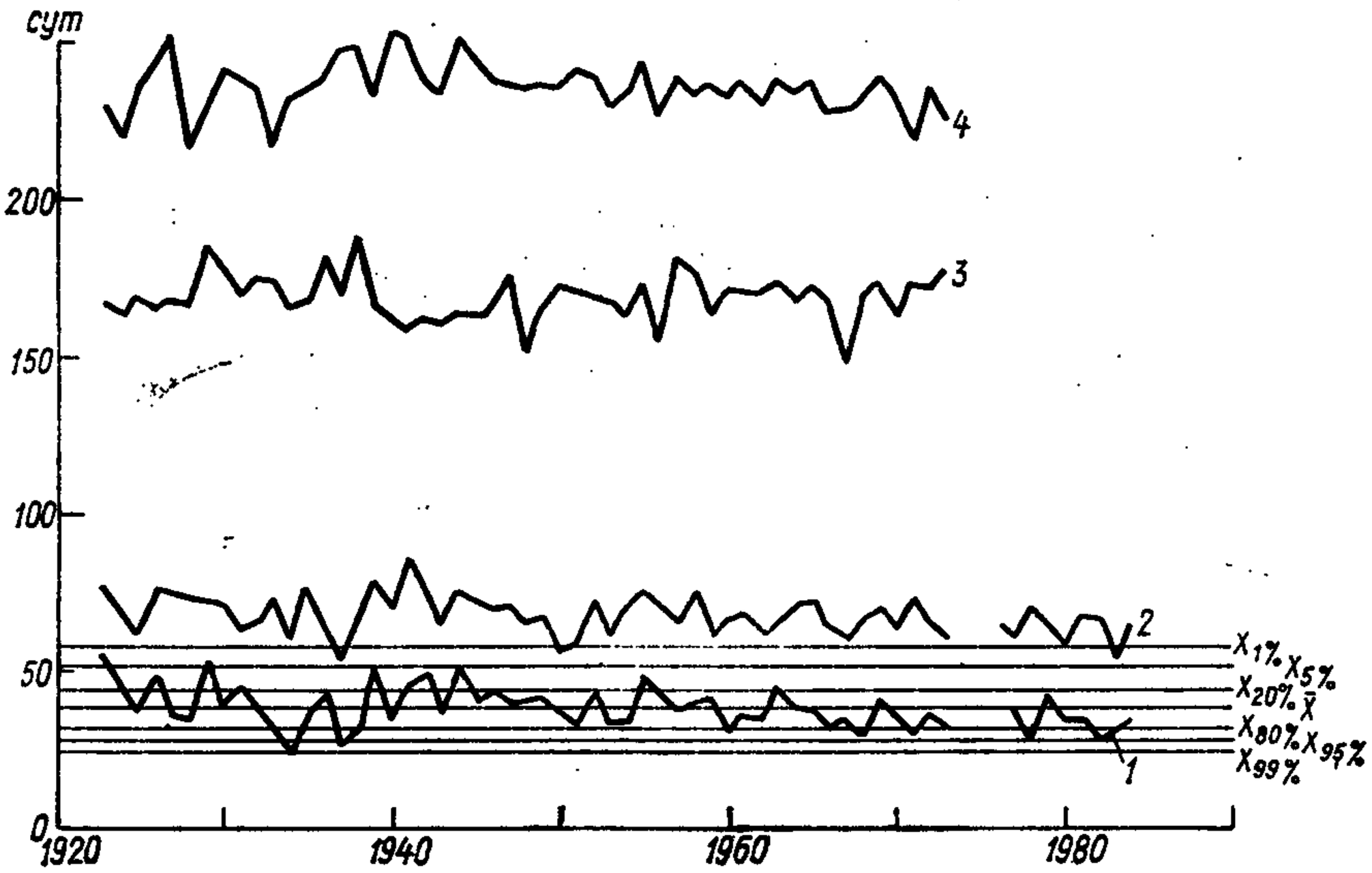


Рис. 1. Распределения дат наступления фенофаз у березы бородавчатой в Нерехте (наблюдатель А. С. Невский).

1 — начало сокодвижения, *2* — развертывание первых листьев, *3* — начало пожелтения листвы, *4* — конец листопада.

Результаты и обсуждение. На рис. 2—5 приведены карты полей амплитуд изменчивости дат наступления (окончания в случае с листопадом) исследуемых фенофаз у березы за среднестатистический 20-летний период ($P = 5\ \%$). При этом прослеживаются определенные закономерности как для каждого поля, так и между картами различных явлений.

Средняя постанционная амплитуда дат начала сокодвижения равна 27,9 сут. Центральные и восточные районы региона занимает обширная область пониженных значений изменчивости, ограниченная изолинией 25 сут. Известно, что начало сокодвижения у березы связано с переходом температуры воздуха через 5 °С [3]. Нами была построена карта изменчивости при $P = 5\ \%$ дат устойчивых переходов температуры воздуха через 5 °С весной на ЕЧС по той же методике, области повышенных и пониженных значений на которой в общих чертах совпадали с рис. 2 как по местоположению, так и по абсолютным величинам; лишь область, ограни-

ченная изолинией 25 сут, занимала меньшую площадь на юго-востоке региона и среднее постанционное значение составило 32,1 сут. Это свидетельствует о более стабильном режиме начала сокодвижения у березы в рамках изменчивости дат переходов температуры воздуха через 5 °С по сравнению с температурными вариациями.

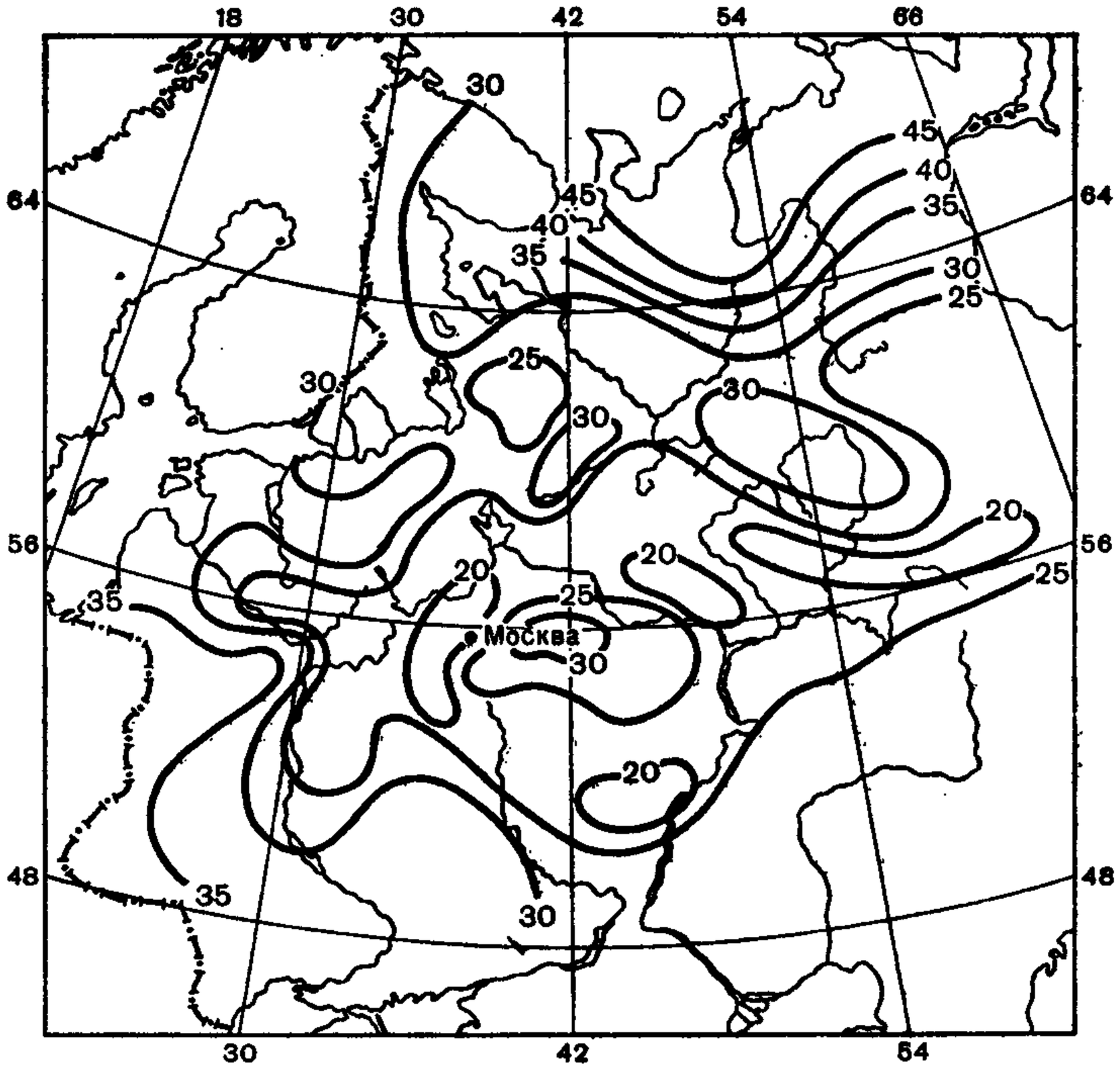


Рис. 2. Амплитуда (сут) дат начала сокодвижения у березы бородавчатой при $P = 5\ \%$.

Область пониженных значений дат начала облиственния (рис. 3), ограниченная изолинией 25 сут, а в пределах ее даже 20 и 15 сут, сместилась к западу по сравнению с таковой на рис. 2 и протягивается широкой полосой от Балтийского моря, сужаясь к Волгоградскому водохранилищу. Среднее значение изменчивости равно 25,9 сут. Общее для рис. 2 и 3 — это наличие областей повышенной изменчивости, более 35 сут, на севере и юго-западе региона. Совместное рассмотрение этих рисунков показывает также, что наиболее «дружно» весенние фенофазы у березы наступают в бассейне верхнего течения Волги, на Смоленско-Московской возвышенности и на территории, протягивающейся полосой от северной окраины Среднерусской возвышенности до Волгоградского водохранилища.

Характер полей изменчивостей дат наступления осенних фенофаз у березы (рис. 4, 5) в целом отличается от весенних: наиболее стабильно от года к году они начинаются на крайнем севере и северо-востоке региона; поля значений очень неоднородны. Начало пожелтения листвы (см. рис. 4) в многолетнем режиме происхо-

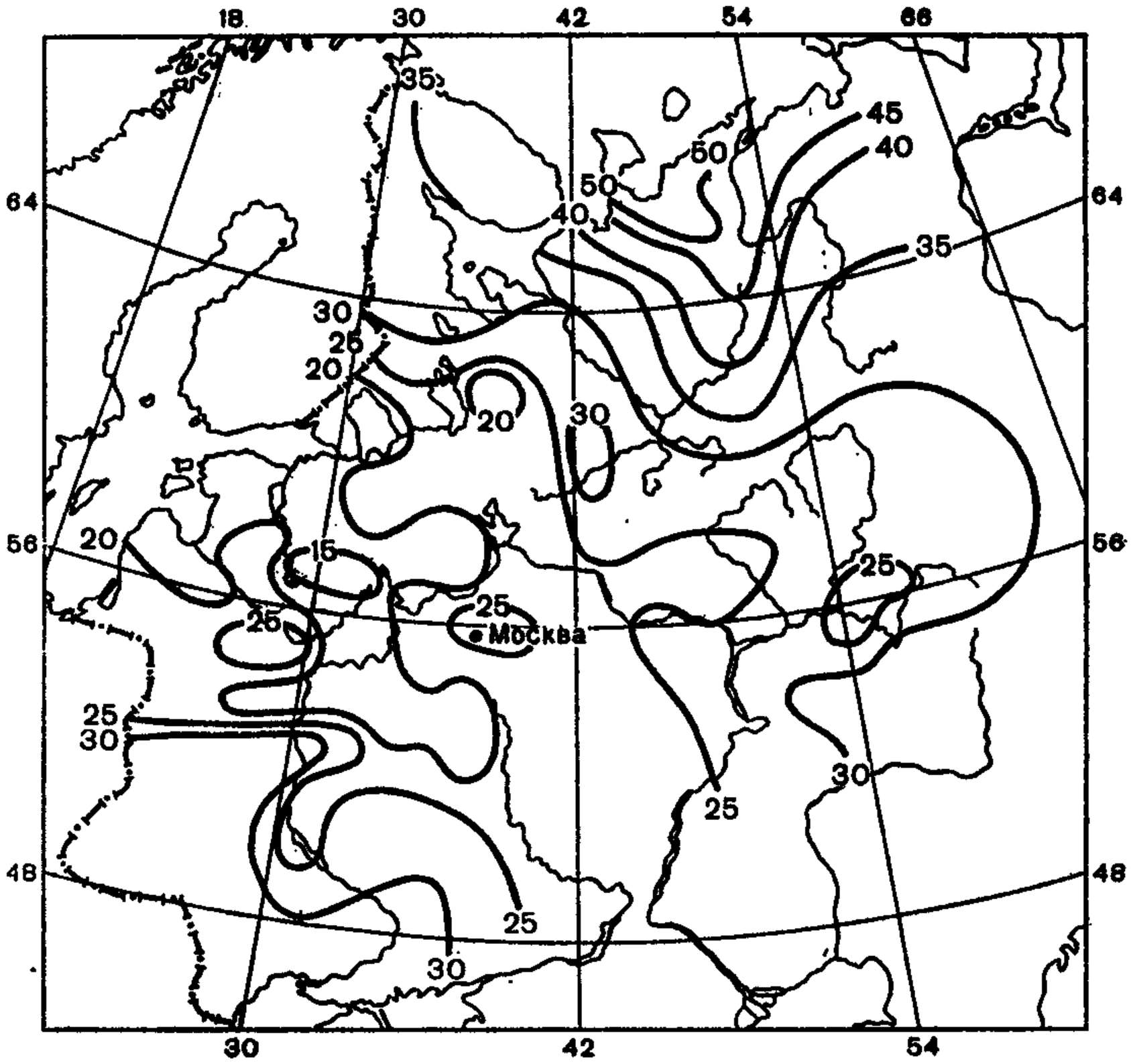


Рис. 3. Амплитуда (сут) дат развертывания первых листьев у березы бородавчатой при $P = 5\ \%$.

дит наиболее нестабильно: средняя амплитуда составляет 33,0 сут. Выделяется полоса повышенной изменчивости (40—50 сут), протягивающаяся с запада на восток между 52 и 55° с. ш. и падающая на подзоны смешанных и широколиственных лесов. Окончание листопада (см. рис. 5) наступает уже более «организованно» и среднее значение изменчивости равно 29,0 сут. Низкими амплитудами характеризуется север и некоторые районы в центре региона, но в общем четкие закономерности в распределении областей высоких и низких значений не проявляются.

Обобщая все приведенные выше рисунки можно сделать вывод, что наиболее стабильно в многолетнем режиме весенние и осенние фенофазы у березы начинаются на территории Прибалтики, подверженной влиянию климата океанического типа, атлантических воздушных масс. А наиболее изменчивы они на юго-западе равнины — в основном это территория Украины, особенно ее

западная часть. На остальной территории региона различия между значениями изменчивости дат наступления весенних и осенних фенофаз весьма существенны.

Для получения более полной картины особенностей сезонного развития березы необходимо также рассмотреть характер пространственного распределения изменчивости продолжительности

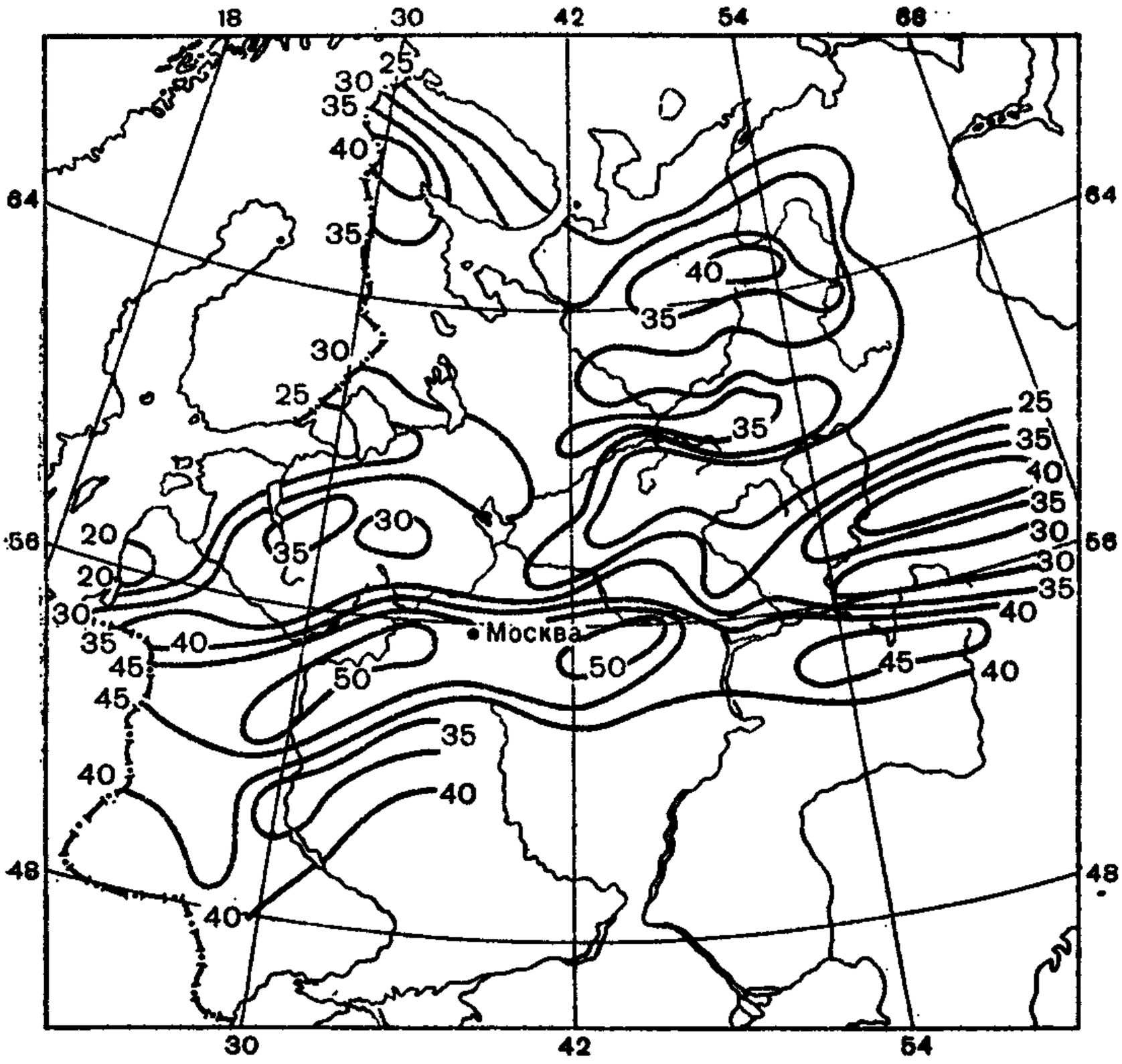


Рис. 4. Амплитуда (сут) дат начала пожелтения листвы у березы бородавчатой при $P = 5\ \%$.

периода вегетации у березы, который мы рассчитывали по разнице между датами окончания листопада и начала облиственния (рис. 6). Длительность периода изменяется от 110—130 сут на севере до 180—200 сут на Украине, но для значений амплитуд за среднестатистический 20-летний период такие направленные пространственные тренды не характерны. Среднее значение изменчивости, по данным 83 пунктов, составляет 37,3 сут на ЕЧС. Пониженные значения (менее 30 сут) характерны для ряда районов, расположенных между 50 и 58° с. ш., в частности для юга Прибалтики; повышенные (более 50 сут) — для юго-запада и юга равнины и отдельных небольших районов на остальной территории ЕЧС.

Заключение. Характеризуя в целом пространственно-временные особенности проявления фенофаз у березы бородавчатой на Рус-

ской равнине можно констатировать их наиболее стабильный многолетний режим в зоне между 50 и 60° с. ш., где распространены экосистемы южной тайги, подтаежных и широколиственных лесов (исключением является фаза начала пожелтения листвы на юге этой зоны). В пределах выделенной полосы степень нестабильности повышается с запада на восток. К северу от зоны, в экосистемах

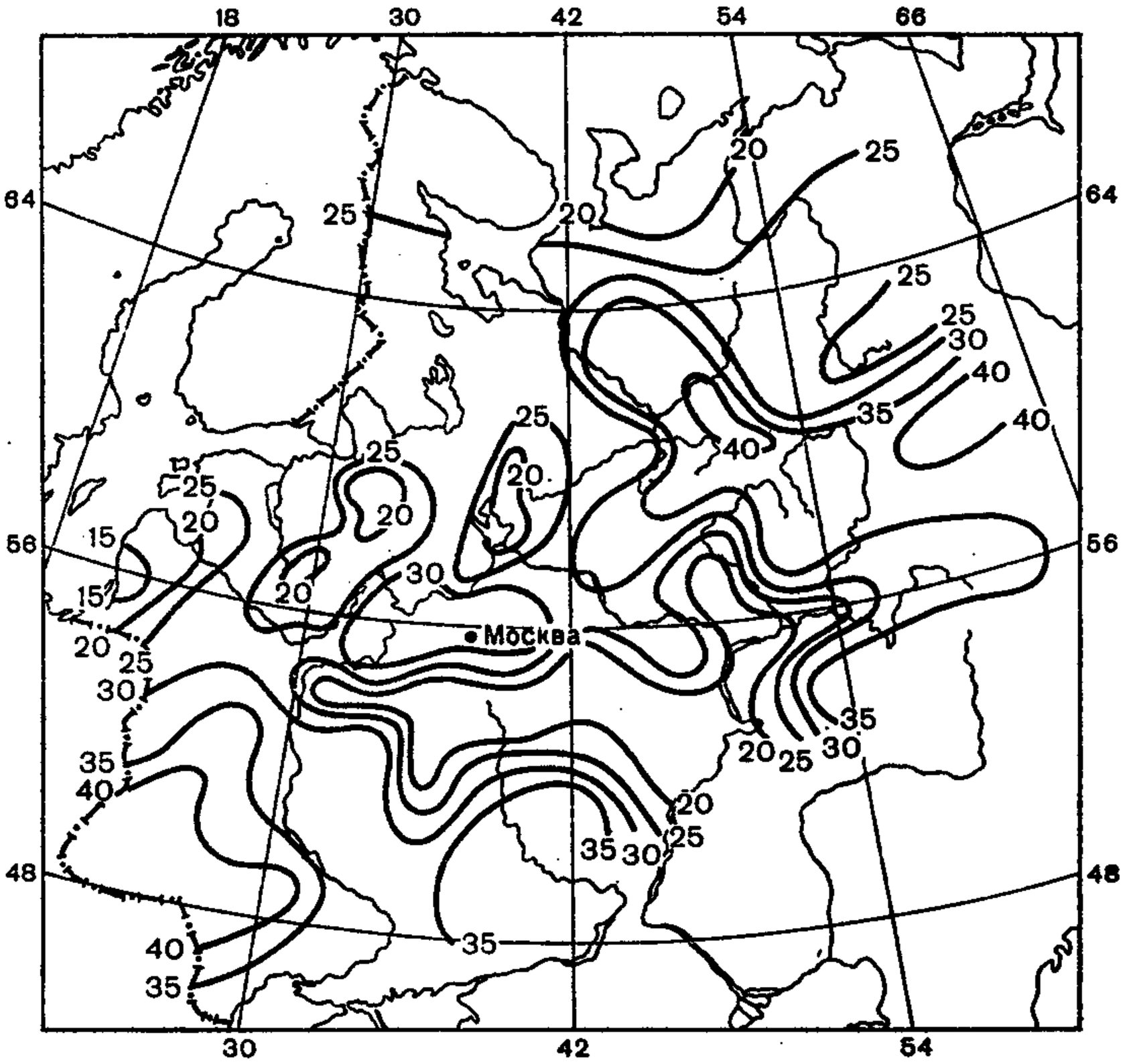


Рис. 5. Амплитуда (сут) дат окончания листопада у березы бородавчатой при $P = 5\ \%$.

средней, северной тайги и тундры, а также к югу, в лесостепи и степи, в целом амплитуды изменчивости феноявлений возрастают. Такая ситуация, на наш взгляд, обусловлена особенностями общей циркуляции атмосферы: на севере очень высока вероятность в переходные периоды года затока холодных воздушных масс с Северного Ледовитого океана, нарушающих течение сезонных процессов потепления или похолодания. Аналогичная ситуация складывается на юге и особенно на юго-западе ЕЧС, где высока вероятность вторжения теплых средиземноморских циклонов. В выделенной зоне дестабилизирующее воздействие Атлантики проявляется ранней весной и отражается на поле распределения изменчивостей дат начала сокодвижения у березы. Но затем ее влияние снижается, эффективность потенциальных воздействий затоков воздушных масс с северных и южных морей уменьшается благо-

даря большим расстояниям, при прохождении которых происходит трансформация воздушных масс, и внутрисезонное развитие березы протекает наиболее стабильно в рамках внутригодовой динамики режимов тепла и увлажненности.

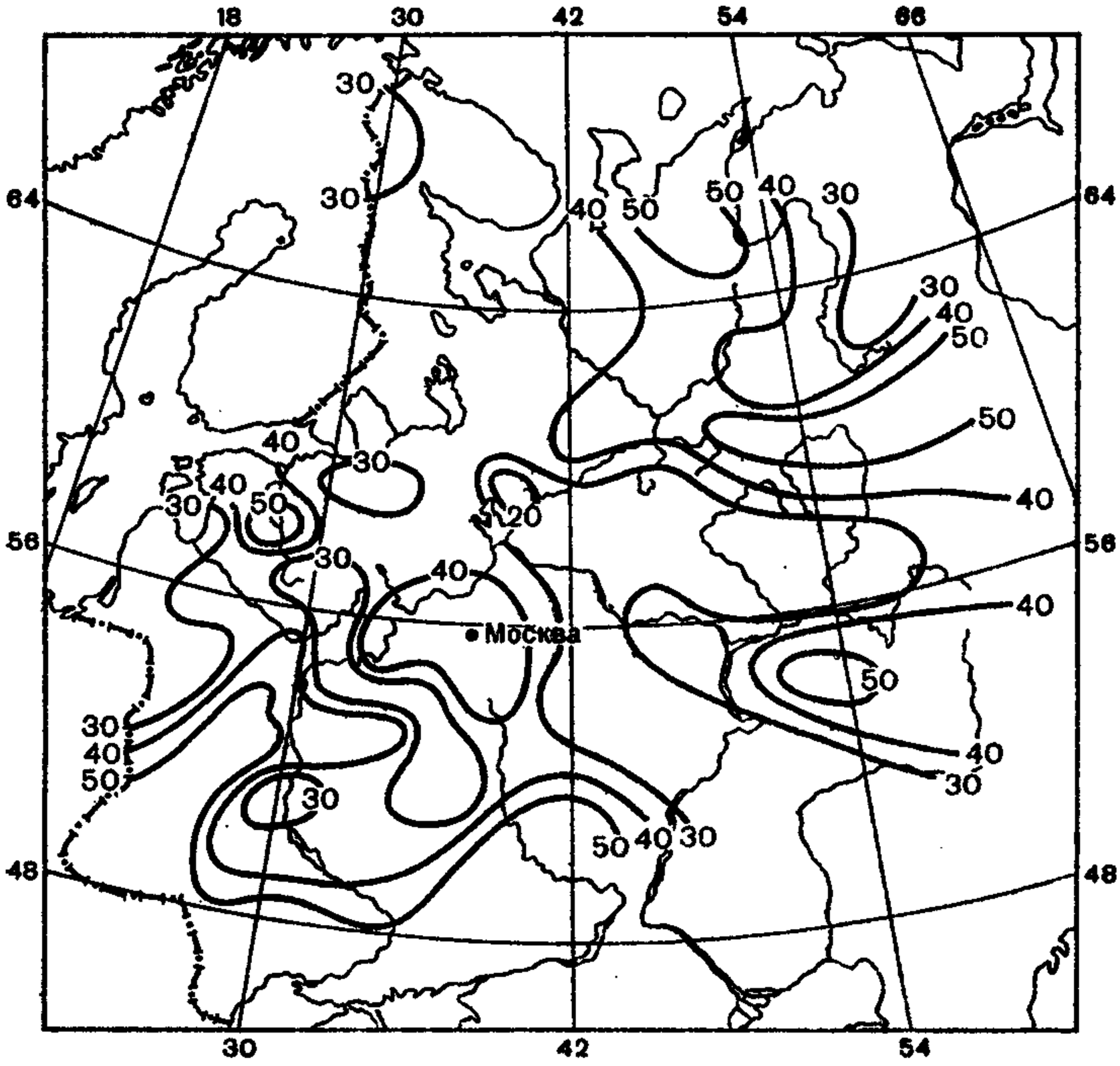


Рис. 6. Амплитуда (сут) продолжительности вегетационного периода у березы бородавчатой при $P = 5\ \%$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Губанов И. А., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР.— М.: Просвещение, 1981.— 287 с.

2. Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов.— Новосибирск: Наука, 1976.— 230 с.

3. Елагин И. Н. Дистанционная фенология.— Новосибирск: Наука, 1983.— 205 с.

4. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.— М.: Наука 1984.— 424 с.

5. Колосов П. А., Лисеев 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.

6. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы Северо-Запада СССР за 1939—1960 гг.— Л.: Гидрометеоиздат, 1965.— 72 с.

7. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы центра и юга европейской территории СССР за 1939—1960 гг.— Л.: Наука, 1969.— 212 с.

8. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Дневники природы европейской части СССР за 1962—1966 гг.— Л.: Наука, 1970.— 316 с.
9. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы Нечерноземной зоны РСФСР за 1960—1972 гг.— Л.: Наука, 1979.— 164 с.
10. Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы южной части европейской территории СССР.— Л.: Наука, 1980.— 112 с.
11. Тихомиров Ф. К. Ботаника. 4-е изд., доп.— М.: Высш. школа, 1978.— 439 с.

SPATIOTEMPORAL VARIABILITY OF THE ONSET DATES OF SOME PHENOLOGICAL PHASES IN *BETULA VERRUCOSA* EHRH. OVER THE RUSSIAN PLAIN

A. A. Minin

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The paper discusses statistical regularities of multiyear distribution of the onset dates and duration of phenological phases in *B. verrucosa* and peculiarities of the spatial distribution of the variability over a 20-year period in the Russian plain. The onset of foliage yellowing is most varying (the average amplitude is 33.0 days), and the onset of leafing is most stable (25.9 days). In general, the phenological phases of birch are most stable in a region between 50 and 60° N with its widespread south taiga, subtaiga and broad-leaved forest ecosystems. The variability amplitude increases north- and southward of this area. This is due to the fact that Arctic air masses in the north and Mediterranean cyclones in the south and, particularly, in the south-west are likely to penetrate into the Russian plain during transition periods while their influence on the central parts of the plain is not very significant.

УРОВНИ И ПРИРОДА ВАРЬИРОВАНИЯ СОДЕРЖАНИЙ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Г. В. Мотузова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

И единичные, и даже усредненные значения разнообразных показателей свойств почв представляют собой с точки зрения вариационной статистики случайные переменные величины. Без сведений обо всем интервале возможных значений любого признака невозможно практическое использование полученных данных. Про-

странственное и временно́е варьирование почвенных свойств так велико, что ими нельзя пренебречь при регулярных наблюдениях за почвами в целях экологического мониторинга.

В большей мере, чем для каких-либо других почвенных показателей, важна оценка варьирования показателей микроэлементного состава почв, поскольку содержание микроэлементов изменяется особенно широко. Химические элементы, содержащиеся в почвах в малом количестве ($10^{-3} — 10^{-6}$ %), как правило, не рассеиваются равномерно в столь полидисперсной гетерогенной многокомпонентной природной системе, какой является почва. И в больших масштабах, и в малых действуют разнообразные механизмы биотической и абиотической природы, которые ведут к созданию зон концентрирования микроэлементов и параллельно возникающих участков обеднения этими элементами. Существование таких участков ведет к широкому варьированию содержания микроэлементов, к большому разнообразию всех показателей, их характеризующих.

Таблицы 1 и 2 характеризуют изучаемые нами почвы некоторых регионов Советского Союза по содержанию микроэлементов и по их варьированию.

Таблица 1

Вариационно-статистические показатели содержания As в верхних горизонтах почв Сихотэ-Алинского заповедника

Тип ландшафта	Почвы	Содержание As			
		общее		подвижные соединения	
		$\overline{X}$ мг/кг	V %	$\overline{X}$ мг/кг	V %
Автономный	Бурозем	6,6	41	0,02	49
	Подзолистые	4,6	34	0,02	52
Подчиненный	Дерновые, аллювиальные	6,6	49	0,11	61

Примечание: $\overline{X}$ — среднее арифметическое, мг/кг; V — коэффициент вариации, %.

Основными факторами почвообразования, как известно, являются почвообразующие породы, климат, рельеф, растительность, хозяйственная деятельность человека. С действием этих же факторов связано и широкое разнообразие почвенных свойств, которое проявляется в формировании почв с тем или иным сочетанием элементарных почвенных процессов, с широким спектром почв различных таксономических уровней, что обеспечивает определенную структуру почвенного покрова. Однако и в однотипных литогеографических и биоклиматических условиях на площадях самого раз-

Таблица 2

Вариационно-статистические показатели содержания Mn, Cu, Mo, B в верхних горизонтах почв юга Западной Сибири [9]

Почвы	Mn		Cu		Mo		B	
	$\overline{X}$ мг/кг	V %	$\overline{X}$ мг/кг	V %	$\overline{X}$ мг/кг	V %	$\overline{X}$ мг/кг	V %
Общее содержание								
Дерново-подзолистая	760	61	25	58	1,3	49	36	43
Серые								
лесные	772	27	33	28	1,2	20	42	19
черноземы	642	35	30	31	1,7	35	41	29
луговые	908	73	38	45	2,0	82	54	62
Подвижные соединения								
Дерново-подзолистая	150	130	2,4	75	0,16	75	0,30	48
Серые								
лесные	108	98	3,7	30	0,29	17	0,40	60
черноземы	95	43	4,0	33	0,20	40	0,90	88
луговые	261	353	5,3	70	0,21	48	2,00	76

ного размера наблюдается неоднородность почвенных свойств как результат многообразия разнонаправленных и разнокачественных почвенных процессов, имеющих различные энергетические характеристики, тех процессов, которые обусловливают саморазвитие почв. Формирование пространственной неоднородности свойств почв в рамках однотипных природных условий представляется протекающим следующим образом. В природе обязательно существует некоторая, как угодно малая, неоднородность природных факторов, действующих на почву, которая вызывает неравномерность условий местообитания растительности. Это прежде всего неравномерность самых динамичных свойств — влажности и температуры, которая связана с неравномерностью снежного покрова, пятнистостью снеготаяния и размерзания, поступления дождевых осадков и их проникновения в почву. Эти условия неизбежно оказывают влияние на растения, особенно в наиболее критические моменты вегетации растений. Создается неоднородность в распределении корней и растительного опада, в мощности подстилки и проективного покрытия крон, характера травяного покрова и ходов землероев. Формируется разнообразие микробного населения почвы. Неоднородность фитоценоза создает и (или) усиливает неоднородность микроклимата над поверхностью почвы, с чем связано варьирование показателей водно-воздушного и температурного режима почв, а также условий трансформации, новообразования и миграции почвенных химических веществ. На каком-то уровне про-

цесс достигает такого размаха, что появляются участки почв, отличные по своим свойствам от исходных. Дальнейшая судьба таких неоднородностей двояка. В одних случаях тенденция саморазвития неоднородностей не приводит к прогрессирующему развитию контрастности, а идет затухание, сглаживание пространственной неоднородности рассматриваемых свойств и даже полное уничтожение их эфемерных компонентов. По мере развития возникают предпосылки нового цикла саморазвития неоднородностей. В других вариантах неуравновешенных процессов контрастность свойств усиливается, появляются переходные формы различных таксономических уровней. Несовпадение подобных циклов саморазвития и определяет широкое разнообразие свойств почв, относящихся к одному типу или подтипу [10].

В литературе имеются данные о варьировании содержаний микроэлементов в почвах [5, 8, 9, 14, 15, 18]. Коэффициент варьирования содержаний микроэлементов в почвах составляет 30—60 %, достигает 100 % и более.

Данные наблюдений показывают, что содержание микроэлементов в почвах подчиненных ландшафтов, пойм, долин, варьирует в большей мере, чем в почвах автономных ландшафтов (см. табл. 1, 2). В луговых почвах Западной Сибири варьирование содержания Mn, B, Mo 60—80 %, варьирование содержания As в почвах Сихотэ-Алинского заповедника близко к 50 % (см. табл. 1, 2). В этих районах аккумулируются обогащенные микроэлементами рудные минералы, происхождение которых связано с горными породами и почвами биогеохимических провинций, которые существуют и на территории Западной Сибири, и в Приморском крае. Неоднородны эти отложения и по гранулометрическому составу. По этим же данным можно сделать и следующий вывод: чем больше содержание микроэлементов в почвах, тем выше степень их варьирования. Этот вывод справедлив не только для микроэлементов. В. Г. Биндюков [2], изучая закономерности пространственного варьирования содержания соединений железа в подзолистых и торфяных почвах, наблюдал наибольшее варьирование в гумусовых и иллювиальных горизонтах, где содержание подвижного железа было наибольшим. Л. С. Серебрянникова с соавторами [18] отмечали, что в техногенно-нарушенных ландшафтах варьирование содержания тяжелых металлов было наибольшим в почвах зоны максимального загрязнения. Полагаем, что это явление связано с влиянием на рассматриваемые свойства почв сильно действующих факторов естественной или техногенной природы. Для подвижного железа такими факторами являются влажность, аэрация почв, микробиологические процессы, для тяжелых металлов — выпадение аэрозолей, обогащенных металлами. Под действием этих факторов в почвах локально формируются участки, для которых характерны более высокие уровни показателей рассматриваемых свойств. Усреднение верхнего почвенного горизонта или другого горизонта уступает по скорости процессам образования таких участков, что способствует дифференциации

горизонта и повышению варьирования различных показателей его свойств.

Интервал варьирования содержания микроэлементов в почвах и характер их распределения описывает график функции распределения (рис. 1). При нормальной функции распределения есть основания считать среднее арифметическое информативной характеристикой содержания микроэлементов, а коэффициент вариации и среднее квадратическое отклонение — мерой их варьирования. Полимодальная кривая распределения дает основания различать

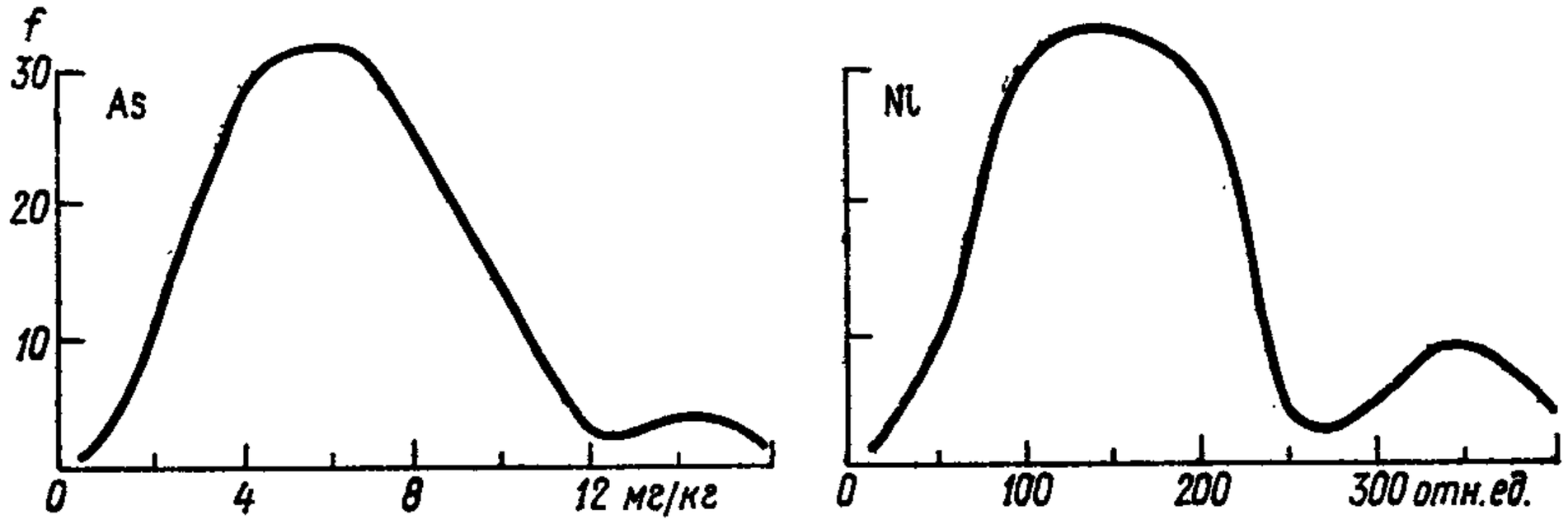


Рис. 1. Кривые распределения содержания мышьяка в верхних горизонтах почв Сихотэ-Алинского заповедника и никеля в черноземах Украины.

по содержанию микроэлементов почвы фоновых районов (левый максимум на кривой распределения) и почвы с повышенным содержанием микроэлементов (правый максимум на кривой распределения), приуроченные к естественным биогеохимическим провинциям разного уровня либо к территориям техногенного загрязнения (см. рис. 1).

В районах собственных исследований мы наблюдали следующий феномен: в верхних горизонтах почв варьирование содержаний микроэлементов оказалось менее выраженным, чем в горных и почвообразующих породах. Например, содержание As в горных породах Сихотэ-Алинского заповедника колебалось от 3 до 30 мг/кг, в почвах от 3 до 16 мг/кг. Интервал колебаний содержаний Pb соответственно менялся от 6—66 мг/кг в породах до 10—49 мг/кг в почвах.

В почвах горных районов, где распространены полиметаллические руды, тяжелые металлы сосредоточены в минералах-носителях этих элементов: в полевых шпатах, слюдах, акцессорных минералах. Пройдя стадию выветривания пород и почвообразования, металлы рассеиваются в почвенной массе, варьирование их содержания при этом снижается. Не случайно В. Б. Ильин [9] отмечал, как проявление той же закономерности, что содержание металлов в горных породах очень часто подчиняется логнормальному закону функции. Это связано с существованием очагов концентрирования микроэлементов. В продуктах выветривания степень концентриро-

вания микроэлементов падает, еще ниже она в почвах, развитых на этих породах. Распределение микроэлементов при этом тяготеет к функции нормального распределения. Такое же явление мы отмечали при микроэлементной характеристике почв Тувы, сформированных на переотложенных наносах, усредненных гипергенными процессами [12]. Однако это не единственная возможность изменения литогеохимического характера территории. Возможна и дивергенция микроэлементов в ландшафте, которая ведет к усложнению, а не к нивелированию дифференциации микроэлементов в почвах [5].

Для оценки характера варьирования свойств почв нередко используется иерархическая модель дисперсионного анализа [6], которая может быть полезна при изучении пространственной неоднородности почвенных свойств. Согласно этой схеме, в качестве факторов, которые рассматриваются как источники варьирования, могут выступать размеры площадей опробывания, для которых получены варьирующие значения признаков. Эту схему мы использовали при оценке пространственной неоднородности содержания микроэлементов в почвах Центрального лесного и Сихотэ-Алинского заповедников. Были заложены площади размером 300—400 м². С каждой площади из верхнего горизонта 0—10 см равномерно отбиралось по 25 индивидуальных образцов, в которых было определено общее содержание Cu, Zn, Mn, Pb, Cd и содержание их подвижных соединений. Эти же показатели были определены в 25 образцах почв, равномерно отобранных из верхнего горизонта представительных почв, распространенных на территории Центрального лесного и Сихотэ-Алинского заповедников (табл. 3, 4), которые характеризовали варьирование на всей территории заповедников.

Таблица 3

Вариационно-статистические показатели содержания подвижных соединений Zn в почвах Центрального лесного заповедника

	Среднее $\overline{X}$, мг/кг	Коэффициент вариации V, %
В целом по заповеднику	2,1	36
Для подзолистых почв (автономные ландшафты)	2,9	40
Для дерновых почв (подчиненные ландшафты)	4,2	75

Оказалось, что увеличение площади опробывания практически не меняет значение дисперсии содержания микроэлементов в верхних горизонтах почв по сравнению с таковым для небольших площадей. Аналогичное явление для различных почв отмечали И. Г. Важенин [3], Е. А. Дмитриев [6]. Это означает, что локально

Таблица 4

Вариационно-статистические показатели общего содержания Pb и Cd в почвах Сихотэ-Алинского заповедника [15]

Почва	Pb		Cd	
	$\overline{X}$ мг/кг	V %	$\overline{X}$ мг/кг	V %
	Пробные площадки			
Бурозем	21	14	0,5	35
Дерновая	21	16	0,8	22
	Вся территория заповедника			
Бурозем	20	18	0,4	26
Пойменная, дерновая	35	26	0,9	49

действующие факторы по своему влиянию на результативный прчзнак часто соизмеримы с факторами дифференциации, действующими на больших территориях. А такими источниками варьирования служат опять же пестрота почвообразующх пород, неоднородность механического состава, водно-воздушный режим, тип ландшафта, растительность или расстояние точки опробывания от ствола дерева. В рамках одного и того же типа биогеоценоза определенная неоднородность свойств является обязательным условием формирования, функционирования, устойчивости и биогеоценоза, и почвенного покрова, и каждого типа почв. Нередко роль играет совместное действие факторов. В. Б. Ильин [9], оценивая эффективность действия степени дисперсности и содержания гумуса на содержание Mn, Cu, B в почвах Западной Сибири, установил, что совместное действие этих факторов существенно превышает действие каждого из них по отдельности.

Данные табл. 1—3 показывают, что варьирование подвижных соединений микроэлементов превышает таковое для общего содержания микроэлементов. Это связано с тем, что подвижные соединения микроэлементов представлены веществами почвенного раствора, почвенного поглощающего комплекса, аморфных, рыхлосвязанных и более растворимых соединений, подверженных влиянию наиболее динамичных почвенных условий. К последним относятся влажность, аэрация, температура, окислительно-восстановительные условия, гидрогенная аккумуляция и миграция растворимых солей, связанная с сезонным водно-воздушным режимом, различное потребление подвижных соединений почв растениями в разные сроки вегетации. Огромное влияние оказывает почвенная микрофлора, особенно целлюлозоразрушающие микроорганизмы, которые и освобождают микроэлементы из клетчатки, перерабатывая ее, и ограничивают миграцию микроэлементов, закрепляя освободившиеся при разложении элементы в телах грибов, бактерий и актиномицетов. Стимулируя деятельность микроорганизмов, микроэле-

менты сами при этом оказывают влияние на ход микробиологических процессов. В. Б. Ильин [9] в модельных опытах показал, что поступление микроэлементов из разлагающегося растительного материала происходит в первые месяцы после их поступления. Далее до половины их закрепляется в составе микроорганизмов, часть их образует осадки труднорастворимых соединений, например оксиды марганца.

Анализ разнообразия и закономерностей варьирования почвенных свойств, в том числе и содержания химических элементов, позволяет сделать ряд выводов. Варьирование микроэлементов в почвах создается в результате определенного сочетания факторов внутренней и внешней природы. Причем эффект воздействия каждой из этих групп в свою очередь обусловлен совокупным действием условий, одни из которых ведут к дифференциации почв по содержанию в них микроэлементов и, следовательно, к росту варьирования характеризующих показателей, другие способствуют их нивелированию.

Дифференциации почв по содержанию микроэлементов в их верхнем горизонте способствуют следующие условия.

1. Разнообразие химического, минералогического, механического состава почвообразующих пород. Это свойство ведет главным образом к усилению варьирования общего содержания микроэлементов в почвах, а не их подвижных форм. В наибольшей мере эффект проявляется в почвах, развитых на породах с повышенным региональным фоновым содержанием химических элементов, например тяжелых металлов. Отмечается в каменистых и щебнистых почвах горных районов, в которых наблюдается рудопроявление. Действие обусловлено неравномерностью рассеивания в почвенной массе рудных минералов, обогащенных металлами, а также тех компонентов почв, которые накапливают в своем составе продукты их разложения: органические вещества, глинистые минералы, свободные оксиды кремния, железа, алюминия.

2. Выраженный рельеф местности, с которым связаны эрозия и механическая склоновая миграция почвенных частиц и растворенных химических веществ. Процесс характерен для почв, развитых на любых породах, особенно на рыхлых отложениях. Влияние рельефа проявляется на микро-, мезо- и макроуровнях.

3. Растения усваивают химические элементы почв в качестве питания и перекачивают их к дневной поверхности. Влияют состав опада и его преобразование, состав продуктов жизнедеятельности макро- и микроценоза, качественное и количественное разнообразие гумусовых веществ и перераспределение продуктов разложения по каналам миграции. Для самых верхних горизонтов велика роль травянистой растительности, для более глубоких слоев — деревьев и кустарников. Особенно сильно этот фактор действует как источник варьирования содержания микроэлементов в горных районах, где почвы развиты на скальных породах и на щебнистом элювии, где на небольших расстояниях голый камень сменяется примитивными почвами или почвами с богатыми оторфованными

подстилками (Кандалакшский заповедник). Широко варьируют многие свойства почв, по-разному удаленных от стволов деревьев.

4. Водный режим почв, который определяет восходящую или нисходящую миграцию химических элементов по почвенному профилю. С этими процессами может быть связан высокий уровень варьирования содержания металлов в условиях неравномерного элювиирования в почвах гумидных ландшафтов (Mn, Cu, Zn) и большое разнообразие содержания солей. В почвах аридной зоны, где имеет место неравномерное подтягивание их к поверхности почвы в условиях выпотного режима.

5. Производственная деятельность человека. Одной из технологических задач работ на пахотных землях является создание однородного корнеобитаемого почвенного горизонта, обладающего некоторыми усредненными свойствами, для оптимизации которых можно рекомендовать единую технологию. Тем не менее, нередко сама хозяйственная деятельность ведет к усилению дифференциации почв по содержанию в них химических элементов. Например, плантажная вспашка почв Крыма привела к повышению варьирования содержания бора и других микроэлементов [11].

На территориях, испытывающих техногенные нагрузки, варьирование содержания тяжелых металлов в зонах различного уровня загрязнения отличаются очень сильно: чем сильнее почва загрязнена, тем выше уровни колебаний.

6. Сезонные колебания показателей температурного и водно-воздушного режимов почв. Эти факторы прежде всего влияют на содержание и варьирование тех элементов, которые в зависимости от увлажнения и аэрации образуют соединения различной степени окисленности и гидратированности, имеющие различную миграционную способность Fe, Cu, Mn, As, Cr. Чувствительны к перемене температуры и влажности те соединения микроэлементов, трансформация которых сильно связана с деятельностью микроорганизмов [Fe, Mn, S и др.].

Нивелируется содержание микроэлементов в почвах при их формировании на почвообразующем материале, который прошел стадии переноса, перемешивания и переотложения, следовательно, усреднен по своим свойствам. Выравнивание содержаний металлов в верхних горизонтах почв по сравнению с почвообразующими породами может достигаться под влиянием единого почвообразовательного процесса.

Существенное влияние на варьирование почвенных свойств оказывают и факторы внутренней природы. Последние связаны с образованием и существованием разнообразных соединений микроэлементов: в составе первичных и глинистых минералов, органических веществ и свободных оксидов и гидроксидов, соединений различной степени гидратированности и окисления. На формирование, превращения и миграцию последних оказывают влияние сезонные изменения в почвах.

Вопрос о соотношении пространственной и временной изменчивости свойств почв достаточно сложен. Н. В. Прасолова [16] на-

блюдала, например, что в одной точке территории в период интенсивного роста растений лишь в начальный и конечный моменты вегетации растений временна́я изменчивость содержания питательных элементов в почвах более выражена, чем пространственная вариация в один срок. В остальные периоды пространственная вариация в пределах одного сезона более выражена по сравнению с временно́й изменчивостью.

Сезонная изменчивость многих свойств почв хорошо согласуется с фазами вегетации растений. Максимальная степень пространственной неоднородности, например значений окислительно-восстановительного потенциала, наблюдается весной, когда происходит активизация ростовых процессов. Летом этот показатель более устойчив. С началом периода интенсивной вегетации совпадает увеличение в почвах содержания подвижных соединений, например, Мп. К этому периоду приурочена активизация биологической активности растений и микроорганизмов [1]. Неоднократно отмечалась определенная устойчивость пространственной дифференциации почв в условиях отчетливо выраженной сезонной динамики их свойств. Это явление было отмечено даже для такого динамичного свойства почвы, как содержание подвижных соединений железа [2].

В. П. Самсонова [17] показала существенность влияния фитоценоза не только на лабильные почвенные свойства (обменные катионы, подвижные соединения металлов), но и на более консервативные свойства почв. Значимого влияния микрорельефа на пространственную вариабельность свойств почв ею не выявлено.

Итак, в каждой конкретной природной ситуации формируется определенная структура пространственной изменчивости свойств почв в связи с неравномерностью и неравноценностью воздействия различных факторов на почвенные свойства, в том числе и на содержание микроэлементов.

Несколько практических выводов по результатам исследования варьирования микроэлементов в почвах.

1. Анализ разнообразия и распределения содержания микроэлементов в почвах позволяет описать ту функцию, которой это распределение подчиняется, а также выявить почвы с аномальным повышением содержания металлов, обогащение которых связано с природными или антропогенными факторами.

2. Есть основания при характеристике варьирования содержания микроэлементов в почвах получать исходные данные по результатам обследования пробных площадок небольшого (300—400 м^2) размера и опираться на эти выводы при характеристике варьирования микроэлементов на больших площадях. Этот вывод имеет методологическое значение при выработке рекомендаций по почвенно-экологическому мониторингу.

3. При обследовании почв с целью их микроэлементной характеристики можно планировать то число образцов, которое необходимо отобрать и проанализировать для получения результатов с погрешностью, не превышающей заданного значения. Например,

если пространственное варьирование общего содержания As составляет 40 %, то для получения среднего с ошибкой не более 10 % необходим анализ не менее 14 индивидуальных проб. Учитывая высокую изменчивость содержания подвижных соединений микроэлементов и допуская погрешность не более 10 %, необходимо анализировать для их определения более 20 проб почв.

4. Сведения о варьировании содержания микроэлементов позволяют получить интервальную оценку естественного содержания микроэлементов в почвах, которая включает весь интервал возможных значений признака. Превышение максимального интервального значения свидетельствует о том, что с определенным уровнем вероятности при обследовании выявлены почвы с повышенным содержанием микроэлементов по сравнению с фоновым. Последнее важно при регулярных наблюдениях за почвами с целью мониторинга и при обнаружении антропогенного загрязнения почв. Если интервальную оценку принять равной $\bar{X} \pm 3s$, где s — среднеквадратическое отклонение, можно полагать, например, что в ближайшие десятилетия нет оснований ожидать значимого увеличения в верхних горизонтах почв фоновых регионов общего содержания потенциально опасных химических элементов, таких, как Cu, Zn, Mn, Pb, Cd. Содержание же подвижных соединений микроэлементов в этих почвах подлежит регулярному контролю [13].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева А. Е. Пространственная неоднородность и временна́я изменчивость химических свойств почв в экологическом отношении и ее значение для природоохранной практики. Пущино, 1983.— 30 с.

2. Биндюков В. Г. Распределение железа в торфяных окультуренных почвах.— В кн.: Проблемы сельскохозяйственного освоения торфяных месторождений. М.: Сельхозиздат, 1982, вып. 6, с. 174—182.

3. Важенин И. Г. Применение метода математической статистики в почвенно-агрохимических исследованиях.— Почвоведение, 1963, № 2, с. 38—46.

4. Гаврилова И. П., Пацукевич З. В. Тяжелые металлы в породах и почвах горно-лесного пояса Восточных Карпат.— В кн.: Геохимия тяжелых металлов в природных и техногенных ландшафтах. М., 1983, с. 63—72.

5. Гаврилова И. П., Касимов Н. С. Практикум по геохимии.— М., 1989.— 100 с.

6. Дмитриев Е. А. Об использовании дисперсионного анализа при изучении пространственной вариабельности свойств почв.— В кн.: Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистического метода его изучения. М.: Наука, 1970, с. 81—94.

7. Дмитриев Е. А. О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах.— В кн.: Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978, с. 212—217.

8. Зырин Н. Г. Распределение и варьирование содержания микроэлементов в почвах Русской равнины.— Почвоведение, 1968, № 7, с. 77—82.

9. Ильин В. Б. Биогеохимия и агрохимия микроэлементов в южной части Западной Сибири.— Новосибирск: Наука, 1974.— 388 с.

10. Кремер А. М. Неоднородность почвенного покрова как самоорганизующейся системы.— В кн.: Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-логические методы. М.: Наука, 1970, с. 68—80.

11. Микроэлементы в почвах и использование микроудобрений в виноградарстве.— М., 1972, с. 269.

12. Мотузова Г. В., Учватова Е. В., Малинина М. С. Микроэлементы в почвах и породах северо-восточной части котловины Убсу-Нур.— В кн.: Информационные проблемы изучения биосферы. Эксперимент Убсу-Нур. Пущино, 1986. с. 137—148.

13. Мотузова Г. В., Чичева Т. Б. О мониторинге подвижных форм тяжелых металлов в почвах фоновых районов.— В кн.: Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, с. 265—270.

14. Обухов А. И., Ромашкевич Е. В., Лепнева О. М. Содержание и вариабельность тяжелых металлов в почвах Сихотэ-Алинского заповедника.— В кн.: Геохимия тяжелых металлов в природных и техногенных ландшафтах, М., 1983, с. 30—37.

15. Першикова Г. В., Зырин Н. Г., Мотузова Г. В. Содержание свинца и кадмия в почвах и породах Сихотэ-Алинского заповедника.— Биологические науки, 1986, № 3, с. 87—92.

16. Прасолова Н. В. Динамика структуры пространственной неоднородности агрохимических свойств почв.— В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюзного съезда почвоведов, Новосибирск, 1989, т. 2, с. 48—50.

17. Самсонова В. П. Статистические характеристики содержания обменных катионов в профиле дерново-подзолистой почвы.— Научные доклады высшей школы. Серия биологических наук, 1976, № 4, с. 76—84.

18. Серебряникова Л. Н., Обухов А. И., Горбатов В. С. Содержание и распределение тяжелых металлов в почвах техногенных ландшафтов.— Почвоведение, 1982, № 12, с. 71—76.

LEVELS AND NATURE OF TRACE ELEMENT VARIATIONS IN SOILS OF FOREST BIOGEOCENOSES

G. V. Motuzova

Moscow State University

The paper presents the variation levels of Cu, Zn, Mn, Cd, Pb, and As in soils of the Sikhote Alin and Central Forest Reserves and gives an overview of literature data on the variation levels of soil properties, including the trace element composition in forest biogeocenoses. Factors considered as sources of spatial variations include the influence of soil-forming rocks, relief, vegetation, biota, and sampling sites. Temporal variations are considered to result from the seasonal variations of the temperature and water/air regimes.

ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИИ ПОЧВЕННЫХ НОГОХВОСТОК ПОД ВЛИЯНИЕМ ГЕРБИЦИДОВ

О. Н. Пономарева

Пензенский государственный педагогический институт

Увеличение объемов химизации почв требует постоянного контроля за степенью загрязнения. Информация о характере ответных реакций со стороны почвообитающих организмов может быть

получена как из полевых, так и из лабораторных экспериментов. Первые, как правило, дают сведения о количественных и качественных изменениях в сообществах; в лабораторных опытах исследователи пытаются определить механизмы влияния химических веществ и установить виды, пригодные для биотестирования.

Для проведения биоиндикаторных исследований удобны такие группы почвенных организмов, которые отличаются высокой численностью, большим видовым разнообразием, включают формы с самыми разными экологическими требованиями [3, 16]. В качестве биоиндикаторов ряд авторов предлагает коллембол — широкораспространенную группу микроартропод [2, 6, 12, 16].

В полевых экспериментах по изучению воздействия токсичных веществ на сообщество коллембол установлено, что все пестициды в большей или меньшей степени снижают численность, видовое разнообразие, меняют структуру сообществ, особенно при увеличенных дозах [9, 11, 21]. Однако отмечено, что через некоторое время после начала воздействия численность ногохвосток возрастает [13]. Некоторые авторы объясняют этот факт способностью коллембол к быстрому расселению при коротком жизненном цикле, гибелью естественных врагов, которые в обычных условиях контролируют их численность, а также более благоприятными условиями питания в результате роста почвенных грибов [19, 21].

В связи с увеличивающимися масштабами использования гербицидов возросло и число работ по оценке их влияния на коллембол. Наиболее полно изучено действие группы триазиновых гербицидов (атразина, симазина, прометрина, цианазина, гербазина) [9, 17, 20, 22], группы производных феноксиуксусных кислот [1, 9, 23], а также препаратов базалина, кокбекса, агрифлана, параквата, глифосата и др. [11, 14, 23]. Особый интерес исследователей вызывает способность коллембол жить в загрязненной среде, приспосабливаться к жестким изменившимся условиям. Ответ можно получить лишь при долговременных лабораторных наблюдениях: требуется информация об особенностях биологии отдельных видов ногохвосток, протекании различных этапов онтогенеза в норме и экстремальных условиях. Использование лабораторных опытов для оценки глубины влияния токсинов хотя и ограничено из-за трудностей экстраполяции исследований на природные популяции, но необходимо для получения основных сведений об изменениях параметров жизненных циклов ногохвосток, что в конечном счете отразится на характере популяционной динамики.

Впервые коллемболы в качестве тест-объектов были использованы более 30 лет назад [24]. Влияние гербицидов на ногохвосток в лабораторных условиях проверяли исследователи в разных странах [15, 18, 25]. Наблюдение за коллемболами на отравленном субстрате или питавшихся ядовитой пищей, как правило, длилось от одного до нескольких дней (экспресс-опыты), иногда — несколько недель. В последнем случае не ясно, от чего наступала гибель культуры: от яда или от того, что животные отказывались есть отравленную пищу и гибли от голода. Главная проблема

метода слежения за лабораторными культурами ногохвосток — приближение условий к полевым, поэтому нельзя ограничиваться только констатацией факта гибели коллембол после обработки гербицидами, нужно проследить влияние препаратов на продолжительность жизни, плодовитость и другие стадии жизненного цикла одного-двух поколений животных.

В задачу нашей работы входило исследование влияния некоторых рекомендуемых для применения гербицидов, поступающих по пищевым цепям, на протекание жизненных циклов и популяционную динамику лабораторных культур двух видов ногохвосток, обитающих в пахотных почвах.

Материал и методика работы

В качестве объектов исследования были выбраны виды коллембол, выявленные в агроценозах Среднего Поволжья и представляющие верхнеподстилочную и верхнепочвенную жизненные формы: *Ceratophysella denticulata* Bagnall, 1941, *Onychiurus stachianus* Bagnall, 1939. *C. denticulata* и *O. stachianus* — характерные виды раннего и позднего этапов созревания компостов, широко встречаются в пахотных почвах лесостепной зоны.

Коллембол содержали на площади 0,125 дм^2 в аптечных стаканчиках ($d \approx 0{,}4$ дм), которые заполняли смесью песка и глины и покрывали стеклом, чтобы предотвратить самостоятельное расселение ногохвосток. Поверхность субстрата увлажняли дистиллированной водой, а для вида *C. denticulata* — водной вытяжкой из навоза 3—4-недельного срока. В этом случае pH субстрата составляла 8,0, в другом — 7,0. Сосуды содержали в затемнении при 15—18 °С. Первоначальная численность культур ногохвосток в каждом из проведенных в данной работе экспериментов составляла 10 особей. Повторность каждого лабораторного опыта — трехкратная, в контроле — пятикратная. В первый месяц опыта подсчет числа особей производили через 1—2 дня, в последующее время — через 4—7 дней.

В качестве корма в работе использовали монокультуру гриба *Mucor plumbeus,* встречающегося в естественных биоценозах. Для определения влияния препаратов через потребляемый корм производственные дозы эптама, триаллата и базаграна вносили в опытные чашки Петри на застывшую питательную среду, растирали шпателем и засевали грибом *M. plumbeus.* Чтобы отделить мицелий от агаровой среды и исключить возможность питания ногохвосток агаром, на поверхность среды накладывали ядерные фильтры в форме квадратов 1×1 см с размером пор $d \approx 1{,}15$ мкм. Гифы проникали через поры на поверхность фильтров. В опытные сосуды с коллемболами внесли по одному ядерному фильтру с токсичной пищей, в дальнейшем культуры содержали, как и контрольную популяцию, на неотравленном *Mucor plumbeus.**

* Культура грибов получена на кафедре биологии почв Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

В работе использовали предпосевные гербициды триаллат, эптам и базагран. Первые два препарата (группа тиокарбаматов) широко применяют в сельском хозяйстве для подавления сорняков в посевах зерновых и пропашных культур, а базагран (гетероциклические соединения) рекламируют как перспективный и внедряют. Все названные ядохимикаты относят к малотоксичным для теплокровных и пчел, их влияние на коллембол или не изучено совсем, или известно об этом очень мало. Норма расхода в сельском хозяйстве одинакова для этих гербицидов — 2,0—4,0 л/га. Разложение в почве длится 1—3 мес.

Длительность наших опытов — до 3 мес, что позволило обнаружить возможные отклонения в биологии исследуемых видов и проследить популяционную динамику за время детоксикации препаратов.

Математическую обработку материалов осуществляли стандартными статистическими методами [4]. Достоверность различий между показателями определяли по критерию Стьюдента.

Результаты

У обоих исследуемых видов в опытных сосудах нежизнеспособные яйца начинали темнеть на 2—3 день после откладки, интенсивную черную окраску отмечали через несколько дней. Чаще такие яйца регистрировали в культурах *O. stachianus* (до 40 % от числа отложенных яиц), в контроле темные яйца были зафиксированы только в кладках особей второго поколения и в значительно меньшем количестве (2—4 %).

Ceratophysella denticulata. В опытных культурах была отмечена гибель взрослых животных (20 %), тогда как в контроле этого не было (табл. 1).

Присутствие препаратов в корме мало повлияло на сроки яйцекладок. Вызывает интерес тот факт, что у данного вида при питании отравленной пищей наблюдалась повышенная смертность половозрелых особей при стимуляции размножения: кладки самок первой генерации в опытных популяциях содержали в 2—3 раза больше яиц, чем в контроле (рис. 1 *б*). Эптам оказал явное стимулирующее действие и на кладки новой генерации.

Длительность эмбрионального развития в опыте и контроле существенно не различалась. Однако при высокой плодовитости была высока и доля нежизнеспособных яиц — до 50 % общего числа; значительной была и смертность ювенильных коллембол после 1—2 линек (40—50 % от общей численности животных второй генерации), тогда как в контроле гибели ювенильных форм не отмечали (см. табл. 1). Эти особенности влияния гербицидов на биологию животных в конечном счете определяют то обстоятельство, что кривые популяционного роста опытных культур после подъема на 13-й день испытывают снижение, довольно длительное при содержании на корме с добавлением базаграна (рис. 2 *а*). Заметно, что через 2 мес вновь была отмечена гибель животных

Таблица 1

Изменение показателей жизненных циклов *Onychiurus stachianus*, *Ceratophysella denticulata* под влиянием пищи, содержащей гербициды

Показатель	*Onychiurus stachianus*				*Ceratophysella denticulata*		
	Контроль	Эптам	Триаллат	Базагран	Контроль	Триаллат	Базагран
Сроки появления первых кладок яиц, дни	9	18	24	34	5—6	6	6
Число яиц в кладках	15—20	6—12	7—15	6—12	10—20	10—30	5—20
Продолжительность эмбрионального периода, число дней	10	15	11	15	10	10	10
Доля выхода ювенильных особей из яиц, %	90	60	80	45	80	50	50
Увеличение численности популяции (кратность) через							
1 мес	2,6	0,8	0,9	0,8	1,9	1,2	0,9
2 мес	4,6	2,1	3,4	0,9	5,5	2,5	1,0
3 мес	11,3	5,0	6,6	2,3	7,2	4,0	2,5
Доля погибших взрослых животных, %	0	12	6	20	0	20	20
Доля погибших ювенильных особей второй генерации, %	0	25	25	40	0	40	50

в культуре с эптамом (смертность молодых особей третьей генерации). Этот факт свидетельствует о влиянии препаратов через поколение.

Onychiurus stachianus. Влияние гербицидов на *O. stachianus* различно по силе воздействия. В опытных вариантах смертность половозрелых животных увеличивалась с 6 до 20 % в ряду триал-

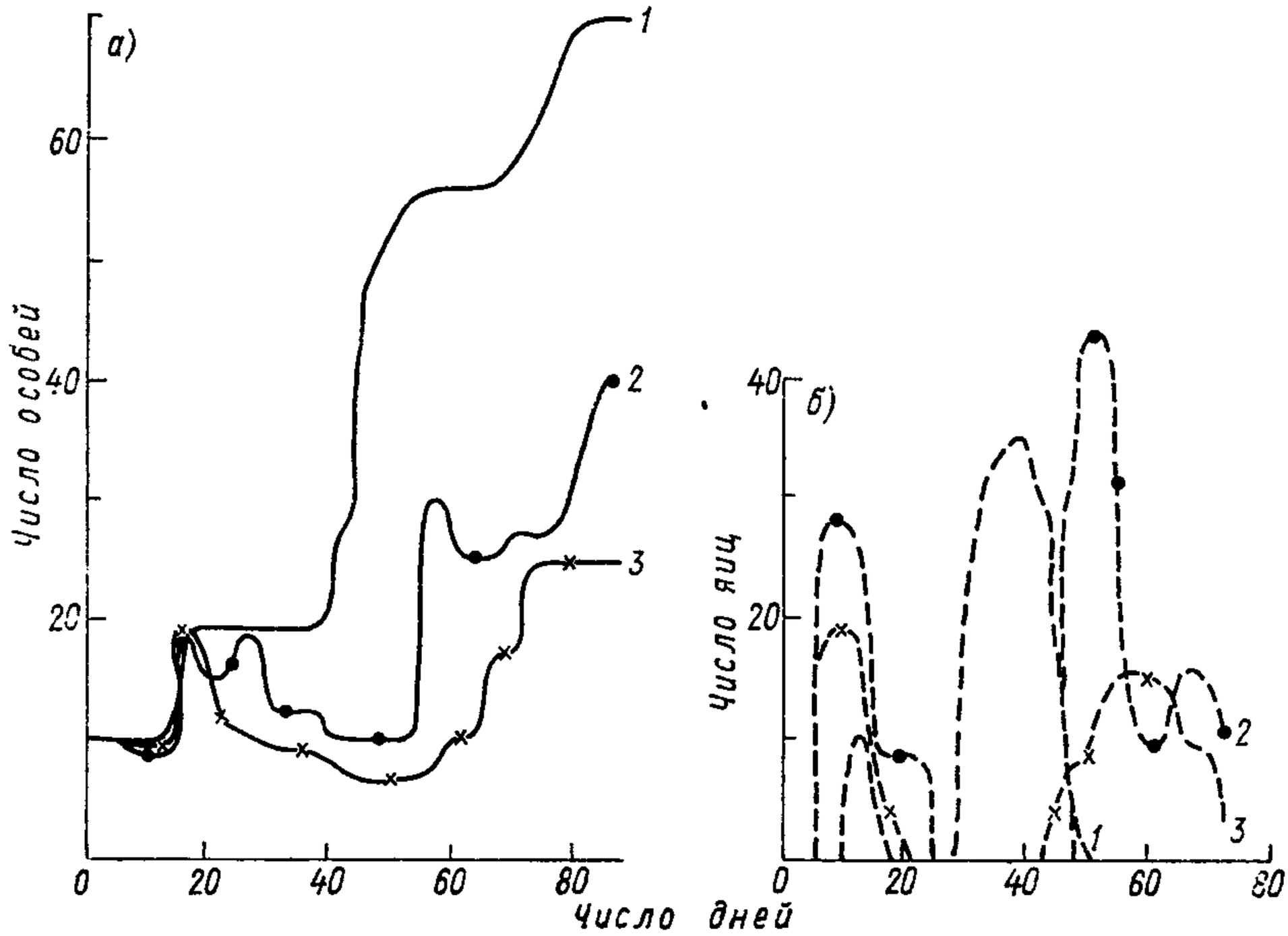


Рис. 1. Рост популяции *Ceratophysella denticulata* при содержании на корме с добавлением гербицидов (*а*), а также численность яиц в популяции *C. denticulata*, использующей в качестве корма грибы с добавлением гербицидов (*б*).

1 — контроль, *2* — Мукор на эптаме, *3* — Мукор на базагране.

лат — эптам — базагран, в контроле гибели взрослых коллембол не зарегистрировано.

В результате воздействия всех видов гербицидов по сравнению с контролем в 2—3 раза увеличивались сроки появления яйцекладок (см. табл. 1, рис. 2*б*), при этом их число в опытных вариантах уменьшалось; число яиц в кладках экспериментальных культур в среднем было в два раза ниже, чем в контроле; были отмечены случаи кладки одиночных яиц, в то время как в контроле — агрегации.

Продолжительность инкубационного периода была несколько дольше при кормлении грибами, содержащими эптам и базагран.

Выход ювенильных особей из яиц в опытных популяциях был ниже, чем в контроле, и уменьшался в ряду триаллат — эптам — базагран с 80 до 45 %.

Доля гибнущих после первых линек ювенильных коллембол в вариантах с эптамом и триаллатом достигала 25 %, а в опыте с базаграном — 40 %. Гибель молодых особей второго поколения обусловила появление достоверных различий в темпах популяционного роста контрольных и опытных популяций к концу эксперимента (рис. 2 *а*).

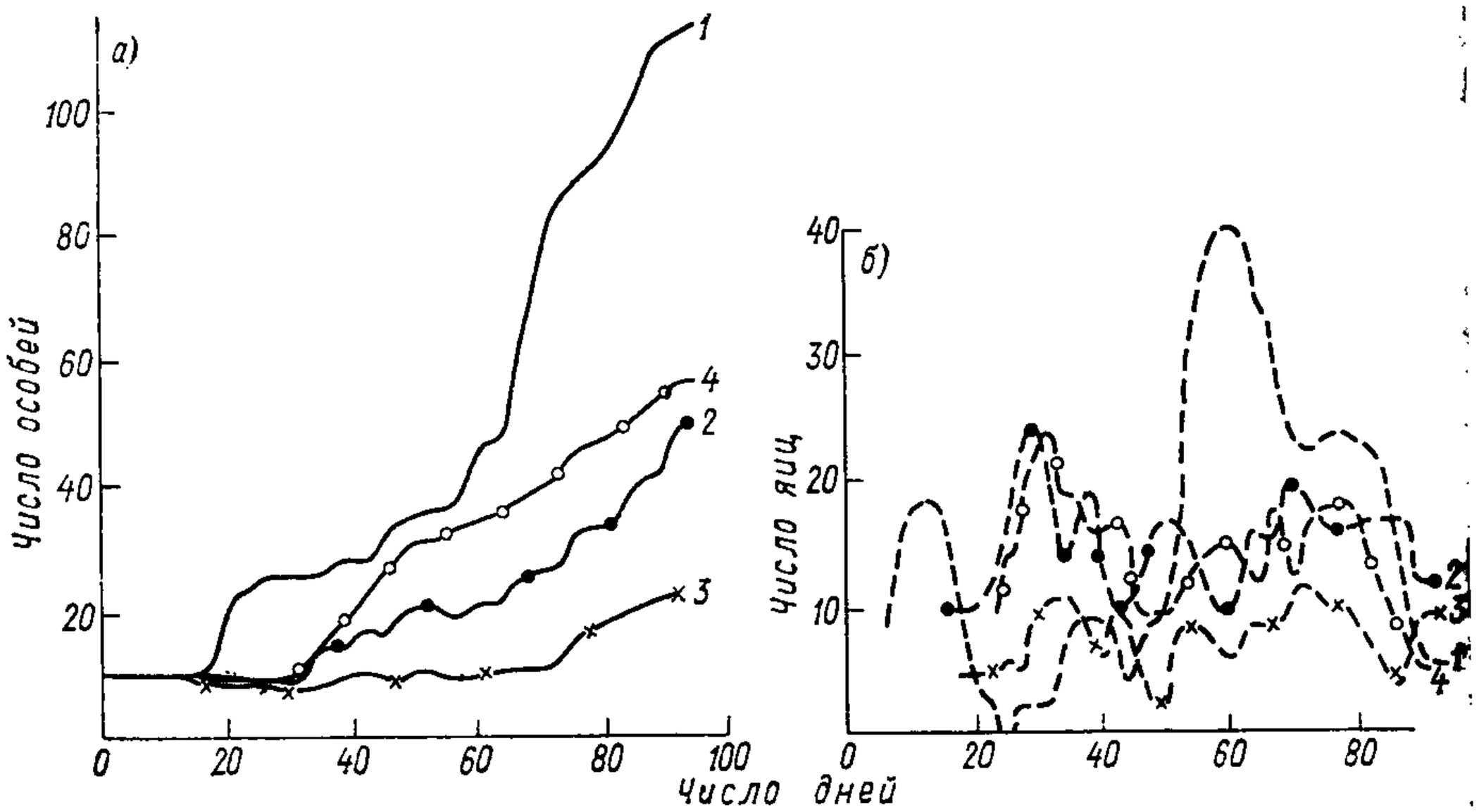


Рис. 2. Рост популяции *O. stachianus* на диете с добавлением гербицидов (*а*), а также численность яиц в популяции *O. stachianus*, использующей в качестве корма грибы с добавлением гербицидов (*б*).

1 — контроль, *2* — Мукор на эптаме, *3* — Мукор на базагране, *4* — Мукор на триаллате.

Обсуждение

Судя по экспериментальным данным, через потребляемый токсичный корм происходит отравление ногохвосток, поскольку ни в одном случае ни одна из опытных популяций за время эксперимента, соответствующее длительности детоксикации препаратов, не достигла уровня контрольных. Подобное медленное восстановление численности популяций *Onychiurus stachianus* и *C. denticulata* было отмечено нами в экспериментах по изучению влияния тех же гербицидов через покровы и при дыхании [8].

Препараты, поступавшие с пищей, вызывали гибель взрослых животных обоих исследуемых видов. Репеллентный эффект гербицидов, проявляющийся у коллембол в стремлении максимально удалиться от места попадания яда, не был выражен при поступлении токсинов по пищевым цепям.

Присутствие ядохимикатов в пище вызвало задержку размножения только у *O. stachianus*, тогда как внесение ядов в производственных дозах на субстрат почти не повлияло на сроки появле-

ния партий яиц первой генерации обоих видов [8]. Мы предполагаем, что подобная задержка могла быть следствием вызванного гербицидами нарушения овогенеза, и до тех пор, пока организм животного не освободился хотя бы от части токсинов — с удалением экзувиев, обновлением эпителия кишечника,— нормальный ход овогенеза не восстанавливался. По-видимому, яды выводились у взрослых особей не только через кишечник, мальпигиевы сосуды и гиподерму, но, возможно, и через клетки жирового тела и половые продукты, так как отложенные яйца оказывались частично нежизнеспособными. Миралиев [7] и Мартиросянц [5] утверждают, что только при значительном поражении жирового тела проявляются нарушения и в других тканях и органах особей, поскольку жировые клетки транспортируют свои резервные отложения с примесями вредных веществ в созревающие половые клетки.

У *C. denticulata* присутствие в корме эптама вызвало стимуляцию размножения животных первого и второго поколений. Однако жизнеспособной оказалась лишь половина отложенных яиц. Такая реакция вида подтверждает предположение Мелециса [6] о том, что у некоторых видов коллембол под влиянием химического загрязнения может наблюдаться стимуляция размножения при высокой гибели животных. Но это не единственный возможный «ответ» ногохвосток. У *O. stachianus* препараты вызвали резкое снижение плодовитости, рассинхронизировав сроки кладок. У этого же вида ядовитый корм оказал влияние и на способ кладки — единично отложенные яйца вместо агрегированных, что опять-таки подтверждает серьезные нарушения в половой сфере самок.

Пестициды снизили плодовитость коллембол, что согласуется с данными других исследователей [18, 25]. Наибольшим овоцидным действием обладает базагран. Известно, что некоторые гербициды способны вызывать частичную стерилизацию насекомых. Этой способностью обладает эптам, возможно, и базагран относится к таким препаратам.

Факт потемнения яиц коллембол в случае кормления их ядовитым кормом был отмечен Ханисламовой [10] в популяции *O. stachianus* при высокой концентрации поверхностно-активных веществ в почве, на которой содержались коллемболы. Точность подсчетов в таком случае наивысшая, так как визуально исследователю удобно подсчитывать нежизнеспособные яйца. Однако следует отметить, что потемнение яиц могло быть вызвано не только присутствием в пище ядовитых веществ, но и сменой кормового рациона коллембол в опытах, поскольку в результате действия поверхностно-активных веществ мог смениться и состав микрофлоры, которая была основным источником пищи ногохвосток в опытах Ханисламовой. Подтверждением данного предположения служит факт появления в наших опытах незначительного числа потемневших (нежизнеспособных) яиц, отложенных самками второй генерации *O. stachianus* в контрольных популяциях, когда животные питались монокультурой гриба *Mucor plumbeus*.

По нашим материалам, гербициды, ассимилированные взрослыми коллемболами, влияют и на их потомство. Все исследуемые препараты вызывали смертность молодых животных следующего поколения, было отмечено замедление роста ювенильных и имматурных стадий потомства. Мы считаем, что уменьшение численности коллембол, которое фиксируется обычно в первые недели после внесения ядохимикатов в полевых условиях, связано с гибелью именно этой части популяции [9, 11].

Влияние пестицидов через корм на выживаемость молодых коллембол прослежено у *C. denticulata* даже через поколение, что сильно сдерживало рост популяции исследуемого вида.

Наиболее жесткое действие на протекание жизненного цикла коллембол разных видов оказал базагран.

Таким образом, производственные дозы гербицидов, поступающих с пищей, вызывают нарушения в циклах развития и размножения коллембол — мелких почвенных членистоногих, участвующих в почвообразовательных процессах и имеющих большое значение для круговорота веществ в почве.

Представленная работа выполнена под руководством проф. Н. М. Черновой.

Выводы

1. Гербициды, поступающие по пищевым цепям, оказывают непосредственное негативное влияние на коллембол, вызывая гибель части половозрелых животных.

2. Все испытанные препараты резко снижают плодовитость ногохвосток. У *C. denticulata* присутствие препаратов в корме может стимулировать размножение как у особей исходной популяции, так и у животных второго поколения, однако жизнеспособность эмбрионов крайне низка.

3. Однократное применение гербицидов снижает выживаемость молодых коллембол следующего, а у *C. denticulata* и третьего поколения. Уменьшение доли молодых животных, изменяя возрастную структуру популяции, сказывается в последующем на ее восстановлении.

4. Из изученных препаратов самое жесткое действие на все стадии жизненного цикла ногохвосток оказывает базагран.

5. Индикаторная ценность двух изученных видов коллембол в отношении загрязнения почв гербицидами различна. Высокую чувствительность показала *C. denticulata*. Этот вид можно рекомендовать в качестве тест-объекта для определения факта загрязнения почвы гербицидами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Венгорек В., Мацкевич С., Трояновски Х. Влияние пестицидов на урожай сельскохозяйственных культур и некоторые элементы биоценоза полей.— В кн.: VIII Международный конгресс по защите растений. Доклады и сообщения. Секция 1. Экономические проблемы. М., 1975, с. 24—41.

2. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв.— М., Наука, 1965.— 278 с.
3. Криволуцкий Д. А., Тихомиров Ф. Л., Федоров Е. А. Биоиндикация и экологическое нормирование.— В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Материалы конф.— М., 1987, с. 18—27.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия.— М.: Высшая школа, 1973.— 343 с.
5. Мартиросянц В. И. Изменения в организме отравленных насекомых, связанные с потерей жизнеспособности и бесплодием. Автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— Ташкент, 1973.— 24 с.
6. Мелецис В. П. Ногохвостки (*Collembola*) как индикатор загрязнения почвы.— В кн.: IX Международный коллоквиум почвенных зоологов. Тезисы докладов.— Вильнюс, 1985.— С. 359.
7. Миралиев Г. Влияние ядов на насекомых в зависимости от их состояния и условий внешней среды. Автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— Ташкент, 1969.— 24 с.
8. Пономарева О. Н. Экспериментальное изучение влияния гербицидов на размножение почвообитающих коллембол.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 211—219.
9. Прассе И., Махула Г., Гелмеке К. Влияние гербицидов на структуру комплекса почвообитающих микроартропод.— Экология, 1978, № 3, с. 36—46.
10. Ханисламова Г. М., Кабиров Р. Р., Хазипова Р. К. Поверхностно-активные вещества в наземных экосистемах.— Уфа, 1988.— 143 с.
11. Цонев И. Н. Влияние на някои хербициди върху състава и структуратв на колемболните съобщества (*Collembola, Insecta*) в агроэкосистемите.— Национ. теор. конф. опазв. и възпроизв. обкръж. среда, Слънчев вбряг, 1—5 ноем., 1982, с. 186—189.
12. Чернова Н. М. Зоологическая характеристика компостов.— М.: Наука, 1966.— 154 с.
13. Baudissen T. Die Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Collembolen und Milben in verschieden.— Bodern. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 1952, Bd 81, S. 47—90.
14. Curry J. P. The effects of different methods of new sward establishment and the effects of the herbicidies paraquat and dalapon on the soil fauna.— Pedobiologia, 1970, Bd. 10, S. 329—361.
15. Demon A., Eijsackers H. The effects of lindane and aziphosmethyl on survivel time of soil animals under extreme or fluctuating temperature and moisture conditions.— Z. angew. Entomol., 1985, v. 100, N 5, p. 504—510.
16. Dunger W. Die Tiere des Bodens als Leitformen für anthropogene Umweltveränderungen.— Decheniana, 1952, Bd 26, S. 151—157.
17. Edwards C. A. Effects of pesticides residues on soil invertebrates and plants.— Fifth Symp. Brit. Ecol. Soc., 1965, p. 239—261.
18. Eijsackers H. Side effects of lindane and aziphosmethyl on survivel time the herbicide 2,4,5-T on reproduction, food consumption and moulting of the springtail *Onychiurus quadriocellatus* Gisin (*Collembola*).— Z. angew. Entomol., 1978, Bd. 85, N 4, S. 341—360.
19. Fletcher D. W., Bollen W. B. The effects of aldrine on soil microorganisms and their activities related to soil fertility.— Microbiol., 1954, v. 2, N 6, P. 349—354.
20. Fox C. J. S. The effects of five herbicides on the numbers of certain invertebrate animals in grassland soil.— Can. J. Plant Sci., 1964, v. 44, P. 405—409.
21. Karg W., von. Untersuchungen über die von DNOK auf die Microartropoden des Bodens under Berucksichtigun.— Pedobiologia, 1964, Bd 4, N 3, S. 138—157.
22. Mallow D., Snider R. J., Robertson L. S. Effects of different management practices on *Collembola* and *Acarina* in corn production systems. II. The effects of moldboard prowing and atrazine.— Pedobiologia, 1985, Bd 28, S. 115—131.

23. Rapoport E. N., Cangioli G. Herbicides and the soil fauna.— Pedobiologia, 1963, Bd 2, S. 235—238.
24. Sheals J. G. Soil population studies.— Bull. Ent. Res., 1956, v. 4, p. 803—822.
25. Subagja J., Snider R. J. The effects of the herbicides atrazine and paraquat upon *Folsomia candida* and *Tullbergia granulata* (*Insecta, Collembola*).— Pedobiologia, 1981, Bd 22, S. 141—152.

HERBICIDE-INDUCED CHANGES IN SOIL COLLEMBOLA BIOLOGY

O. N. Ponomareva

Penza State Pedagogical Institute

The paper describes laboratory investigations on the impact of herbicides (eptam, triallat and basagran) transported via food chains on soil-dwelling Collembola. It is established that normal herbicide doses cause death of mature individuals and oviposition delay and reduce fertility. It is only the species *C. denticulata* whose egg production is stimulated by eptam, but its embryo vitality decreases sharply. The herbicides affect not only the survival of embryos, but also that of young individuals belonging to the second and even third generations. Basagran has the strongest impact on all life cycle stages.

МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ АНТРОПОЭКОЛОГИЧЕСКОГО НАПРЯЖЕНИЯ У КОРЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

К. Р. Седов, Е. В. Смирнова, А. В. Кулинский

Институт медицинских проблем Севера АМН СССР

М. Г. Полонская

Институт биофизики СО АН СССР

Т. Д. Большакова

Московский медицинский институт № 1 им. И. П. Сеченова

Проблему взаимодействия человека с окружающей средой можно условно разделить на два класса. К первому относятся все проблемы, возникающие в результате воздействия человека на среду. Исследования в этой области ведутся на стыке экологии

человека с экономикой, социологией, социальной психологией, другими разделами экологии. Второй класс составляют проблемы адаптации человека к изменяющимся условиям среды. Здесь экология человека сближается с физиологией человека, медициной [1, 6, 9]. В реальной ситуации оба процесса происходят одновременно — человек воздействует на среду, среда влияет на человека. Поэтому необходим комплексный подход к этим проблемам. В особенности это относится к популяциям, находящимся в экстремальных условиях, например на Крайнем Севере. Человеческие популяции оказываются как бы под двойным давлением: с одной стороны, суровые условия высоких широт, с другой — результаты антропогенного влияния человека на среду, которые возникают в связи с освоением районов Крайнего Севера. В этом случае можно говорить об антропоэкологическом напряжении.

Своевременная информация об уровне антропоэкологического напряжения необходима для конструирования рациональных систем природопользования и формирования оптимального для данного региона образа жизни человеческих популяций.

Поиск критериев, позволяющих адекватно и быстро оценить уровень антропоэкологического напряжения, давно волнует медиков, социологов, психологов, экономистов и всех, занимающихся проблемами существования человека в экстремальных условиях.

При попытке оценить уровень здоровья пришлого населения Крайнего Севера и найти критерии сравнения адаптирующихся и адаптированных популяций был обнаружен следующий эффект: корреляции между физиологическими параметрами в ходе процесса адаптации выше, чем в адаптированном состоянии [11]. Для объяснения этого эффекта были проведены аналогии между результатами отбора, сукцессионных перестроек и адаптацией. Согласно эколого-эволюционному принципу полифакториальности, отбор и сукцессия ведут от монофакториальности к полифакториальности, от управления небольшим числом факторов к равнозначности многих факторов.

Предположено, что адаптация тоже ведет к полифакториальности [3, 10]. При рассмотрении человеческих популяций монофакториальности соответствует ситуация, когда организмы членов популяции управляются общими для всех экстремальными факторами. В результате адаптации роль экстремальных факторов снижается, и они становятся равнозначными с другими, реакция на которые у разных членов популяции различна. При этом монофакториальности соответствует высокая скоррелированность между параметрами, а полифакториальности — более низкая. Основанный на этом подход к оценке антропоэкологического напряжения популяций назван корреляционной адаптометрией.

В последнее время пристальное внимание специалистов обращено не только на пришлое, но и на коренное население северных районов. Происходит быстрое изменение социальных условий жизни, привычек, типа питания. Поэтому для оценки состояния коренного населения Крайнего Севера для наблюдения выделяют

системы наиболее реагирующие на происходящие изменения, в том числе на них реагирует пищеварительная система организма, в связи с чем наблюдается рост заболеваний желудочно-кишечного тракта. Если изменение секреторной функции желудка можно рассматривать как адаптивный процесс (что согласуется с современными медицинскими представлениями), то становится применим метод корреляционной адаптометрии. В данной работе мы исследуем возможность использования метода для оценки уровня антропоэкологического напряжения коренного населения Крайнего Севера и сравнения популяций разных народностей Крайнего Севера между собой по степени адаптационного напряжения.

Обследовалось население двух районов Крайнего Севера: Байкитского района Эвенкии (населенные пункты Суринда, Полигус, Байкит) и Томпонского района Якутии (пос. Тополиный). По условиям жизнедеятельности человека Якутия и Эвенкия относятся к зонам повышенной трудности. Коренное население Эвенкии — эвенки, Якутии — эвены и якуты. Основная трудовая деятельность — оленеводство. Однако совхоз «Томпонский» является едва ли не единственным в стране хозяйством, где оленеводство высокорентабельно. Поселок хорошо благоустроен, работа идет вахтовым методом, остальное время оленеводы живут дома, где создан образ жизни, близкий к европейскому.

В Эвенкии подобных хозяйств нет. Оленеводство — кочевое. Эвенки большую часть времени проводят в лесотундре, живут в чумах, а иногда и в палатках, ведут близкий к традиционному образ жизни.

Таким образом, мы имеем возможность сравнивать две близкородственные популяции — эвенов и эвенков, проживающих в поселках, сходных по климато-географическим условиям, но отличающихся по социальноэкономическим, а также разные генетические популяции — якутов и эвенков, проживающих в одном регионе — поселке Тополиный [2]. Группы для обследования были сформированы по национальному признаку, и мы получили три группы коренного населения: эвенки, эвены, якуты. Структура анализируемых популяций по половому, возрастному, национальному составу, по месту проживания и встречаемости заболеваний желудочно-кишечного тракта представлена в табл. 1—4.

Из табл. 4 видно, что в каждой группе представлены различные стадии патологического процесса, начиная с нулевой (практи-

Таблица 1

Структура обследованного населения

Народность	Якутия	Эвенкия			Общая численность
		Суринда	Байкит	Полигус	
Эвенки	—	97	9	33	139
Эвены	121	—	—	—	121
Якуты	34	—	—	—	34

Таблица 2

Структура обследованного населения (%)

Пол	Эвенки	Эвены	Якуты
Мужской	43	30	39
Женский	57	70	62

Таблица 3

Возрастная структура обследованного населения (%)

Возраст	Эвенки	Эвены	Якуты
До 50 лет	79,9	84,3	82,4
50 лет и старше	20,1	15,7	17,6

Таблица 4

Структура заболеваний желудочно-кишечного тракта (%) (по клиническому диагнозу)

Диагноз	Эвенки	Эвены	Якуты
Практически здоровые	25,2	32,2	32,4
Гастрит с повышенной и резко повышенной секрецией	30,2	29,7	29,4
Гастрит с секреторной недостаточностью	28,8	26,5	17,6
Дуоденит с секреторной недостаточностью	8,6	5,0	8,8
Дуоденит с повышенной секрецией	7,2	6,6	—
Язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки	—	—	11,8

чески здоровые люди). Таким образом, мы имеем гетерогенную медико-биологическую систему. К таким системам метод корреляционной адаптации тоже применяется впервые.

Опишем кратко способ формирования групп и перечислим показатели, которые были взяты для корреляционного анализа.

Сотрудниками Института медицинских проблем Севера АМН СССР проведено экспедиционное эпидемиологическое обследование названных выше районов Крайнего Севера.

На первом этапе проводился сплошной осмотр населения с заполнением опросной анкеты для выявления заболеваний общетерапевтического профиля. Анкеты включали разделы специального анамнеза, жалобы, объективный статус. Затем все анкеты были

разделены на 2 группы: в первую были включены лица, у которых отсутствовали симптомы поражения органов пищеварения, во вторую — лица с подозрением на патологию желудочно-кишечного тракта. В обеих группах проведено углубленное гастроэнтерологическое обследование с заполнением специализированной анкеты, куда вошли и вопросы по питанию, сделана эзофагогастродуоденоскопия (ЭГДС) с биопсией из двух морфо-функциональных отделов желудка, исследована кислотообразующая функция желудка по методу Е. Ю. Линара [5]. Также были взяты пробы сыворотки крови для последующего радиоиммунного определения гастрина, кортизола и пепсиногена [1].

В каждой группе медики снимали 25 показателей, из которых для корреляционного анализа нами взяты 15. Эти показатели измерены для максимального числа людей, кроме того, существует удовлетворительное медицинское толкование коэффициентов парной корреляции между ними:

1, 2 — базальная pH в антральном отделе желудка,
3—6 — стимулированная pH в антральном отделе желудка,
7, 8 — базальная pH в теле желудка,
9—12 — стимулированная pH в теле желудка,
13 — гастрин, нг/л,
14 — пепсиноген 1, мкг/л,
15 — кортизол, мкмоль/л.

Оценка скоррелированности между физиологическими параметрами производилась с помощью веса корреляционного графа, рассчитываемого как сумма весов его ребер (сумма соответствующих коэффициентов корреляции): $G = \sum |r_{ij}|$. Принимались во внимание достоверные коэффициенты корреляции $|r_{ij}| \geqslant 0{,}5$. Также применялся метод главных компонентов, позволяющий произвести замену исходных взаимосвязанных признаков (что часто встречается при медицинских исследованиях и является практической трудностью) на некоторую совокупность некоррелированных параметров, а также описать объекты меньшим числом показателей.

Обычно в практических применениях метода главных компонентов (МКГ) используются главным образом функциональные параметры спектра корреляционной матрицы вида $f_S(\Lambda)$, где $S = 1, 2, \ldots, 6$.

$f_1(\Lambda) = n = \sum_{j=1}^{m} \lambda_j$ — число признаков;

$f_2(\Lambda) = \mathrm{tr}(\Lambda^2) = \sum_{j=1}^{m} \lambda_j^2$ — значение избыточности системы признаков.

Чем больше $f_2(\Lambda)$, тем сильнее степень выраженности мультиколлинеарности (скоррелированности исходных параметров);

$f_4(\Lambda) = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{l} \lambda_j$ — доля первых l компонентов.

Кроме этих функциональных параметров, вводятся и другие [4, 11]:

$f_3(\Lambda) = \lambda_1/l$ — число обусловленности корреляционной матрицы;

$f_5(\Lambda) = \sum_{j=1}^{m} \lambda_j$ — определитель корреляционной матрицы;

$f_6(\Lambda) = \sum_{j=2}^{l} (\lambda_{j-1}/\lambda_j)$.

В вычислительной математике количественной мерой «независимости» векторов служит число обусловленности $f_3 \geqslant 1$. Если f_3 близко к единице, то столбцы матрицы Z_{mn} линейно независимы в сильной степени.

Динамика корреляций между физиологическими параметрами в гетерогенных медико-биологических системах

Таким образом, мы получили гетерогенные биологические системы по нескольким параметрам:

I) по структуре заболеваний желудочно-кишечного тракта внутри групп,

II) по условиям жизнеобеспечения (сравнение разных народностей, живущих в одних условиях, и близкородственных, живущих в разных условиях).

Метод корреляционной адаптометрии до сих пор успешно применялся для оценки уровня антропоэкологического напряжения популяций пришлого населения и для сравнения разных популяций по степени адаптированности к условим среды [3, 7, 11]. Пробовали рассматривать часто болеющих ОРЗ людей, но выделяли их в отдельную группу. Данная работа является попыткой применить метод для смешанных групп по структуре патологии и на основе полученных результатов попробовать сравнить уровни антропоэкологического напряжения в зависимости от организации системы жизнеобеспечения, а также от принадлежности к той или иной народности Крайнего Севера.

В трех группах — эвенки, эвены и якуты — был проведен корреляционный анализ, рассчитан вес корреляционного графа (рис. 1). При подсчете веса графа учитывались только достоверные коэффициенты корреляции $\geqslant 0{,}5$. Интересно посмотреть, какой вклад вносят связи с разными коэффициентами корреляции $\alpha = 0{,}1 \div 0{,}9$. Зависимости $G(\alpha)$ для всех трех групп представлены на рис. 2. Кроме веса корреляционного графа для оценки степени связности физиологических параметров использовались практические приложения метода главных компонентов и функциональные (алгебраические) параметры спектра корреляционной матрицы.

В соответствии с методом главных компонентов были подсчитаны суммарная дисперсия всех компонентов, вклад каждого компонента в общую дисперсию, оценено число l первых главных

компонентов и подсчитана объясняемая этими компонентами дисперсия для трех рассматриваемых групп.

В данных группах суммарная дисперсия равна $V = \sum_{r=1}^{n} V_r = 15$. Для объяснения 80—95 % общей изменчивости необходимо извлечь только шесть главных компонентов.

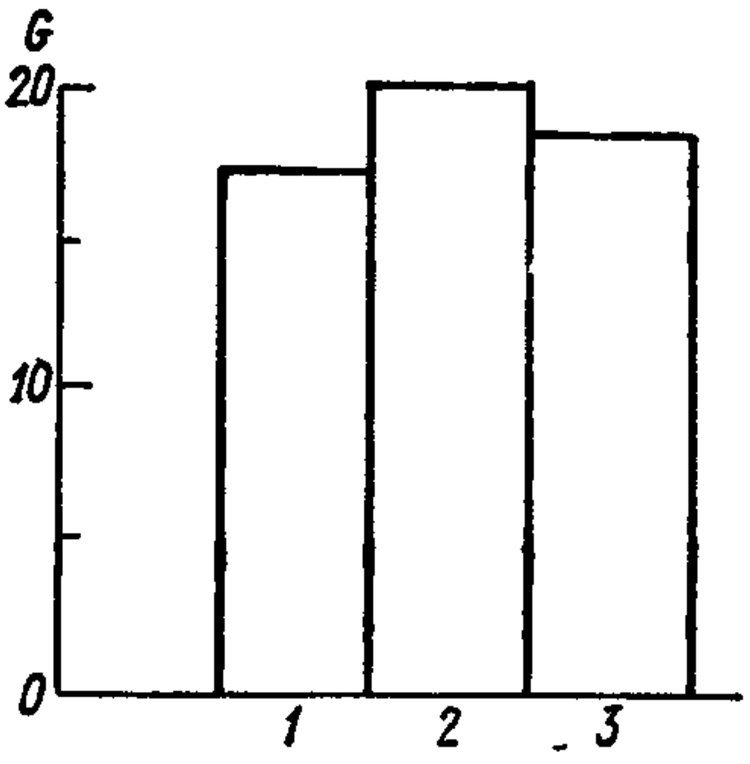


Рис. 1. Значение веса корреляционного графа у коренного населения Эвенкии и Якутии.

1 — эвенки, *2* — эвены, *3* — якуты.

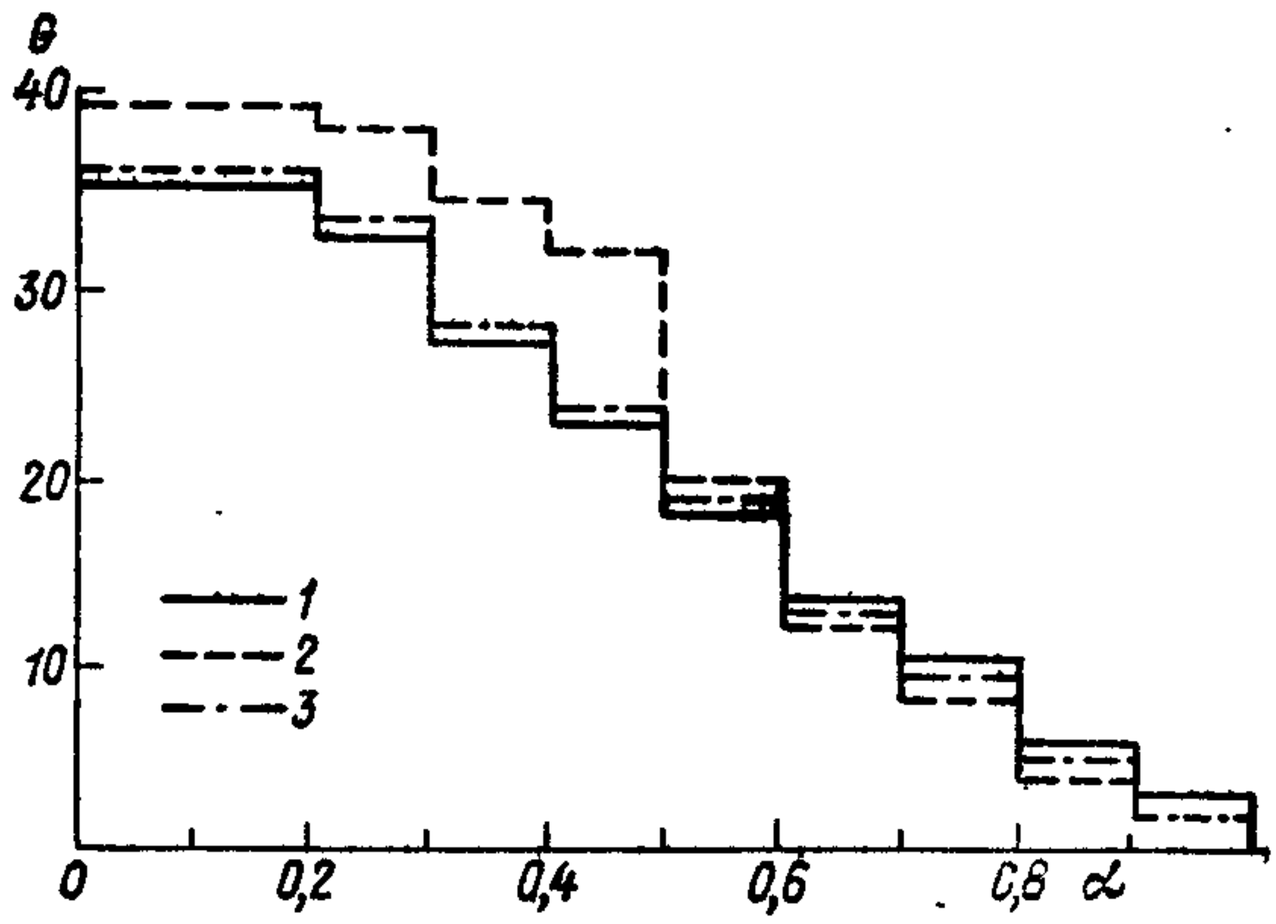


Рис. 2. Зависимость значения веса корреляционного графа от доли связей с различными коэффициентами корреляции $G(\alpha)$.

1 — эвенки, *2* — эвены, *3* — якуты.

На основе метода главных компонентов были получены функциональные параметры $f_S(\Lambda)$, где $S = 2, 3, 6$. Как описано выше, они характеризуют скоррелированность признаков исходной выборки. Значения этих параметров для всех трех групп представлены на рис. 3.

Согласно данным клинической диагностики, особенностью структуры заболеваний эвенов и эвенков является резкое преобладание высоких показателей желудочной секреции при незначительном количестве дуоденитов и отсутствии язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки. В структуре гастритов преобладают поверхностные поражения слизистой оболочки желудка (см. табл. 4). По результатам корреляционного анализа различие между группами незначительное. Поэтому мы вряд ли можем говорить о том, что улучшенные социальные условия поселка Топо-

линый уменьшают антропоэкологическое напряжение популяции. Скорее всего, из-за суровых условий жизнедеятельности и особенностей традиционного типа питания у эвенков и эвенов происходил естественный отбор на здоровый желудок, на мощную и, главное, устойчивую пищеварительную систему. Может быть поэтому, изменение образа жизни и типа питания не является для популяции лимитирующим фактором, ведущим к увеличению скоррелированности параметров. И, проектируя системы жизнеобеспечения,

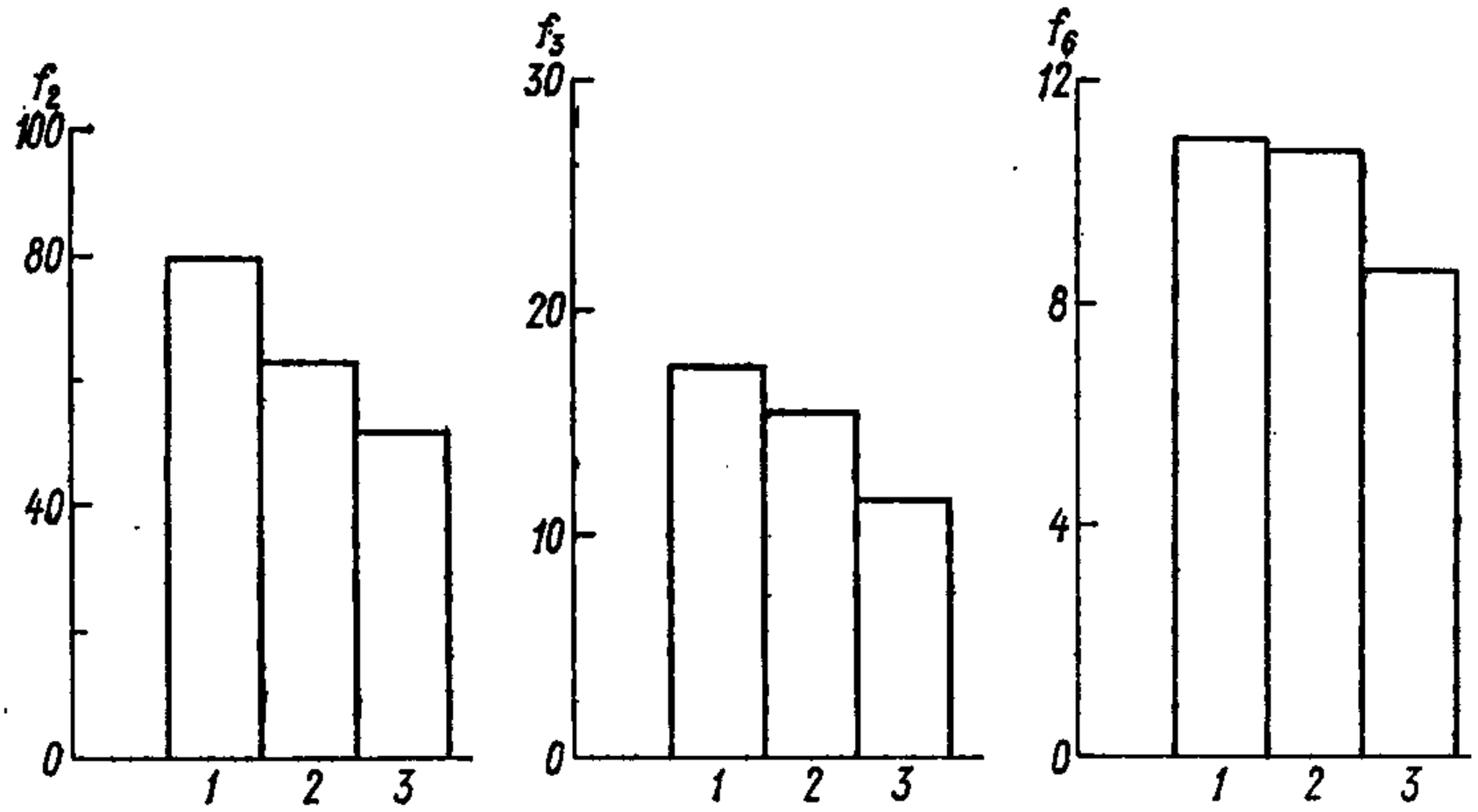


Рис. 3. Значение функциональных параметров спектра корреляционной матрицы f_2, f_3 и f_6 для трех групп.

1 — эвенки, *2* — эвены, *3* — якуты.

необходимо корректировать европейские представления об улучшенных социально-экономических условиях.

Сравнивая две другие народности — эвенов и якутов, живущих в одном поселке,— мы наблюдаем заметную разницу степени скоррелированности физиологических параметров. У якутов все вычисляемые нами показатели ниже, что по теории должно означать более низкий уровень антропоэкологического напряжения. Согласно медицинским данным, якуты отличаются от эвенков и эвенов структурой заболеваемости. У них почти отсутствуют дуодениты, но зато описаны несколько случаев язвенной болезни. Этот эффект — низкий уровень корреляций и встречаемость язвы можно попытаться объяснить несколькими способами.

Существуют предположения, что якуты генетически близки к европейцам, а так как среди многочисленных причин патогенеза язвы существует и генетическая, то можно говорить о существовании у якутов, как и у европейцев, предрасположенности к язвенной болезни. В этом случае ни переход на образ жизни, близкий к европейскому, ни встречаемость язвы не будет являться для них экстремальным фактором, обусловливающим рост антропоэкологического напряжения.

Другое объяснение более низкому уровню скоррелированности физиологических параметров у якутов следует из логики построе-

ния метода корреляционной адаптометрии. Если низкий уровень корреляций соответствует ситуации полифакториальности, то наличие язвенной болезни можно рассматривать как дополнительный лимитирующий фактор, на нейтрализацию которого требуется доля ресурса, соразмерная той, которая идет на нейтрализацию других «давящих» факторов или на усиление полезных свойств.

Приведем еще одно объяснение, которое тоже можно считать следствием метода корреляционной адаптометрии. Адаптационный процесс как движение от монофакториальности к полифакториальности раньше рассматривался на популяциях, состоящих только из здоровых людей. Под здоровьем, как состоянием, подразумевалась область, в которой сдвиг гомеостатического равновесия под воздействием экстремальных факторов будет обратимым, т. е. система самостоятельно может возвратиться в прежнее состояние. Сдвиг за пределы такой области ведет к развитию патологии или необратимых с помощью внутренних ресурсов состояний. Такую ситуацию мы можем рассматривать как срыв адаптации, который характеризуется резкой раскоррелированностью параметров.

Связь структуры заболеваемости с уровнем антропоэкологического напряжения заслуживает дальнейшего изучения. Большой интерес представляет анализ гомогенных по стадии заболевания групп. Необходима также специальная работа по выработке и проверке гипотез, объясняющих наблюдаемый эффект [8].

Авторы благодарны Р. Г. Хлебопросу за внимание и обсуждение работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баевский Р. М. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии.— М.: Медицина, 1979.— 259.

2. Бромлей Ю. В. Современные проблемы этнографии (очерки теории и истории)— М.: Наука, 1981.— 368 с.

3. Горбань А. Н., Манчук В. Т., Петушкова Е. В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 187—198.

4. Жанатауов С. У. Обратная модель главных компонент и ее применение/Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. физ.-мат. наук.— Новосибирск, 1986.— 302 с.

5. Линар Е. Ю. Кислотообразовательная функция желудка в норме и патологии.— Рига: Зинатне, 1968.— 438 с.

6. Казначеев В. П., Баевский Р. М., Берсенева А. П. Донозологическая диагностика в практике массовых обследований населения.— Л., 1980.— 107.

7. Оценка антропоэкологического напряжения пришлого населения промышленной зоны Заполярья (биофизический аспект)/Л. Б. Захарова, М. Г. Полонская, А. А. Савченко, Е. В. Смирнова.— Красноярск, 1989.— 52 с.

8. Полонская М. Г., Кулинский А. В., Смирнова Е. В. Гетерогенные медико-биологические системы и метод корреляционной адаптометрии.— Красноярск, 1990.— 32 с.

9. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме.— М.: Наука, 1960.— 252 с.

10. Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982.— 280 с.
11. Смирнова Е. В. Изменение корреляций между физиологическими параметрами при адаптации.— Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. физ.-мат. наук.— Красноярск, 1989.— 126 с.

MONITORING OF THE STATE OF THE ANTHROPOECOLOGICAL STRESS IN THE NATIVE POPULATION OF THE FAR NORTH

K. R. Sedov, Ye. V. Smirnova, A. V. Kulinsky

Institute of Medical Problems of the North, USSR

M. G. Polonskaya

Institute of Biophysics, USSR Academy of Sciences, Siberean Branch

T. D. Bolshakova

Moscow Medical Institute after I. P. Sechenov

Correlation adaptometry is used to measure the level of anthropoecological stress in three native populations of the Far North: the evencs, evens and yakuts. Studies are conducted on the indicators of the state of the gastrointestinal duct as one of the systems responding to changes in the traditional life style and food. Some assumptions are made on the relationship between socioeconomic living conditions and the level of anthropoecological stress, and between pathology structure and the adaptation process.

О ВАРЬИРОВАНИИ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КИСЛОТНО-ОСНОВНЫХ СВОЙСТВ ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ ПОЧВЕННО-ХИМИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Т. А. Соколова, Т. Я. Дронова, Н. Л. Коробова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В связи с неблагоприятным влиянием кислотных дождей на экосистемы одной из существенных задач почвенно-химического мониторинга в ряде регионов земного шара является наблюдение за кислотно-основным состоянием почв, которое может быть охарактеризовано широким набором разнообразных экстенсивных и интенсивных показателей. В число таких показателей входят: ак-

туальная, обменная и необменная формы кислотности, ненасыщенность ППК, известковый потенциал, формы соединений алюминия в почвенном растворе, показатели кислотно-основной буферности почв и способности почв нейтрализовать кислоты и ряд других показателей [12, 13, 24]. Между отдельными показателями могут наблюдаться линейные или более сложные корреляционные зависимости.

Выбор системы параметров, которая наилучшим образом отвечала бы задачам мониторинга кислотно-основных характеристик почвы, представляет собой сложную задачу, и в различных национальных и международных программах решается по-разному. Так, в руководстве, разработанном специалистами Скандинавских стран [22], обязательная программа мониторинга кислотно-основных свойств почв включает определение следующих показателей: pH в водной и солевой суспензиях, обменная кислотность, обменные основания (Na, K, Ca, Mg), степень насыщенности ППК. Эти показатели должны определяться ежегодно в верхнем горизонте и один раз в пять лет — в нижележащих. Обязательная программа предусматривает также ежемесячный отбор почвенных растворов и определение в них: S сульфатов, N нитратов и NH_4^+, Ca^{2+}, Na^+, K^+, Mg^{2+}, Cl^-, фосфатов, растворенного органического вещества, суммарного содержания Al и наиболее лабильных его форм, Mn, Fe, pH, щелочности и электропроводности. Трудности в выборе показателей мониторинга кислотно-основных свойств почв связаны с рядом причин, в том числе и с природой самих показателей. Например, такой широко распространенный и легко определяемый показатель, как pH, не всегда отчетливо изменяется при воздействии на почву кислотных выпадений в силу буферных свойств почв. Несколько более стабильным в этом отношении показателем является обменная кислотность, но при анализе изменения этой характеристики следует иметь в виду возможность перехода обменных форм кислотности в необменные за счет полимеризации гидроксикатионов алюминия в межпакетных промежутках трехслойных лабильных глинистых силикатов [26], в результате чего гидроксикатионы алюминия перестают быть обменными.

Ряд авторов рекомендуют оценивать степень подкисления почвы по уменьшению способности почвы нейтрализовать кислоты (СПНК), считая этот показатель наиболее фундаментальным и информативным [25]. Однако полное определение СПНК с учетом химического состава твердой фазы почвы и почвенного раствора достаточно длительно и трудоемко. При ускоренном определении этой характеристики по кривым потенциометрического титрования [23] учитывается только та часть СПНК, которая обеспечивается такими быстроидущими реакциями, как протонирование — депротонирование, ионный обмен и растворение карбонатов.

Еще одна трудность при выборе показателей мониторинга кислотно-основных свойств почв связана со значительным пространственным и сезонным варьированием большинства показателей. В существующих руководствах по почвенно-химическому монито-

рингу к этому вопросу нет единообразного подхода. Например, в программе, разработанной специалистами Скандинавских стран [22], в каждый срок наблюдений рекомендуется отбирать с заранее выбранных экспериментальных площадок размером 20×20 или 40×40 м по 2—6 смешанных образцов из каждого исследуемого горизонта, причем каждый образец представляет собой смесь 15—20 индивидуальных проб. Для того чтобы избежать сезонного варьирования показателей, брать образцы рекомендуется в один и тот же период года: в конце июля — августе.

Вопрос о возможности замены отбора нескольких индивидуальных образцов и определения в них тех или иных показателей с последующим вычислением средних значений отбором одного смешанного образца с определением в нем того же показателя остается дискуссионным. По мнению Е. А. Дмитриева [5], такая замена возможна только в том случае, если изучаемое свойство подчиняется правилу аддитивности, что не всегда имеет место. По данным Е. Л. Ким [10], в известкованных пахотных дерново-подзолистых почвах значения pH-KCl смешанных образцов превышают рассчитанные средние значения для 20 и 40 образцов соответственно на 0,40 и 0,47 единицы pH. При усреднении по 40 KCl-вытяжкам различия между вычисленными и измеренными значениями доходили до 0,54 единицы pH. Еще бóльшая разница наблюдается между измеренными значениями pH смешанных образцов и значениями, рассчитанными по средневзвешенным активностям H^+ ионов индивидуальных образцов: по 40 суспензиям и 40 KCl-вытяжкам эта разница составила соответственно 0,73 и 1,43 единицы pH. Установленные различия автор объясняет изменением соотношения поглощенных H^+ и Ca^{2+} ионов при смешивании образцов с разной степенью насыщенности основаниями и разными значениями емкости катионного обмена, а также особенностями почвы как буферной системы.

Несколько иные результаты были получены американскими учеными [19], которые для большинства исследованных образцов почв порядков инсептисолов и моллисолов обнаружили совпадение значений pH, полученных при расчете среднего из четырех значений повторностей, со значением pH для смешанного образца. Авторы считают, что такое совпадение должно наблюдаться при наличии прямолинейной зависимости между значениями pH и степенью насыщенности ППК.

В настоящей статье на основании результатов исследований авторов и литературных данных характеризуется пространственное и сезонное варьирование значений pH и содержания обменных катионов в подзолистой почве под лесной растительностью. Указанные показатели кислотно-основного состояния почв выбраны по следующим соображениям. Во-первых, они рекомендованы как показатели мониторинга в большинстве национальных и международных программ почвенно-химического мониторинга и их значения введены практически во все математические модели, описывающие подкисление почв под влиянием кислотных выпадений.

Во-вторых, имеющиеся в литературе данные о пространственном и сезонном варьировании значений pH и содержания обменных катионов в подзолистых почвах более многочисленны, чем для других показателей кислотно-основного состояния почв.

Пространственное варьирование значений pH

В табл. 1 приведены данные о пространственном варьировании значений pH в водной и KCl-суспензиях в органогенных и верхних минеральных горизонтах двух разновидностей подзолистых почв, преобладающих в автоморфных позициях на территории Центрального лесного государственного биосферного заповедника (ЦЛГБЗ в Тверской области). Палево-подзолистые почвы приурочены к более дренированным позициям с преобладанием ельников-кисличников в растительном покрове, бело-подзолистые почвы — к участкам с несколько затрудненным дренажом и развиваются под ельниками-черничниками с пятнами сфагновых мхов в напочвенном растительном покрове [3, 17, 16]. Образцы отбирались в августе 1989 г. в пятикратной повторности отдельно из приствольных участков и между деревьями. В каждом из индивидуальных образцов определялись значения pH в водной и солевой суспензиях.

Из табл. 1 видно, что значения pH в водной и солевой суспензиях характеризуются сравнительно слабым пространственным варьированием, что связано с логарифмическим масштабом самой величины pH. Именно поэтому коэффициент вариации в большинстве образцов не превышает 10 % и только в отдельных случаях достигает 15—17 %, в то время как многие другие почвенно-химические свойства характеризуются коэффициентами вариации, достигающими десятков и сотен процентов.

Аналогичные значения коэффициентов вариации для значений pH в верхних горизонтах суглинистых почв под лесной растительностью приведены в работах [15, 16, 18], а для горизонта A2пах. суглинистой подзолистой почвы под пашней — в [12]. Несколько меньшее пространственное варьирование значений pH свойственно почвам порядка сподосолов (аналогам подзолистых почв легкого гранулометрического состава, относящихся к иллювиально-гумусово-железистым подзолам в русской классификации [11]). Для этих почв значения коэффициентов вариации (табл. 2) снижаются от 6 до 3 % и от 8 до 2 % соответственно для pH в водной и солевой суспензиях [21].

Одним из факторов, определяющих пространственное варьирование значений pH верхних почвенных горизонтов в пределах даже относительно небольших площадок, являются условия дренажа. Из табл. 1 видно, что органогенные горизонты бело-подзолистых почв под ельниками сфагново-черничниковыми, формирующихся в условиях затрудненного дренажа, характеризуются более кислой реакцией, чем органогенные горизонты лучше дренированных палево-подзолистых почв под ельниками-кисличниками. Эта закономерность подтверждена статистической обработкой данных [3, 15]

Таблица 1

Оценки средних ($\overline{X}$) среднеквадратического отклонения (σ), коэффициента вариации (V) для значений pH в подзолистых почвах ЦЛГБЗ

Почва *, участок	Горизонт	pH—H_2O					pH—KCl				
		$\overline{X}$	σ	V %	m	n **	$\overline{X}$	σ	V %	m	n **
Бело-подзолистая											
приствольный участок	L	4,5	0,24	5,3	0,21	4	3,0	0,33	11,0	0,45	9
n*** $= 5$	F	4,3	0,31	6,9	0,28	5	3,5	0,43	12,5	0,38	9
	A2	4,5	0,09	2,0	0,08	3	3,0	0,04	1,3	0,02	3
	A2бел.	5,0	0,42	8,4	0,21	6	3,0	0,33	11,4	0,17	7
между деревьями	L	5,5	0,48	8,7	0,22	6	3,5	0,61	17,2	0,27	15
$n = 5$	F	4,5	0,49	10,9	0,22	8	2,9	0,41	14,3	0,19	11
	A2	4,6	0,49	10,7	0,22	7	3,3	0,26	8,0	0,12	6
	A2бел.	4,9	0,47	9,6	0,22	7	3,3	0,22	6,7	0,10	6
Палево-подзолистая											
приствольный участок	L	5,1	0,56	11,2	0,25	8	4,0	0,18	4,4	0,13	5
$n = 5$	F	4,8	0,45	9,4	0,21	7	3,2	0,22	6,8	0,10	5
	A1A2	4,4	0,22	5,0	0,11	4	3,2	0,31	9,6	0,10	7
	A2бел.	5,3	0,09	0,2	0,04	2	4,3	0,52	12,2	0,23	9
между деревьями	L	5,8	0,50	8,7	0,22	6	4,0	0,18	4,5	0,15	4
$n = 5$	F	5,6	0,84	15,1	0,38	12	4,0	0,23	5,8	0,10	5
	A1A2	4,5	0,28	6,3	0,14	5	3,5	0,22	6,3	0,11	5
	A2бел.	5,1	0,18	3,6	0,08	3	3,9	0,15	3,9	0,06	3

* Названия почв даны по [16].

** Число повторностей образцов, необходимое для обеспечения погрешности, не превышающей 10 % при $P = 95$ %.

*** Число повторных определений.

Таблица 2

Средние значения ($n = 18$) и коэффициенты вариации для некоторых химических характеристик почвы сподосол. Составлено по [21]

Горизонт	pH—H_2O		pH—KCl		Обменные катионы ($\bar{X}$) в мг-экв/100 г и их коэффициенты вариации (V) в %					
					Ca^{2+}		Mg^{2+}		Al^{3+}	
	$\bar{X}$	V %	$\bar{X}$	V %	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V	$\bar{X}$	V
L	4,22	6	3,61	8	3,3	42	3,3	31	2,0	138
A2	4,15	6	4,03	8	1,2	81	0,19	63	3,5	38
Bf	4,61	6	4,03	6	1,5	95	0,19	59	3,9	42
BC	5,24	3	4,68	3	0,2	87	0,03	103	0,9	46
C	5,3	3	4,75	2	0,1	90	0,02	56	0,6	65

по большому числу разрезов бело-подзолистых и палево-подзолистых почв. Указанная закономерность согласуется с выводами И. С. Кауричева и Е. М. Ноздруновой [9] о том, что в условиях затрудненного дренажа разложение растительных остатков происходит с образованием большого количества водорастворимого органического вещества с высоким содержанием неусредненных неспецифических органических кислот (щавелевой, лимонной, муравьиной, фумаровой, янтарной) и полифенолов. Известно, что щавелевая кислота является одной из наиболее сильных неспецифических органических кислот (pK=4,19 [4]), встречающихся в почвах, и именно с ее присутствием могут быть связаны более низкие значения pH в органогенных горизонтах бело-подзолистых почв по сравнению с палево-подзолистыми.

Л. Б. Холоповой [18] на основании детального изучения варьирования свойств подзолистых почв стационара ИЭМЭЖ АН СССР «Малинки» в Московской области показано, что одним из важнейших факторов варьирования значений pH в верхних горизонтах почв является характер растительности. В подзолистых почвах под ельниками верхние горизонты имеют более кислую реакцию, чем в почвах под другими типами леса, что автор объясняет образованием более сильных нелетучих органических кислот из продуктов разложения елового опада, выделением протонов корнями ели при нескомпенсированном поглощении катионов и анионов из раствора и преобладанием в составе микрофлоры почв еловых лесов актиномицетов и плесневых грибов, продуцирующих кислоты в процессе своей жизнедеятельности. Значения pH верхних горизонтов могут изменяться также в соответствии с парцеллярным строением биогеоценоза и в зависимости от расстояния от ствола дерева даже в пределах одного типа леса (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что в горизонте A1 минимальные значения pH наблюдаются на расстоянии 1,4 м от ствола, в горизонте A1A2 — в приствольном участке и на расстоянии 2,1 м от ствола. Видимо, это связано с особенностями распределения корневой си-

Таблица 3

Значения pH водной суспензии верхних горизонтов подзолистой почвы под ельниками на разном расстоянии от ствола дерева [18]

Горизонт	Расстояние от ствола дерева									
	приствольный участок		0,7 м		1,4 м		2,1 м		парцелла в целом	
	$\bar{X} \pm m$	V %	$\bar{X} \pm m$	V %	$\bar{X} \pm m$	V %	$\bar{X} \pm m$	V %	$\bar{X} \pm m$	V %
A1	4,33 ± 0,12	9,0	4,39 ± 0,09	2,3	4,09 ± 0,18	7,3	4,90 ± 0,10	4,1	4,40 ± 0,10	6,8
A1A2	4,62 ± 0,13	4,3	4,87 ± 0,24	8,2	5,00 ± 0,20	6,0	4,53 ± 0,4	15,4	4,64 ± 0,15	9,3

Таблица 4

Значения pH водной суспензии верних горизонтов подзолистых почв ЦЛГБЗ. По данным [1]*

Почва	Горизонт	1939 г.				1940 г.				
		23 VI	1 VIII	18 IX	18 X	21 V	23 VI	1 VIII	11 IV	17 X
Бело-подзолистая	L	4,54	5,63	4,76	4,88	4,95	4,89	4,79	5,17	5,36
	F	4,12	5,33	3,81	4,05	4,70	4,19	4,04	4,08	4,56
	A2	4,72	6,70	4,92	5,38	5,20	4,92	4,86	4,94	5,40
Палево-подзолистая	L	5,17	6,52	5,30	5,37	5,46	5,23	5,18	5,46	5,68
	F	4,90	6,57	4,70	5,12	5,18	5,08	4,77	4,80	5,43
	A2	5,41	6,84	5,36	5,77	5,40	5,42	5,20	5,43	5,95

* Названия почв и индексы генетических горизонтов даны по [17] на основании морфологических описаний, приведенных в работе [1] в которой бело- и палево-подзолистые почвы названы соответственно сильно- и среднеподзолистыми.

стемы ели и пространственным распределением отдельных групп микроорганизмов, а также с подкисляющим влиянием на почву воды атмосферных осадков, стекающих на почву по стволу и проходящих через кроны деревьев. Данные, приведенные в табл. 1, также свидетельствуют о том, что и в бело-подзолистой, и в палево-подзолистой почвах ЦЛГБЗ значения pH водной суспензии в органогенных горизонтах в приствольном участке значительно ниже, чем на участке, удаленном от ствола. Анализ данных Холоповой [18], приведенных в табл. 3, показывает также, что не только абсолютные значения pH, но и показатели варьирования этой величины, изменяются в зависимости от расстояния от ствола дерева: в горизонте A1 пространственное варьирование минимально на расстоянии 0,7 м от ствола, в горизонте A1A2 — в приствольном участке. Таким образом, отбирая образцы почв из участков, находящихся на примерно одинаковом расстоянии от стволов деревьев, можно несколько снизить влияние пространственного варьирования на получаемые результаты [8, 18].

Еще одним фактором, который может приводить к значительному пространственному варьированию всех свойств, в том числе и значений pH, лесных почв, являются ветровалы, вызывающие перемешивание материала различных почвенных горизонтов [6]. Количественно оценить влияние ветровалов на современное варьирование почвенных характеристик представляется достаточно сложной проблемой.

Сезонное варьирование значений pH водных суспензий почв

Значения pH водных суспензий почв подвержены заметным изменениям в течение вегетационного периода. В табл. 4 приведены результаты наблюдений М. М. Абрамовой [1] за изменением pH водных суспензий верхних горизонтов подзолистых почв. Приведенные в таблице цифры для палево-подзолистых почв рассчитаны как логарифм средней активности ионов H^+ из трех смешанных образцов, каждый из которых состоит из 10 индивидуальных проб.

Для бело-подзолистых почв усреднение проводили по двум смешанным образцам, каждый из которых составлен из 10 индивидуальных проб. Из таблицы видно, что в течение сезона в одном и том же горизонте значения pH изменялись в пределах двух единиц, причем характер изменений был различным в очень сухом 1939 г. и влажном 1940 г. В 1939 г. максимальные значения pH в верхних горизонтах бело- и палево-подзолистых почв наблюдались в августе, минимальные значения — в мае и в октябре. В 1940 г. варьирование pH в течение вегетационного сезона было значительно меньше, причем летом наблюдалось снижение значений pH по сравнению с таковым весной и осенью. По данным А. В. Барановской [2] и Л. Б. Холоповой [18], колебания значений pH в верхних горизонтах подзолистых почв в течение вегетационного сезона достигали одной единицы pH, причем в большинстве случаев максимальные значения pH наблюдались летом,

а весной и осенью они снижались. По мнению Холоповой, значения pH почвы в течение вегетационного сезона могут изменяться в связи с изменением влажности, но эта связь не всегда однозначна. С одной стороны, увеличение влажности вызывает разбавление почвенного раствора, в результате которого значение pH почвы должно повышаться, с другой — при увеличении влажности в определенном диапазоне активизируется микробиологическая деятельность, и в почвенный раствор поступает большее количество органических кислот. М. М. Абрамова [1] связывает сезонное изменение значений pH с соотношением процессов гумификации и минерализации органического вещества и с составом и степенью нейтрализации образующихся органических продуктов основаниями, которая зависит от погодных условий сезона.

Планирование численности выборок при определении pH в целях мониторинга и возможность замены определений pH в нескольких индивидуальных образцах одним определением в смешанном образце

С использованием правил статистики было рассчитано число повторностей, с которым нужно брать образцы почв для определения pH при проведении мониторинга, чтобы обеспечить погрешность, не превышающую 10 % при вероятности 95 %; это число в большинстве исследованных образцов составляет 4—8 для pH в водной суспензии и 5—9 для pH в суспензии — KCl. По мнению Л. Б. Холоповой [18], для выявления сезонной динамики, pH — H_2O в почвах под ельниками образцы почв нужно брать в 6—25-кратной повторности — в зависимости от особенностей пространственного варьирования этой величины на участках, расположенных на разных расстояниях от стволов деревьев.

Для выяснения вопроса о возможности замены определений pH в нескольких индивидуальных образцах с последующим вычислением среднего значения одним определением в смешанном образце нами была выполнена следующая методическая работа. Из верхних органических и минеральных горизонтов палево-подзолистых почв и буроземов ЦЛГБЗ образцы отбирали в пятикратной повторности, в каждом индивидуальном образце определяли pH в H_2O — суспензии; на основании полученных значений pH рассчитывали активность ионов H^+, их усредняли и находили отрицательный логарифм средней активности протонов. После этого определяли значения pH водной суспензии в смешанном образце, состоящем из исследованных ранее пяти индивидуальных проб. Сопоставление вычисленных и измеренных значений pH обнаружило их практически полное совпадение, из чего можно сделать вывод о том, что в исследованных почвах актуальная кислотность является свойством, обладающим аддитивностью (рис. 1).

Выше указывалось, что, согласно данным Е. Л. Ким [10], значения pH в KCl-суспензиях и вытяжках для пахотных дерново-подзолистых почв этим свойством не обладают. О причинах

такого противоречия можно высказать некоторые соображения. Во-первых, природа актуальной кислотности, характеризуемой pH H_2O, несколько иная, чем природа обменной кислотности, определяющей значение pH солевой вытяжки. Во-вторых, Е. Л. Ким работала с известкованными пахотными дерново-подзолистыми почвами, и значения pH в суспензии смешанного образца могли контролироваться не столько значениями pH индивидуальных образ-

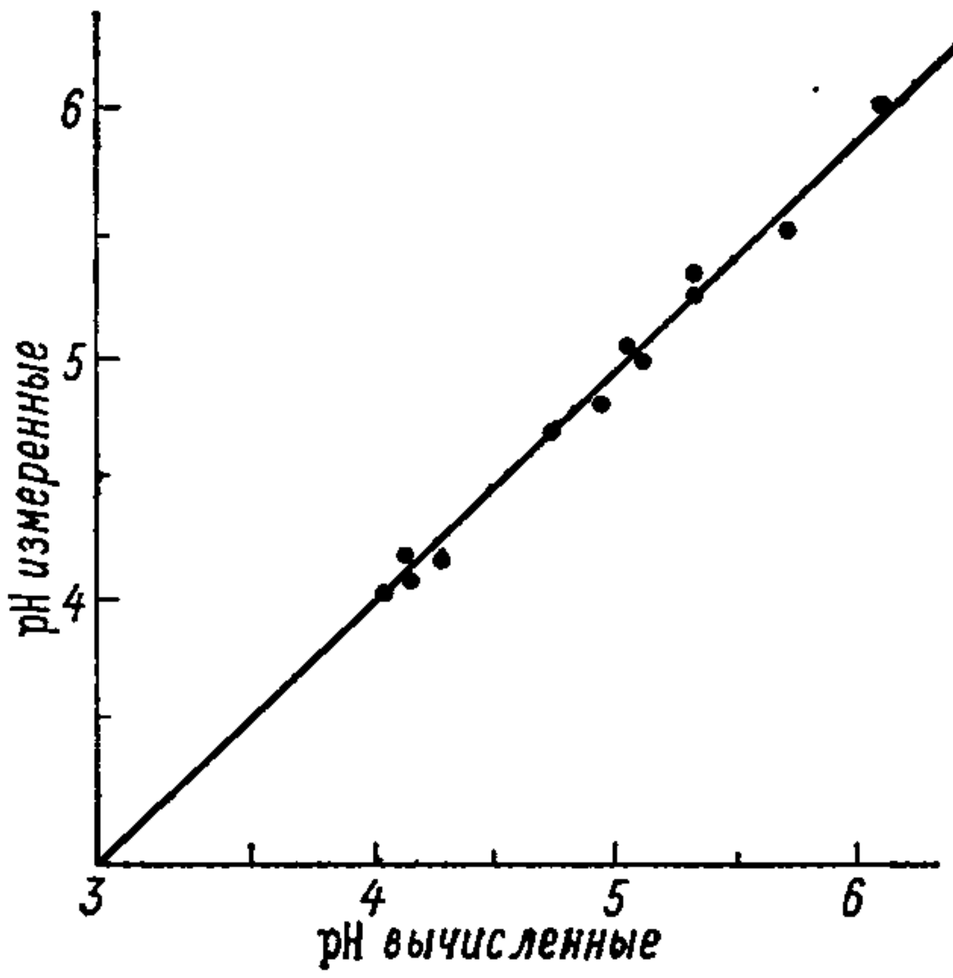


Рис. 1. Измеренные в смешанном образце значения pH и значения pH, вычисленные как логарифмы средней активности H^+ ионов по результатам определений в пяти индивидуальных образцах из верхних горизонтов палево-подзолистых почв ЦЛГБЗ.

цов, сколько кинетикой процесса растворения кусочков извести, которые остались в некоторых индивидуальных образцах после известкования. Поэтому измеренные значения pH оказались выше рассчитанных на основании усредненных данных для смешанных образцов.

На основании проведенной методической работы можно сделать вывод о том, что в исследованных палево-подзолистых почвах и буроземах ЦЛГБЗ возможна замена определения pH водной суспензии в нескольких индивидуальных образцах с последующим усреднением результатов определением этой величины в одном смешанном образце. Однако этот вывод можно рассматривать только как предварительный, его необходимо проверить на массовом материале и для других почв и горизонтов.

Пространственное варьирование содержания обменных катионов

По данным Л. О. Карпачевского [8] и Л. Б. Холоповой [18], обменная кислотность (т. е. содержание обменных Al и H) и содержание обменных оснований в суглинистых подзолистых почвах стационара «Малинки» характеризуются значительным пространственым варьированием — коэффициент вариации измеряется десятками процентов, а в некоторых образцах составляет 70—90 %

Таблица 5

Оценка содержания (M) и показателей пространственного варьирования (m, V) обменных катионов в подзолистой почве под ельником [18]

Горизонт	Ca		Mg		Al	
	$M \pm m$ мг-экв / 100 г	V %	$M \pm m$ мг-экв / 100 г	V %	$M \pm m$ мг-экв / 100 г	V %
A1	7,5 ± 1,1	29	1,5 ± 0,2	33	1,2 ± 0,4	58
A1A2	2,4 ± 1,1	90	0,6 ± 0,2	58	3,2 ± 0,5	32
A2	1,8 ± 0,3	37	1,0 ± 0,2	33	3,3 ± 0,5	32
A2B	6,7 ± 0,5	21	3,5 ± 0,3	17	4,3 ± 0,4	20
B1	6,7 ± 0,6	18	4,3 ± 0,3	16	3,8 ± 0,5	27
B2	7,2 ± 0,7	21	4,6 ± 0,5	21	2,8 ± 0,5	35
BC	8,5 ± 0,4	6	5,3 ± 0,3	11	1,5 ± 0,4	57

(табл. 5). Близкие значения коэффициентов вариации для верхних горизонтов суглинистых подзолистых почв ЦЛГБЗ приводит М. Н. Строганова с соавторами [17]. При этом органогенные и органо-минеральные горизонты характеризуются большим варьированием по сравнению с минеральными.

По данным наблюдений Е. А. Дмитриева и В. П. Самсоновой [7], в суглинистых подзолистых почвах стационара «Малинки» пространственное распределение обменных Ca^{2+}, Mg^{2+}, Al^{3+}, H^{+} имеет определенную периодичность, причем величина периода колеблется в пределах 0,5—2 м.

Исследования Дэвида с соавторами [21] показали, что в сподосолах США коэффициенты варьирования содержания обменных оснований и обменной кислотности характеризуются значениями 29—138 %, причем закономерных изменений степени варьирования отдельных катионов по генетическим горизонтам не наблюдается (см. табл. 2).

Обработка массовых данных методами информационно-логического анализа позволила Л. О. Карпачевскому [8] и Л. Б. Холоповой [18] установить, что основным фактором варьирования содержания обменных катионов в подзолистых почвах под лесной растительностью являются: пестрота древесной растительности и напочвенного покрова и расстояние от стволов деревьев. Две последние закономерности иллюстрируют данные табл. 6. Из таблицы видно, что почва под ельником-кисличником характеризуется значительно более высоким содержанием обменного кальция и пониженным количеством обменного алюминия по сравнению с почвой под ельником мшистым, особенно в верхних горизонтах. Коэффициенты вариации, отражающие пространственное варьирование обменных катионов и обменных оснований, сильно колеблются по генетическим горизонтам, в зависимости от почвенного покрова и расстояния от ствола дерева.

Таблица 6

Оценка содержания (M) и показателей пространственного варьирования (σ, V) обменных катионов в подзолистых почвах ельников стационара «Малинки». Составлено по данным [8]

Обменный катион	Ельник	Горизонт	Расстояние от ствола дерева, м								
			0—0,09			1,0—1,7			1,8—2,5		
			M	σ	V %	M	σ	V %	M	σ	V %
Ca^{2+}	Кисличник	A1	7,6	2,8	37	7,9	3,4	43	7,9	0,7	8
		A1A2	4,4	2,3	49	2,9	1,3	57	2,5	0,3	12
		A2	2,9	0,6	21	2,9	0,6	25	2,0	0,4	18
		B	6,7	1,5	23	6,9	1,1	16	7,0	2,7	38
	Мшистый	AOA1	16,4	4,5	27	16,1	4,4	28	12,4	6,1	36
		A2	0,9	0,4	40	0,8	0,4	45	0,9	0,1	7
		B	6,7	0,8	11	7,6	0,9	11	7,1	1,7	29
Mg^{2+}	Кисличник	A1	1,7	1,5	90	2,1	1,1	53	1,2	0,4	35
		A1A2	1,8	1,2	66	0,7	0,1	18	1,1	0,1	10
		A2	1,8	1,3	72	0,9	0,5	15	1,2	0,7	59
		B	3,3	1,1	34	4,0	0,8	19	3,1	1,3	40
	Мшистый	A1	1,6	0,1	9	1,3	0,3	21	1,2	0,5	43
		A1A2	0,6	0,1	12	0,8	0,1	15	0,8	0,5	56
		A2	0,9	0,6	63	1,4	0,8	59	2,2	0,6	29
		B	3,9	0,9	22	3,3	н/о	н/о	3,7	0,4	11
Al^{3+}	Кисличник	A1	1,1	0,5	46	1,7	0,9	51	1,6	0,4	22
		A1A2	2,3	0,5	22	3,1	0,3	8	2,0	1,4	72
		A2	2,8	0,6	20	3,0	0,4	12	3,2	0,1	2
		B	4,7	1,4	30	4,6	0,6	13	4,6	1,6	35
	Мшистый	A2	7,9	2,9	37	7,7	0,4	5	7,8	1,6	20
		B	9,9	2,4	25	9,7	1,6	17	8,6	0,6	7

Сезонные варьирования содержания обменных катионов

Содержание обменных оснований и обменная кислотность подзолистых почв подвержены сезонной изменчивости, причем, по мнению Л. Б. Холоповой [18], варьирование обменной кислотности по сезонам года превышает пространственную вариабельность, а для содержания обменного Ca^{2+} эти величины сопоставимы.

Приведенные в табл. 7 данные М. М. Абрамовой [1] о сезонной динамике обменных катионов в подзолистых почвах ЦЛГБЗ показывают, что во все сроки наблюдений количество обменного Ca^{2+} было выше во влажный 1940 г., чем в засушливый и жаркий 1939 г., причем в подстилке максимум содержания обменного наблюдается в августе — сентябре; в 1939 г. сезонные колебания содержания обменного Ca^{2+} были выражены не столь отчетливо, и максимальное количество этого катиона было зарегистрировано в июне. Обменная кислотность варьировала по сезонам года в значительно большей степени, чем содержание обменного Ca^{2+}, и максимум обменной кислотности как в органогенных, так и в минеральных горизонтах приходился на весну в засушливый 1939 г. и на летне-весенний сезон во влажный 1940 г. Из табл. 7 также видно, что сезонное варьирование содержания обменных катионов наиболее ярко проявляется в подстилах и значительно слабее — в минеральных горизонтах. Указанные закономерности Абрамова [1] объясняет главным образом особенностями процесса разложения лесных подстилок в разных погодных условиях. Во влажные годы разложение подстилки происходит более интенсивно и с образованием большого количества водорастворимых органических кислот, особенно в почвах под ельниками с преобладанием мхов в напочвенном покрове. При этом в летне-осенний период образуются наиболее сильные кислоты.

В сухое лето, когда продукты разложения подстилок остаются на месте, а кислоты в значительной степени нейтрализуются освобождающимися основаниями, обменная кислотность верхних горизонтов от весны к осени снижается. Во влажное лето не все водорастворимые органические кислоты нейтрализуются основаниями, и от весны к осени все большее количество кислых органических продуктов поступает в почвенный профиль, в результате чего обменная кислотность верхних горизонтов возрастает.

Планирование численности выборок при определении содержания обменных катионов в целях мониторинга

По данным статистической обработки массовых определений содержания обменных H^+, Al^{3+}, Ca^{2+} и Mg^{2+} в подзолистых почвах ЦЛГБЗ [17] было рассчитано необходимое число почвенных образцов, которое нужно отобрать и проанализировать на содержание обменных катионов, чтобы обеспечить погрешность, не превышающую 10 % при $P = 0{,}95$. Это число оказалось равным для

Таблица 7

Сезонное варьирование содержания обменных катионов (мг-экв/100 г почвы) в подзолистых почвах ЦЛГБЗ. Составлено по данным [1]

Почва	Показатель	Горизонт	1939 г.				1940 г.				
			23 VI	1 VIII	18 IX	18 X	21 V	23 VI	1 VIII	11 IX	17 X
Бело-подзолистая	Ca^{2+}	L	27,9	32,1	33,8	33,5	41,9	40,3	41,2	51,2	50,0
		F	1,3	2,4	2,1	1,9	2,3	1,8	2,5	2,3	2,5
		A2	0,3	0,8	0,8	0,6	0,3	0,5	0,4	0,4	0,5
	Кислотность	L	16,2	23,5	10,8	10,7	13,9	9,8	9,3	26,6	8,9
		F	14,8	14,3	10,1	9,6	10,9	8,3	12,6	12,8	12,7
		A2	5,8	4,6	4,0	2,9	4,1	3,8	5,1	5,3	5,6
Палево-подзолистая	Ca^{2+}	L	47,7	41,8	46,7	43,7	55,8	56,3	59,4	59,9	52,2
		F	2,3	2,5	2,7	2,3	2,7	2,2	2,6	2,8	3,1
		A2	0,7	1,3	1,0	1,0	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9
	Кислотность	L	11,4	9,9	3,9	4,2	11,3	7,1	8,0	18,8	7,7
		F	6,9	6,4	4,5	4,6	4,8	4,5	5,8	5,5	5,8
		A2	3,4	3,1	2,2	1,9	2,7	2,5	2,9	3,2	3,5

обменных Ca^{2+} и Mg^{2+} — 20—23 в органических и 15—20 в подзолистых горизонтах, для обменного H^+ — соответственно 30 и 16, для обменного Al^{3+} — 33 по всему профилю.

Вопрос о возможности замены множества определений с последующим усреднением результатов одним определением в смешанном образце при оценке количества обменных катионов недостаточно изучен и нуждается в специальном исследовании.

Выводы

1. В верхних горизонтах подзолистых почв под лесной растительностью пространственное варьирование значений pH и содержания обменных катионов характеризуется коэффициентами вариации 1—20 и 20—140 % соответственно.

2. Основными факторами пространственного варьирования указанных показателей являются: пестрота растительного покрова, в ряде случаев связанная с пространственной изменчивостью условий дренажа и проявляющаяся обычно в парцеллярной структуре растительных сообществ, а также ветровалы, особенно широко распространенные в еловых лесах.

3. Сезонные колебания значений pH в течение одного вегетационного периода могут достигать двух единиц, для содержания обменных оснований они соизмеримы с пространственной изменчивостью. Размах, направление и временны́е закономерности сезонного варьирования этих показателей зависят от погодных условий года, контролирующих процессы разложения и минерализации органического вещества.

4. Для определения величин pH с погрешностью не выше 10 % при вероятности $P = 0{,}95$ необходим отбор 4—8 образцов, причем в ряде случаев возможна замена многократного определения значений pH в индивидуальных образцах с последующим усреднением одним определением в смешанном образце. Для определения содержания обменных катионов с погрешностью не выше 10 % при $P = 0{,}95$ необходимое число повторностей составляет 15—40. Вопрос о возможности замены многократного определения обменных катионов с последующим усреднением одним определением в смешанном образце требует проведения специальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова М. М. Сезонная изменчивость некоторых химических свойств лесной подзолистой почвы.— Труды Почвенного ин-та им. Докучаева, 1947, т. 25, с. 228—273.

2. Барановская А. В. О сезонной изменчивости химических свойств почв лесной зоны.— Сборник работ Центрального Музея Почвоведения, 1960, вып. 3, с. 203—255.

3. Бондарь В. И., Строганова М. Н. Разнокачественность морфонов и микронеоднородность почвенного покрова.— В кн.: Генезис и экология почв Центрального лесного государственного заповедника. М., Наука, 1979, с. 87—108.

4. Дикерсон Р., Грей Г., Хейт Дж. Основные законы химии. Т. 1.— М.: Мир, 1982.— 652 с.
5. Дмитриев Е. А. Математическая статистика в почвоведении.— М., 1972.— 272 с.
6. Дмитриев Е. А., Карпачевский Л. О., Скворцова Е. Б. Роль вывалов в формировании почвенного покрова в лесах.— В кн.: Генезис и экология почв Центрального лесного государственного заповедника. М.: Наука, 1979, с. 111—120.
7. Дмитриев Е. А., Самсонова В. П. Пространственная изменчивость некоторых свойств в профиле дерново-подзолистых почв под лесом.— В кн.: Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов. М.: Наука, 1978, с. 61—65.
8. Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе.— М., 1977.— 312 с.
9. Кауричев И. С., Ноздрунова Е. М. О миграции и качественном составе воднорастворимого органического вещества в почвах лесолуговой зоны. Изв. ТСХА. Почвоведение. Агрохимия, 1962, т. 5, № 48, с. 91—106.
10. Ким Е. Л. Усреднение pH в смешанных образцах на примере пахотной дерново-подзолистой почвы.— Вестник МГУ. Сер. Почвоведение, 1985, № 1, с. 68—70.
11. Классификация и диагностика почв СССР.— М.: Наука, 1979.— 223 с.
12. Ковалева Е. Л. Динамика пространственной изменчивости лабильных свойств дерново-подзолистой почвы. Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— М., 1990.— 24 с.
13. Орлов Д. С. Химия почв.— М., 1985.— 376 с.
14. Орлов Д. С., Воробьева Л. А. Система показателей химического состояния почв.— Почвоведение, 1982, № 4, с. 5—22.
15. Соколова Т. А., Лазарев А. В., Питрюк В. А., Куйбышева И. П. Пространственное варьирование минералогического и химического состава илистых фракций подзолистых почв.— Почвоведение, 1990, № 7, с. 82—91.
16. Строганова М. Н., Бондарь В. И., Карпачевский Л. О. Морфологическое строение и структурная организация подзолистых почв южной тайги.— В кн.: Почвообразование в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1989, с. 22—59.
17. Строганова М. Н., Скрябина О. И., Шоба В. Н. Структура почвенного покрова Центрально-лесного государственного заповедника.— В кн.: Генезис и экология Центрального лесного государственного заповедника, М.: Наука, 1979, с. 54—86.
18. Холопова Л. Б. Динамика свойств почв в лесах Подмосковья.— М.: Наука, 1982.— 120 с.
19. Baker A. S., Kuo S., Chae J. M. Comparison of arithmetic average soil pH values with pH values of composite samples.— Soil Sci. Soc. Am. J., 1981, v. 45, N 4, p. 828—829.
20. Bruggenwert M. G. M., Bolt G. H., Hiemtra T. Acid-base systems in soil. Trans. 13th Congr. Int. Soc. Soil Sci. Hamburg, 1987, v. 5, p. 51—58.
21. David M. B. et al. Spodosol variability and assesment of response to acidic deposition.— Soil Sci. Soc. Am. J., 1990, v. 54, N 2, p. 541—548.
22. Field and laboratory manual. International co-operative programme on integrated monitoring. Prepared by the Programme Nat. Board of Centre EDC Waters and Environment. Finland, 1989.
23. Hartikainen H. Acid and base titration behaviour of Finnish mineral soils.— Zeit. Pflanzenern. Bodenkunde, 1986, Bd 149, s. 522—532.
24. Thomas G. W., Hargrove W. L. The chemistry of soil acidity and liming.— Agronomy monograph., USA, Madison, 1984, N 12, p. 3—50.
25. Ulrich B. Natural and anthropogenic components of soil acidification.— Z. Pflanzenern., Bodenkunde, 1986, v. 149, p. 702—707.
26. Violante P., Violante A. Characterization of H-bentonite and interpretation of the third buffer range appearing on pH titration curves.— Agrochimica, 1980, v. 24, N 1, p. 47—58.

ON THE VARIATION OF SOME INDICES OF ACID/BASIC PROPERTIES OF PODZOLIC SOILS RELATIVE TO THE PROBLEMS OF SOIL MONITORING

T. A. Sokolova, T. Ya. Dronova, N. L. Korobova

Moscow State University

Based on experimental material obtained by the authors and literature data analysis, it is established that the spatial variation of podzol pH and exchange cation content in the upper horizons is characterized by variation factors equal to 1—20 and 20—140 %, respectively. Major causes of the spatial variation of these indices include: the grass cover heterogeneity which is sometimes connected with drainage condition variability and windfalls. Seasonal pH fluctuations during a vegetation period may be as large as two units. For exchange cations, these fluctuations are comparable with the spatial variability.

ИССЛЕДОВАНИЕ МИГРАЦИИ РТУТИ И КАДМИЯ В СИСТЕМЕ АТМОСФЕРА—РАСТЕНИЕ—ПОЧВА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИЗОТОПНО-ТРАССЕРНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ В МНОГООТСЕКОВЫХ ЭКОСТАТАХ

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

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

Экспериментальные исследования процессов миграции ртути и кадмия, результаты которых представлены нами ранее в работах [4, 5] и в настоящей статье, выполнены с целью определения функциональной роли растительности в массообмене микроэлементов между атмосферой и почвой наземных экосистем в условиях фонового загрязнения биосферы.

В течение 1986—1990 гг. было проведено несколько серий изотопно-трассерных лабораторных экспериментов, в задачи которых входило исследование следующих процессов в системе атмосфера — растения — почва:

1) миграция усвояемых растениями ионообменных форм микроэлементов в корнеобитаемом слое почвы;

2) транслокация и обмен микроэлементов внутри растения между корнями и листьями;

3) выведение микроэлементов из почвы в атмосферу через тело растения в процессе транспирации;

4) внекорневое поглощение микроэлементов из атмосферы листьями растений.

1. Поведение ионообменных форм ртути и кадмия в корнеобитаемом слое почвы

Для выяснения вопросов, связанных с процессами миграции ртути и кадмия в корнеобитаемом слое почвы наряду с полевыми наблюдениями [4] были проведены модельные эксперименты, задачей которых являлось изучение поведения ионообменных форм указанных элементов в системе почва—растение.

В качестве объектов моделирования были использованы фрагменты луговой дерновины, изъятые в кобрезиево-черноосоковой экосистеме альпийского луга на экологической площадке «Русский пейзаж» фонового биополигона «Ледник Абрамова». До начала исследований каждую модельную дерновину оборудовали системой внутрипочвенного дренажного полива, состоящей из перфорированных алюминиевых трубок диаметром 0,5 см, воткнутых в почвенный слой дерновины параллельно ее поверхности и снабженных отводами из резиновых и стеклянных трубок для залива растворов. Затем дерновины, снабженные дренажной системой, были помещены в одноотсековые экостаты, представляющие собой кюветы из жесткой алюминиевой фольги, помещенные под колпак из полиэтиленовой пленки, что исключало возможность попадания на дерновину атмосферных осадков.

Эксперименты проводились летом 1986 и 1987 гг. в течение 10, 15, 25 и 33 дней по полной двухфакторной схеме с постановкой опытов в четырех вариантах.

Первый фактор — способ внесения в модельные дерновины растворов микроэлементов, меченых соответствующими изотопами. Во всех вариантах опыта в модельные дерновины вносилось 0,5 л раствора за один раз, в момент начала эксперимента. В первых двух вариантах опыта растворы вносились путем равномерного полива поверхности дерновины из лейки, а в двух других вариантах — раствор вносили непосредственно внутрь почвенного слоя модельных дерновин через дренажную систему, не загрязняя растительности на поверхности дерновины.

Второй фактор — способ полива дерновин чистой водой в течение всего срока эксперимента. Каждая пара модельных дерновин, в которые растворы микроэлементов вносили одинаковым способом, подвергалась воздействию различных способов полива: поверхностного из лейки и дренажного, с использованием той же системы, через которую вносились растворы микроэлементов.

По окончании экспозиции модельные дерновины были извлечены из кювет и препарированы. С дерновин была срезана вся надземная фитомасса и разобрана на био- и мортмассу, затем дерновина разрезана на горизонтальные слои толщиной 1 см, после чего каждый слой разделен на равные квадраты и активность каждого из выделенных компонентов измерена на радио-

метре. Из состава фитомассы были отобраны сухие (ветошь) и живые ранее помеченные листья осоки, затем от каждого живого листа была отделена нижняя приросшая часть, а оставшаяся часть листа была разделена на два равных по величине отрезка. Выделенные компоненты растительных тканей были высушены, взвешены, после чего из навесок выделенных тканей были приготовлены образцы, эквивалентные по геометрии, и активность образцов измерена на радиометре.

При анализе экспериментальных данных были получены следующие результаты.

1. При поступлении растворов, содержащих низкие концентрации ионов металлов, в корнеобитаемый слой почвы основное количество поступающего элемента сорбируется твердой фазой почвы и образует соединения, мало растворимые в воде и органических растворителях. Около 70 % этих соединений связано с фракцией корней и соответственно 30 % приходится на гумусо-минеральную часть почвы. Основное количество металлов, связанное с фракцией корней, сорбируется мелкими корнями (до 80 %).

2. Металлы, поступающие в составе раствора в почву наиболее активно накапливаются в тех слоях, где происходит контакт поступающего раствора с материалом почвы.

3. При поверхностном поливе и поступлении в почву растворов, содержащих ионы микроэлементов, максимум накопления образуется вблизи поверхности на той глубине почвенного профиля, где скорость гравитационного просачивания раствора в почву становится соизмеримой со скоростью связывания ионов почвенными частицами. Очевидно, на рыхлых или более сухих почвах максимум накопления поверхностно вносимых, например с атмосферными осадками или талыми водами, ионов металлов будет формироваться на большей глубине, по сравнению с плотными или более влажными почвами.

4. В почве постоянно существует некоторое количество подвижных форм металлов, находящихся в динамическом равновесии с соединениями, сорбированными на почвенных частицах. Равновесная концентрация ионных форм изучаемых металлов в почве чрезвычайно мала, а наблюдаемые более высокие уровни могут поддерживаться только за счет постоянных или краткопериодических поступлений ионов в почву из внешних источников.

5. Подвижные формы элементов, находящиеся в почвенном растворе, способны подниматься из почвы на поверхность надземных частей травянистых растений путем диффузии по пленкам воды, формирующимся на листьях и стебле во время дождей, росы или туманов и образующих при контакте с почвенным раствором сплошную жидкую среду. Если растения изолировать от выпадающих атмосферных осадков, а полив водой производить через систему почвенно-дренажных трубок, то миграции металлов из почвы на поверхность надземных частей растений не происходит. С чисто физической точки зрения существование этого процесса можно было предполагать априори. Однако в эксперименте

были получены результаты, показывающие не только существование эффекта пленочной миграции металлов, но и довольно высокую интенсивность этого процесса. Достаточно было три раза в течение десяти дней полить чистой водой из лейки дерновины с дренажно внесенными внутрь почвы ртутью и кадмием для того, чтобы на поверхности листьев растений, произрастающих на дерновинах, образовались равновесные концентрации соответствующих изотопов сорбированных металлов.

6. Судя по результатам эксперимента, весьма вероятно, что из почвы на поверхность растений по пленкам воды в основном мигрируют хелатированные формы металлоорганических комплексов. По крайней мере, результаты эксперимента указывают на то, что металлы, поднимающиеся из почвы, плохо сорбируются на поверхности мертвых листьев (ветоши) и хорошо сорбируются на поверхности живых листьев, в отличие от ионных форм, которые одинаково хорошо поглощаются поверхностью как живых, так и отмерших тканей растений.

7. Из результатов эксперимента также следует, что удельная сорбционная емкость поверхности надземных частей растений по отношению к изучаемым металлам ограничена.

8. В эксперименте показано, что металлы, наряду с миграцией из почвы на поверхность растений, также ассимилируются из почвы корневыми системами и поступают внутрь тканей надземных частей растений. При этом установлено, что ассимилированные корнями металлы (ртуть, кадмий) в регистрируемых количествах за время эксперимента поступали только во вновь прирос-шие участки листовых пластинок, а не распространялись по всему имеющемуся объему живых тканей, подобно тому, как это происходит с таким биогенным элементом, как, например, сера.

9. Судя по тому, что удельная активность образцов растительных тканей, подвергавшихся в эксперименте поверхностному контакту с растворами, содержащими металлы, прямо пропорциональна удельной поверхности растительных фрагментов, составляющих образец (верхушки листьев и мелкие корни демонстрируют бóльшую удельную активность, чем крупные фрагменты), и принимая во внимание, что удельная сорбционная емкость площади растительных органов ограничена, можно сделать вывод, что бóльшая часть содержащихся в растениях металлов находится не внутри тканей, а сорбирована на их внешних поверхностях. Для живых листьев черной осоки из данных эксперимента следует, что доля поверхностно-сорбированной ртути, как минимум, составляет 55 % от ее общего содержания в листьях.

2. Процессы внекорневого массообмена ртути и кадмия между растением и атмосферой

Одной из нерешенных научных проблем, имеющих принципиальное значение для оценки потоков массообмена тяжелых металлов между атмосферой и растительным покровом суши, является

вопрос о существовании у растений способности выводить в атмосферу путем транспирации поглощаемые из почвы металлы.

Анализ опубликованных в научной литературе схем постановки экспериментов, в которых, по мнению авторов, получены прямые доказательства существования процесса фитогенной транспирации металлов [1, 3, 6], позволяет нам утверждать, что в этих экспериментах не были учтены процессы десорбции в атмосферу металлов из загрязняющего поверхность растений слоя аэрозольных частиц, ранее осевших на них из атмосферы.

Другой, не менее важной и недостаточно изученной проблемой является оценка роли внекорневого поглощения металлов растениями в процессах их выведения из атмосферы.

Для проведения серии экспериментов по проблеме фитогенной транспирации металлов, позволяющих учесть влияние десорбции металлов из вторичного аэрозольного слоя на поверхности растений и поглощения металлов поверхностью растений, нами были выбраны ртуть и кадмий.

Изучение миграции ртути и кадмия внутри подопытных растений и между растением, атмосферой и почвой осуществлялось, так же как и в опытных сериях, описанных выше, с использованием радиоактивных меток ртуть-203 и кадмий-109. Все лабораторные изотопно-трассерные эксперименты с подопытными растениями проводились в специально сконструированных одно- и многоотсековых экостатах (рис. 1).

Многоотсековый экостат представляет собой конструкцию, выполненную из полиэтиленовой пленки в виде нескольких, герметически изолированных и снабженных автономной системой прокачки и фильтрации воздуха, вегетационных камер, заключающих в себе разные морфологические части одного подопытного растения.

В многоотсековом экостате тело растения выполняет роль единственного проводника, по которому может осуществляться перенос вещества между отсеками. Поэтому использование многоотсековых экостатов в изотопно-трассерных экспериментах по изучению массообмена веществ в системе атмосфера—растение—почва позволяет точно отделять процессы биологического переноса веществ между компонентами исследуемой системы от чисто физического.

В экспериментах по изучению процессов массообмена ртути между растением и атмосферой были использованы свежесрезанные ветки тополя (*Populus suaveolens*), сосны (*Pinus sylvestris*) и молодые сосновые деревья. Изучение процессов адсорбции и десорбции паров ртути внешней поверхностью хвои проводилось на ветках пихты (*Abies sibirica*).

Процессы массообмена кадмия изучались с использованием молодых сосновых деревьев.

В экспериментах использовались следующие формы препаратов ртути и кадмия: раствор нитрата ртути-203 — ионная ртуть, раствор хлорида ртути-203 — комплексное соединение, металлическая

ртуть-испаряющаяся из слабокислых растворов нитрата, раствор нитрата кадмия-109.

Для улавливания паров ртути из воздуха, непрерывно или периодически прокачиваемого с помощью компрессора через отсеки экостата, применялись фильтры, состоящие из двух слоев тонковолокнистой ткани, первый слой фильтроткани был импрег-

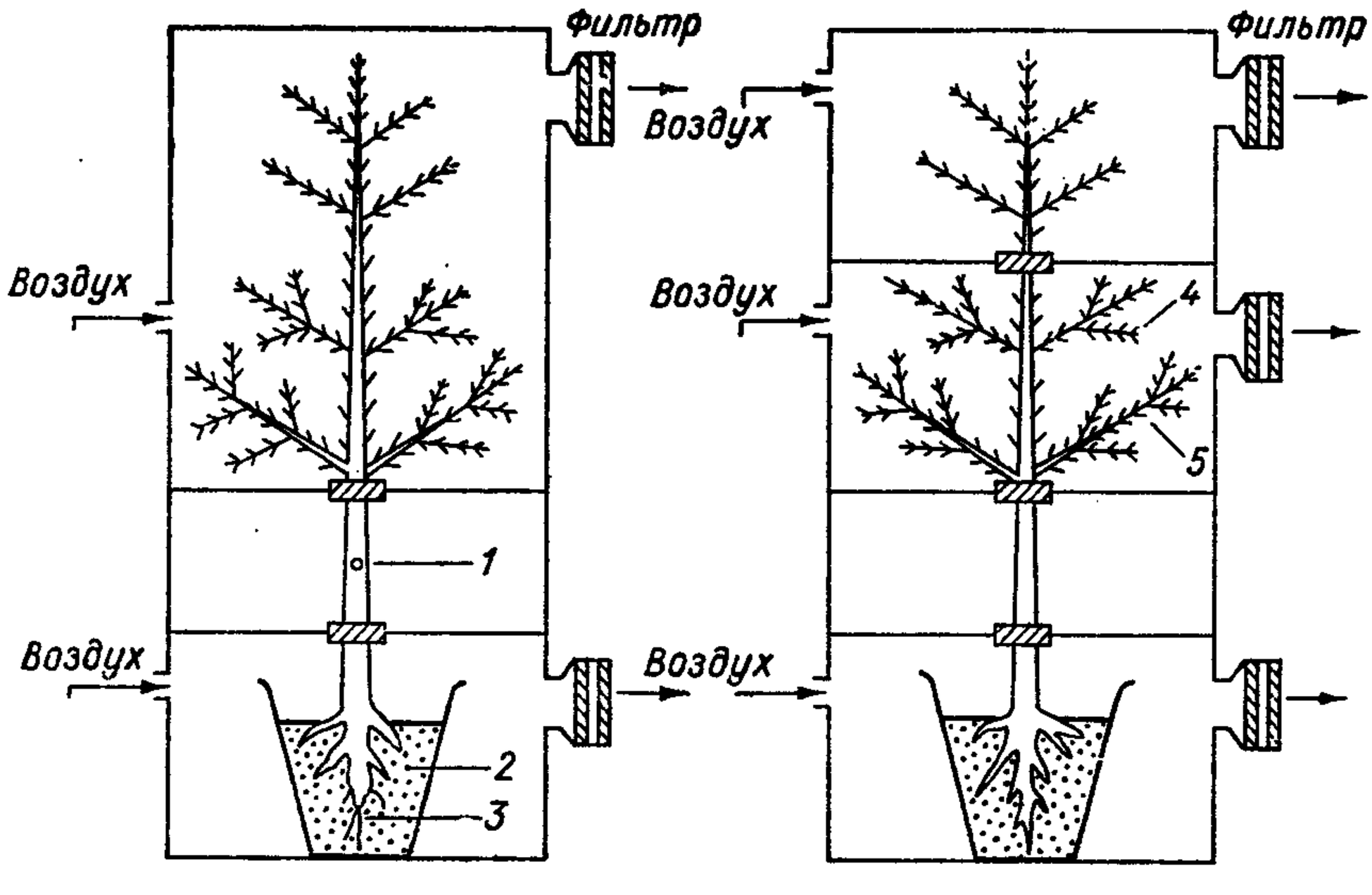


Рис. 1. Схема многоотсековых экостатов для изотопно-трассерных экспериментов с растениями.

Места ввода растворов ртути-203 и кадмия-109 в подопытные деревья: *1* — инъекция в ксилему ствола, *2* — внесение в почву, *3* — ввод через срез стержневого корня, *4* — фумигация кроны парами ртути, *5* — обработка кроны тонкодисперсным аэрогидрозолем меченого раствора.

нирован активированным углем, второй — пропитан раствором иодистого калия. Для фиксации возможных летучих соединений кадмия были использованы фильтры, пропитанные раствором сульфида натрия.

Измерение радиоактивности проб, принадлежащих серии геометрически одинаковых образцов, отбираемых для сравнительного анализа относительного содержания в них радиоактивной метки, выполнялось на радиометре фирмы «Роботрон».

2.1. Результаты экспериментальных исследований по проблеме фитогенной транспирации ртути. Первая серия экспериментов проводилась на свежесрезанных ветках тополя, экспонируемых в одно-и двухотсековых экостатах, и подробно описана в работе [5]. В результате этой серии опытов не было установлено факта фитогенной транспирации ртути.

Во второй серии экспериментов была предпринята попытка обнаружить транспирацию ртути изолированными ветками хвой-

ных пород деревьев и получить данные по десорбции паров ртути, адсорбируемых из воздуха наружной поверхностью хвои.

Сосновые и пихтовые ветки, использованные в эксперименте, были срезаны с деревьев ранней весной до начала схода снежного покрова. Как и в предыдущей серии, эксперименты проводились по той же методике в лабораторном помещении при комнатной температуре и искусственном освещении. Диапазон концентраций меченой ртути в питательных растворах был уменьшен по сравнению с опытами первой серии примерно на порядок (использовались концентрации ртути 100, 10 и 1 мкг/л), что более соответствует концентрациям ртути, наблюдаемыми в природных водах различного происхождения. Однако радиоактивность внесенной ртути была при этом выше в 100 раз, что формально примерно в 10 раз увеличило потенциальный предел обнаружения процесса транспирации ртути в нашем эксперименте. Тем не менее, за 18 сут эксперимента, продолжавшегося до появления пыльцы из распустившихся цветочных почек на сосновых ветках, процесс транспирации ртути сосновой хвоей не был обнаружен.

2.2. Результаты экспериментов по изучению процессов внекорневого поглощения растениями ртути и кадмия из атмосферы. К настоящему времени установлено [2], что растения могут поглощать через листья как воду, так и растворенные в ней органические и неорганические вещества. В экспериментальных условиях способом внекорневой подкормки можно полностью обеспечить растения питательными веществами. Внутри растения поглощаемые через листья вещества транспортируются с током ассимилятов [2]. Таким образом, флоемная транслокация внутри подопытного растения вводимого в крону элемента служит основным критерием идентификации феномена его физиологического поглощения через поверхность листьев.

В экспериментах с ветками сосны в многоотсековых экостатах нам не удалось обнаружить транслокацию меченой ртути из нижней части ветки в верхнюю к вновь отрастающим побегам после 18-суточной фумигации хвои нижней половины ветки парами меченой ртути. Следовательно, ртуть в паро-газовой форме физиологически не усваивается через листья растений из атмосферы.

Отсутствие физиологического поглощения листьями паров ртути, очевидно, связано с чрезвычайно низкой растворимостью металлической ртути в воде, поскольку известно, что эффективность физиологического поглощения клетками мезофилла различных газов связана положительной зависимостью с их водорастворимостью.

Наряду с исследованием процессов поглощения паро-газовой формы ртути, была проведена серия экспериментов по изучению поглощения меченой ртути и кадмия, вносимых в нижнюю половину кроны сосновых деревьев в виде субмикронного аэрозоля, содержащего растворимые соли этих металлов. Внесение аэрогидрозоля в отсек экостата с нижней половиной кроны подопытного дерева проводили посредством распыления раствора сжатым

воздухом через диспергаторную систему собственной конструкции. В качестве растворителя использовали либо водный раствор коммерческих образцов универсального комплекса аэральных микроэлементов удобрений (УКАМУ), либо дождевую воду.

По окончании опытов продолжительностью 6—12 сут были проведены измерения радиоактивности разновозрастной хвои, коры, древесины, корней и почвы. Радиоактивность фильтров воздуха, прокачиваемого через отсеки экостата, измерялась через каждые 24 ч. Результаты измерений представлены в табл. 1—3.

Таблица 1

Распределение ртути-203 по многоотсековому экостату в изотопно-трассерном эксперименте с 6-летней, сформировавшей побеги текущего года сосной (*Pinus sylvestris*) через 12 сут после аэрогидрозольной обработки нижней половины ее кроны универсальным комплексом микроэлементных удобрений с добавкой меченого хлорида ртути

№ отсека экостата	Распределение частей дерева по отсекам экостата	Радиоактивность выделенных компонентов, имп/мин			
		Древесина	Кора с лубом	Хвоя	Ртуть-сорбирующая ткань выходных фильтров воздуха
1	Верхняя половина кроны	0	3	3	0
2	Нижняя половина кроны	48 *	1035 **	18 891 **	420
3	Ствол от комля до кроны	0	45	—	—
4	Корневая система с почвой	0	32	—	461

* Внутритканевое содержание плюс внешнее загрязнение в процессе препарирования.

** Внутритканевое содержание плюс поверхностное загрязнение в процессе обработки аэрогидрозолем.

Присутствие кадмия-109 и ртути-203 в лубе живой коры ствола, комля и корней, а также в хвое верхушечных побегов, защищенных изолирующими отсеками экостата от внешнего загрязнения радиоактивной меткой при распылении вносимых растворов в нижнюю часть кроны подопытных деревьев, однозначно свидетельствуют о транслокации этих элементов внутри растения и, следовательно, о принципиальной реализуемости процесса внекорневой подпитки растений макро- и микроэлементами, растворенными в субмикронных аэрогидрозольных частицах, оседающих из атмосферы на поверхность листьев. Усвоенные при аэрогидрозольном внесении элементы транспортируются внутри растений с током ассимилятов, о чем свидетельствует преимущественная локализация кадмия-109 и ртути-203 не в древесине, а в лубе живой коры подопытных деревьев.

Благодаря использованию ртути в наших экспериментах удалось получить важные результаты, убедительно свидетельствую-

Таблица 2

Распределение ртути-203 по многоотсековому экостату в изотопно-трассерном эксперименте с 6-летней, сформировавшей побеги текущего года сосной (*P. sylvestris*) через 12 сут после аэрогидрозольной обработки нижней половины ее кроны раствором меченого хлорида ртути в дождевой воде

№ отсека экостата	Распределение частей дерева по отсекам экостата	Радиоактивность выделенных компонентов, имп/мин			
		Древесина	Кора с лубом	Хвоя	Ртуть-сорбирующая ткань выходных фильтров
1	Верхняя половина кроны	0	1	1	0
2	Нижняя половина кроны	12 *	560 **	1955 **	1188
3	Ствол от комля до кроны	0	5	—	—
4	Корневая система с почвой	0	6	—	39

* Внутритканевое содержание плюс внешнее загрязнение в процессе препарирования.

** Внутритканевое содержание плюс поверхностное загрязнение в процессе обработки аэрогидрозолем.

Таблица 3

Распределение кадмия-109 по многоотсековому экостату в изотопно-трассерном эксперименте с 6-летней, сформировавшей побеги текущего года сосной (*Pinus sylvestris*) через 12 сут после аэрогидрозольной обработки нижней половины ее кроны универсальным комплексом микроэлементных удобрений с добавкой меченого нитрата кадмия

№ отсека экостата	Распределение частей дерева по отсекам экостата	Радиоактивность выделенных компонентов, имп/мин			
		Древесина	Кора с лубом	Хвоя	Кадмий-сорбирующая ткань выходных фильтров воздуха
1	Верхняя половина кроны	3	12	9	0
2	Нижняя половина кроны	9 *	49 **	1542 **	30
3	Ствол от комля до кроны	3	25	—	—
4	Корневая система с почвой	6	21	—	0

* Внутритканевое содержание плюс внешнее загрязнение в процессе препарирования.

** Внутритканевое содержание плюс поверхностное загрязнение в процессе обработки аэрогидрозолем.

щие о существовании весьма эффективного канала сброса микроэлементов из растения в почву через корневую систему. Различные минеральные и металлоорганические формы окисленной ртути в почве сравнительно легко восстанавливаются до элементной

ртути или трансформируются в летучие органические соединения, например диметилртуть, пары которых улавливаются на воздушных фильтрах при прокачивании воздуха через корнеизолирующие отсеки экостатов. Данные по динамике накопления ртути на воз-

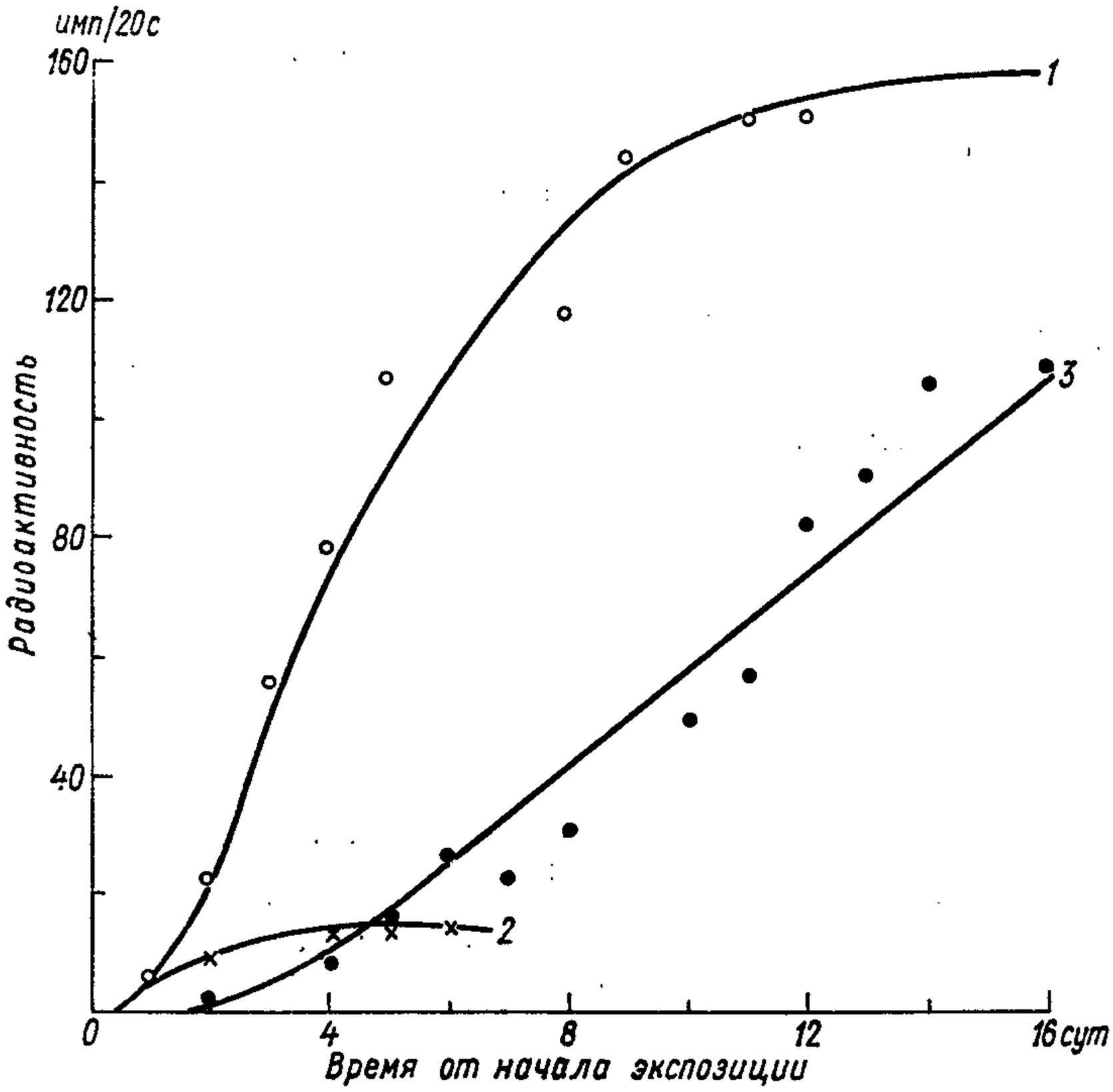


Рис. 2. Динамика накопления ртути на воздушных фильтрах почвоизолирующих камер экостатов после аэрозольного введения хлорида ртути-203 в крону и раствора нитрата ртути-203 через срез стержневого корня.

1 — аэрозольное введение в крону раствора хлорида ртути-203 в составе универсального микроэлементного удобрения; *2* — аэрозольное введение в крону водного раствора хлорида ртути-203; *3* — введение водного раствора нитрита ртути-203 через срез стержневого корня.

душных фильтрах корнеизолирующих отсеков (рис. 2) свидетельствуют об интенсивной миграции ртути из корней в почву при поступлении ртути из надземных органов в корни с током ассимилятов. Выделение ртути через корневую систему обусловливает отличие формы кривой накопления ртути на воздушных фильтрах, поступающей из почвы: $I(t) = A(1 - e^{-bt})^3$ от физического испарения ртути с поверхности хвои или растворов в открытых банках: $I(t) = A(1 - e^{-bt})$. Кубическая степень выражения в скобках в первом уравнении связана с вкладом процесса миграции ртути по объему корневой системы (см. рис. 2).

Сопоставление результатов аэрогидрозольного внесения в кроны модельных деревьев одинаковых количеств хлорида ртути-203

с разными растворителями (раствор УКАМУ и дождевая вода; табл. 1 и 2, рис. 2) показывает, что эффективность внекорневого поглощения вносимых элементов сильно возрастает с увеличением степени минерализации образующихся при распылении растворов частиц аэрогидрозоля.

Данные о накоплении ртути на воздушных фильтрах входных отсеков экостата (см. табл. 1, 2) говорят о том, что при аэрозольном внесении в нижнюю половину кроны ртути, растворенной в дождевой воде, внутри входного отсека образуется в несколько раз более высокое давление паров ртути, чем в случае аэрозольного внесения ртути с раствором УКАМУ. Однако содержание ртути в обработанной хвое при аэрозольном внесении с УКАМУ на порядок выше, чем с водой. Это свидетельствует о том, что действительное количество ртути, физиологически поглощаемой хвоей при аэрозольном внесении с УКАМУ, не в несколько раз, а, по-видимому, на 2—3 порядка величины превышает количество физиологически поглощаемой ртути при аэрозольном внесении с раствором в воде.

Осевшая в составе аэрогидрозолей ртуть не смывается с поверхности хвои водой, но частично (на 10—50 %) смывается хлороформом, который растворяет восковой покров хвоинок. Это позволяет предположить, что основной формой ртути, адсорбированной на поверхности обработанной аэрогидрозолем хвои, является элементная ртуть в паро-газовой фазе, вторично осевшая на поверхность хвои после испарения из конденсата аэрогидрозольных частиц, осевших на стенки камеры и другие биологически инертные поверхности внутри входного отсека экостата.

Поглощение хвоей кадмия при его аэрогидрозольном внесении в составе УКАМУ довольно существенно отличается от поглощения ртути. Значительная и примерно одинаковая доля обнаруженного в хвое кадмия смывается с поверхности обработанной хвои как водой, так и хлороформом. Эти результаты ставят под сомнение предположение о возможности выщелачивания метаболически поглощенного кадмия водой через поверхность хвои: водой смывается только то, что удаляется вместе с наружным восковым покровом, и не более, а даже несколько менее того.

Обобщая литературные данные и результаты наших исследований, в первую очередь следует отметить чрезвычайно высокую эффективность внекорневого физиологического поглощения веществ из субмикронных аэрогидрозолей, применяемых для обработки листьев растворов, по сравнению с крупнокапельным дождеванием листьев этими же растворами. Это указывает на то, что поглощение веществ из аэрогидрозольных частиц осуществляется не на наружной поверхности листа, а в подустьичных полостях и в воздушных каналах межклетников мезофилла внутри листовой пластинки.

2.3. Результаты экспериментов по десорбции паров ртути с поверхности хвои. При анализе экспериментальных данных по взаимодействию паров ртути с листьями тополя было высказано пред-

положение о том, что бóльшая часть паров ртути адсорбируется в подустьичных полостях листовой пластинки [5]. Следовательно, адсорбционная емкость листовой пластинки и интенсивность десорбции паров ртути должна зависеть от интенсивности устьичной транспирации. Для проверки этого предположения был поставлен следующий эксперимент.

Три одинаковых по размеру, но разных по физилогическому состоянию ветки пихты (*Abies sibirica*) были помещены в один одноотсековый экостат и в течение 3 сут подвергались фумигации парами меченой ртути. Одна ветка поддерживалась в нормальном физиологическом состоянии за счет снабжения ее водой через место среза. Вторая ветка не снабжалась водой, и ее хвоя находилась в состоянии завядания. Третья ветка до начала фумигации предварительно была полностью высушена при комнатной температуре. После фумигации каждая из веток без изменения физиологического состояния была перенесена в отдельный, чистый от паров ртути экостат. Результаты эксперимента представлены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние физиологического состояния изолированных веток пихты (*Abies sibirica*) на адсорбцию и десорбцию паров ртути поверхностью хвои

Поддерживаемое физиологическое состояние веток в процессе эксперимента	После 3 сут фумигации веток парами меченой ртути			После 5 сут экспонирования каждой ветки в чистом экостате		
	Радиоактивность фильтроткани, сорбирующей ртуть из прокачиваемого воздуха, имп/(г·мин)	Удельная активность цельной хвои, имп/(г·мин)	Доля ртути смываемой хлороформом, %	Удельная радиоактивность цельной хвои, имп/(г·мин)	Доля десорбированной ртути, %	Радиоактивность фильтроткани сорбирующей ртуть из прокачиваемого воздуха, имп/мин
Нормальная	1495	27,3	30	4,7	83	19,2
Увядающая	1485	28,9	28	8,4	71	11,5
Засохшая	1495	6,1	100	2,6	57	4,4

Анализ данных, представленных в табл. 4, показывает, что сухая хвоя с полностью закрытыми устьицами адсорбирует из воздуха примерно в пять раз меньше паров ртути, чем живая хвоя с открытыми устьицами. Сразу после окончания периода фумигации вся ртуть с поверхности сухой хвои смывается хлороформом в результате растворения эпикутикулярных восковых покровов. С поверхности живой хвои хлороформом смывается такое же количество ртути, как и с сухой, но оно составляет примерно 30 % от общего количества ртути, сорбированной поверхностью живой хвои. Следовательно, к концу периода фумигации 70 % ртути

в живой хвое было адсорбировано на стенках подустьичных полостей и воздушных каналов внутри листовой пластинки.

Через 5 сут после перенесения веток в чистые экостаты потери ртути в результате десорбции с поверхности сухой хвои составили 57 %. С поверхности живой, интенсивно транспирирующей хвои ветки, снабжавшейся водой, десорбция паров ртути составила 83 %. Примерно на 10 % меньше ртути десорбировалось с поверхности увядающей хвои. Эти же соотношения в скоростях десорбции ртути с поверхности разной по физиологическому состоянию хвои отразились в накоплении ртути на воздушных фильтрах экостатов.

Таким образом, результаты экспериментов показали, что листья растений способны к эффективной адсорбции паров ртути, содержащейся в окружающем воздухе. Адсорбция паров ртути происходит на всей газодоступной поверхности листовой пластинки, включая, помимо поверхности эпикутикулярного воскового покрова, также гораздо более развитую по площади поверхность стенок подустьичных полостей и воздушных каналов в межклетниках мезофилла.

Несмотря на проникновение паров ртути внутрь листовой пластинки при фумигации листьев парами меченой ртути, не наблюдается ее перемещения с током ассимилятов из обработанных побегов в другие части тела подопытного растения. Следовательно, атмосферная ртуть в паро-газовой форме физиологически не поглощается растением через листья, так же как и не происходит путем испарения из листьев в атмосферу физиологического выделения ртути, поступающей в растение из почвы. Однако благодаря тому, что преобладающая часть паров ртути адсорбируется на внутренней поверхности листовой пластинки, скорость адсорбционно-десорбционного обмена паров ртути между окружающим воздухом и поверхностью листьев зависит от степени открытия устьиц и, следовательно, возрастает с увеличением интенсивности транспирации воды с поверхности листьев. Закрытие устьичных щелей приводит к механическому удержанию паров ртути внутри объема листовой пластинки. Поэтому большую часть паров ртути, поступивших из воздуха на поверхность листовой пластинки невозможно смыть никакими растворителями. Водой пары ртути с поверхности листьев практически не смываются, однако вся ртуть, адсорбированная на поверхности эпикутикулярного воскового слоя, смывается хлороформом вместе с растворенными восками.

В каждый момент времени количество адсорбированных паров ртути на единице площади листовой поверхности находится в динамическом адсорбционно-десорбционном равновесии с концентрацией паров ртути в окружающем воздухе. Поскольку ртуть, адсорбированная в паро-газовой форме на поверхности листьев, составляет весьма значительную или даже, что более вероятно, преобладающую долю от валового содержания общей ртути в листовых пластинках, то наблюдаемые значения валовой концентрации

ртути в листьях растений должны быть достаточно тесно скоррелированы с концентрацией паров ртути в окружающем эти растения воздухе.

2.4. Результаты экспериментальных исследований миграции ртути-203 и кадмия-109 внутри растения от корней к листьям. Для корневого поглощения растениям в почве доступны только ионные формы минеральных веществ. Внутри растения перемещение поглощаемых из почвы минеральных веществ от корней к листьям осуществляется по сосудам ксилемы [2].

Плотность тока минеральных веществ, поступающих из почвы в листья растений зависит не только от концентрации поглощаемых ионов в корнеобитаемом слое почвы, но и от скорости ксилемной миграции поглощенных корнями веществ от корней к листьям. Для большинства микроэлементов пропускная способность ксилемного канала их миграции от корней к листьям может служить более сильным фактором ограничения притока микроэлементов из почвы в листья, чем концентрация ионообменных форм этих микроэлементов в почве.

Экспериментальные исследования процессов ксилемной миграции кадмия и ртути внутри растения выполнены в многокамерных экостатах на цельных деревьях подроста сосны.

Радиоактивные растворы вводились в деревья двумя различными способами: погружением в раствор среза стержневого корня и инъекцией раствора в ксилему ствола.

Распределение кадмия-109 и ртути-203 в стволах подопытных деревьев через 15—17 сут после ввода растворов представлено на рис. 3 и 4. Как можно видеть, распределение радиоактивных меток ртути и кадмия в стволах по расстояниям от места ввода достаточно хорошо аппроксимируется геометрическим законом — экспериментальные точки лежат вдоль прямых линий на графиках, построенных в полулогарифмическом масштабе. Такой характер распределения и тот факт, что при инъекции раствора в ствол кадмий и ртуть распространяются по древесине ствола как вверх, так и вниз от места ввода, т. е. не только по ходу, но и против движения транспирационного тока воды в дереве, указывает на диффузионную природу механизма миграции этих веществ по ксилеме. Второй важной особенностью миграции ртути и кадмия, отображенной на рис. 3 и 4, является более пологий характер распределения метки по ходу транспирационного тока, чем против. Это свидетельствует о наличии вклада в процесс миграции данных микроэлементов не только диффузии, но и конвективной составляющей. В целом миграцию микроэлементов внутри растения по сосудам ксилемы от корней к листьям можно определить как конвективную диффузию. Кроме того, из данных, представленных на рис. 3 и 4, непосредственно следует, что скорость перемещения кадмия и ртути от корней к листьям зависит от физико-химической формы нахождения микроэлементов в ксилемном соке. Те формы, которые обладают способностью менее прочно адсорбироваться на стенках сосудов, например комплексные соединения

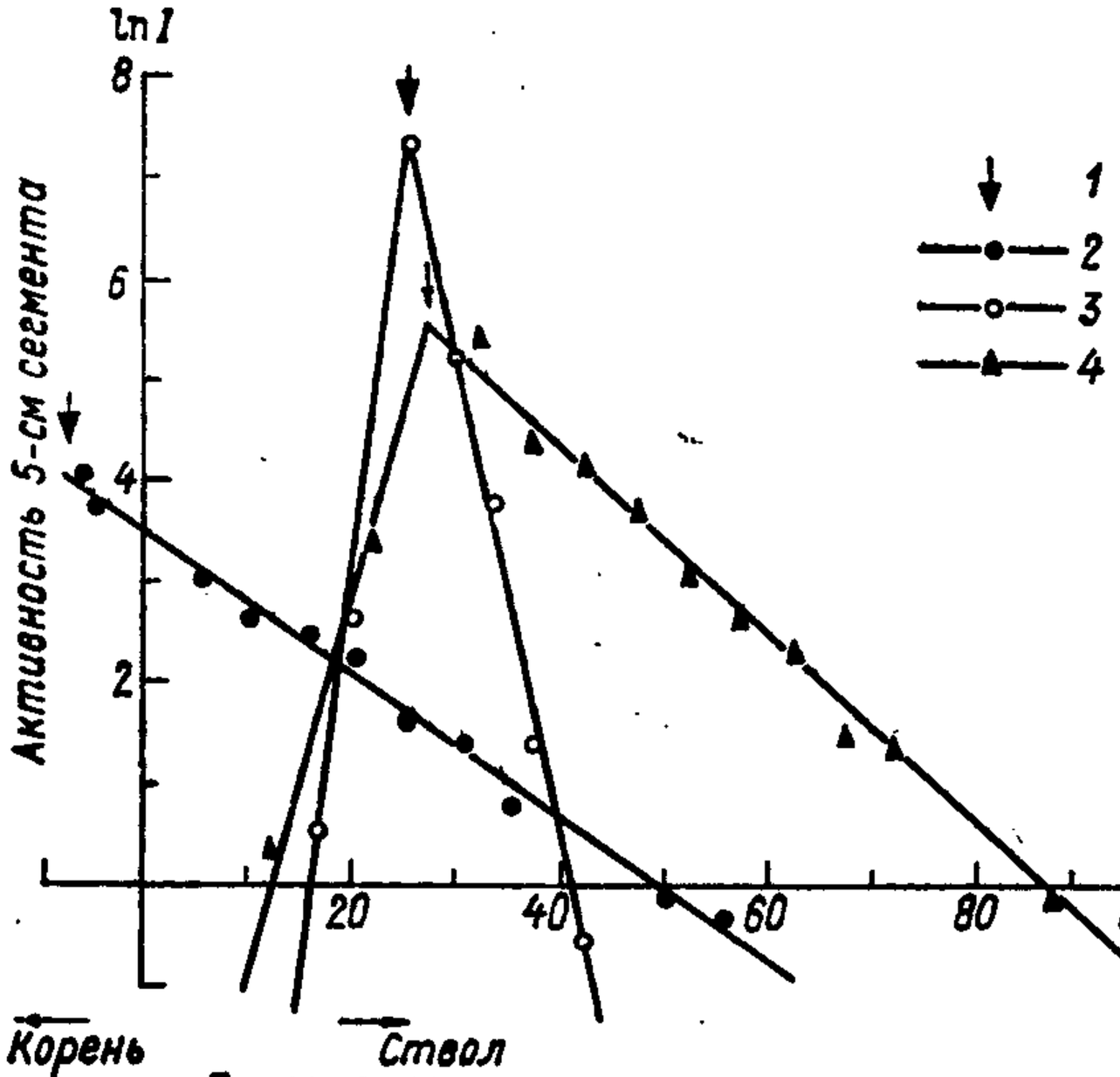


Рис. 3. Распределение нитрата и хлорида ртути-203 в ксилеме стволов шестилетних сосен через 17 сут после ввода радиоактивной метки.

1 — место ввода радиоактивной метки; *2*, *3* — нитрат ртути-203 введен через срез стержневого корня (*2*) и инъекцией в ствол (*3*); *4* — хлорид ртути-203 введен инъекцией в ствол.

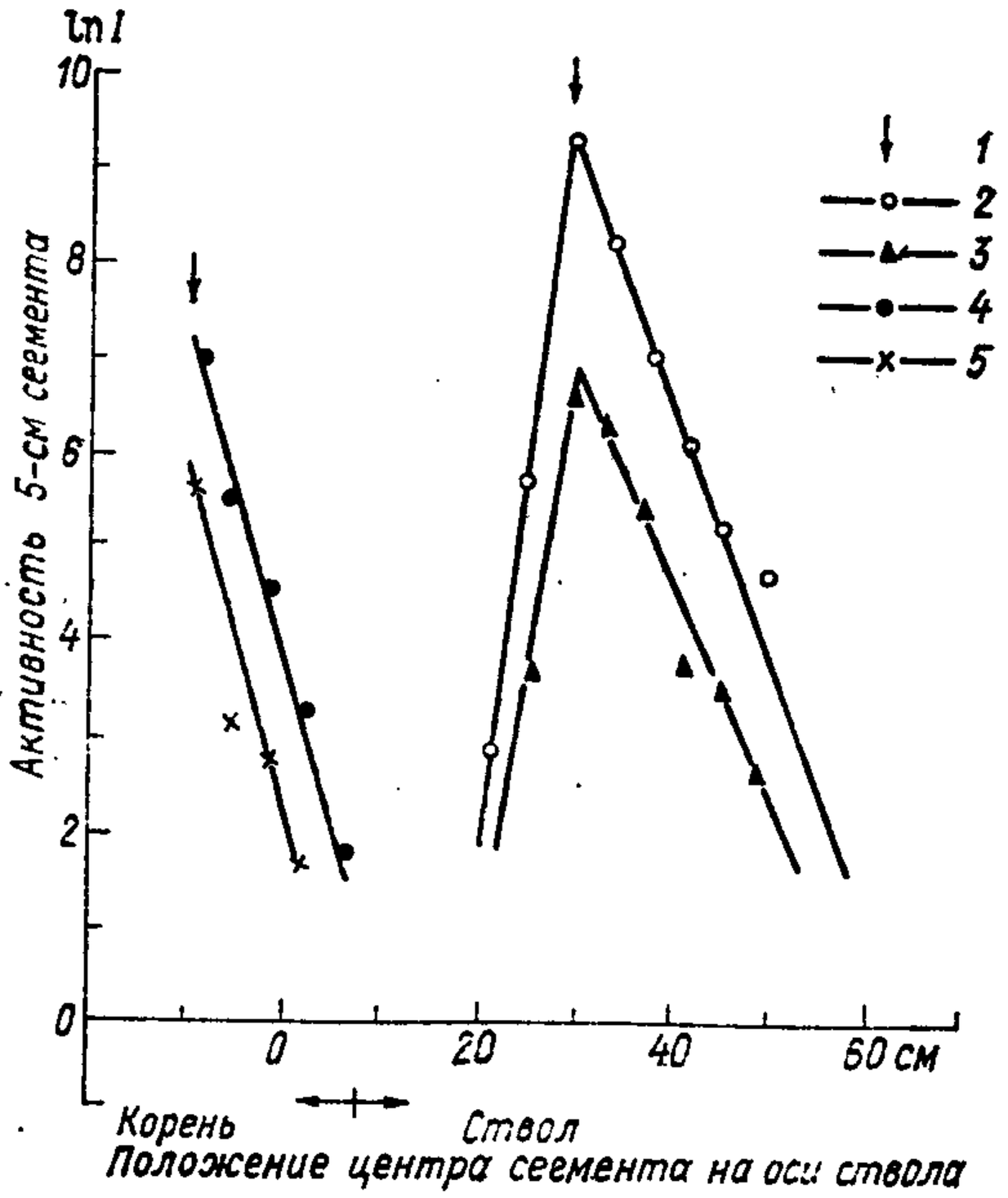


Рис. 4. Распределение нитрата кадмия-109 по ксилеме и живой коре стволов шестилетних сосен через 16 сут после ввода радиоактивной метки.

1 — место ввода нитрата кадмия-109; инъекция в ствол: *2*—ксилема, *3* — кора; ввод через срез стержневого корня: *4* — ксилема, *5* — кора.

металла с органическими лигандами, перемещаются по ксилеме с большей скоростью. Увеличение скорости передвижения происходит в основном за счет вклада конвективной составляющей.

Передвижение большинства элементов минерального питания по ксилеме, за исключением азота, фосфора, серы, которые после поглощения корнем поступают в ксилемный сок в особых транспортных формах, осуществляется крайне медленно: со скоростями во много раз меньшими, чем скорости передвижения ассимилятов по флоеме, и тем более, чем скорость транспирационного тока воды по сосудам ксилемы.

Таким образом, важная особенность миграции ртути и кадмия внутри растения заключается в том, что скорость притока этих микроэлементов в листья гораздо меньше потенциальной скорости их оттока из листьев, так как приток осуществляется путем медленной конвективной диффузии по ксилеме, а отток — по флоеме, путем быстрого конвективного тока в составе ассимилятов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блинов Б. К. Переход ртути в системе почва—атмосфера— В кн.: Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Труды III Всесоюзного совещания. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 31.

2. Либберт Э. Физиология растений.— М.: Мир, 1976.— 285 с.

3. Немерюк Г. Е. Миграция солей в атмосферу при транспирации.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 4, с. 673—679.

4. Сезонная динамика содержания и поведение ртути в почве биополигона «Ледник Абрамова»/Г. Н. Воронская, И. Я. Николишин, Б. Н. Фомин, и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1988, т. 11, с. 76—83.

5. Экспериментальная проверка гипотезы о транспирации металлов растениями/Б. Н. Фомин, И. Я. Николишин, Г. Н. Воронская и др.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 251—258.

6. Beanford W., Barber Y., Barringer A. R. Heavy metall velerse from plants into the atmosphere.— Nature. 1976, v. 256, N 5512, p. 35—37.

STUDIES ON MERCURY AND CADMIUM MIGRATION WITHIN THE ATMOSPHERE—PLANT—SOIL SYSTEM USING ISOTOPE TRACER EXPERIMENTS IN MULTICOMPARTMENT ECOSTATS

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

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The results are presented of experimental studies on mercury and cadmium migration processes in terrestrial ecosystems. The behaviour of ion exchange species of Hg and Cd in the soil—plant system and the extraroot mass exchange of these elements between a plant and the atmosphere are discussed.

СТРУКТУРА ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ КСИЛОФАГОВ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

М. В. Чемерис

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

В работе использованы данные экспедиционных исследований, проведенных в 1987 г. в составе лесопатологической экспедиции Московского лесотехнического института под руководством Т. В. Галасьевой и Е. Г. Мозолевской.

Насекомые-ксилофаги — экологическая группа насекомых, личиночная стадия которых, а у некоторых видов и стадия имаго, проходит в ксилеме или в флоеме древесных пород. Ксилофаги представляют собой обособленную группу видов насекомых, связанных друг с другом общностью экологических ниш и происхождением. К ксилофагам относятся насекомые из семейств: *Scolytidae*, *Buprestidae*, *Cerambycidae*, *Siricidae* и др. Тесная связь ксилофагов с древесным субстратом обусловливает зависимость численности их от размера отпада и физиологического состояния живых деревьев. Поэтому насекомые-ксилофаги являются показателем санитарного состояния леса. В условиях все возрастающего антропогенного воздействия некоторые виды ксилофагов из пассивных деструкторов становятся существенным фактором повреждения и гибели деревьев [2, 3].

При изучении и мониторинге состояния лесных экосистем необходимо сочетать слежение за отпадом (накопление погибших деревьев) с учетом численности ксилофагов. Система отпад—ксилофаги показывает высокую чувствительность к воздействию различных факторов, в том числе и к возврастанию уровня фонового загрязнения воздуха. Для проведения мониторинга необходимо следить за состоянием популяций отдельных видов и за энтомокомплексами в целом. Для этого требуется изучить видовой состав, структуру комплексов и их распределение.

На постоянных и временных пробных площадях проводился учет санитарного состояния леса и определялась относительная встречаемость видов по типам леса (число встреч данного вида на 100 отработанных вредителями деревьев). Различие энтомокомплексов оценивалось по коэффициенту Сьеренсена; при его вычислении учитывались виды, встречаемость которых была больше 10 %, чтобы избежать ошибок, связанных с пропуском малочисленных видов при полевых исследованиях.

Учет санитарного состояния велся на основе данных распределения деревьев по категориям состояния и ступеням толщины. Категории состояния для хвойных пород определялись по следующим признакам: 1 — дерево без признаков ослабления, 2 — ослабленное, 3 — сильно ослабленное, 4 — усыхающее, 5 — свежий сухо-

стой, 6 — старый сухостой, 7 — ветровал, 8 — бурелом; более подробно методика изложена в работе [4]. Хорошим дополнением для анализа и сравнения структур санитарного состояния насаждений могут послужить трехмерные поверхности (рис. 1), наглядно отражающие параметры насаждений. В качестве примера на рис. 1 представлены структуры двух типов леса.

На рис. 1 *а* показана структура разновозрастного сосняка-черничника с максимальным возрастом отдельных деревьев 130 лет (диаметр ствола 28—32 см). Накопление сухостоя и деревьев категорий 2—4 с диаметром ствола 10—14 см говорит о самоизреживании, которое, судя по текущему отпаду, подходит к завершению.

На рис. 1 *б* представлена структура санитарного состояния сосняка-сфагнового, которая сильно отличается от структур других типов леса. На рисунке виден большой процент свежего сухостоя и деревьев категорий 3—4, это говорит о постепенном ослаблении и гибели значительного числа деревьев. Основными причинами гибели деревьев являются сложные лесорастительные условия на верховом болоте и хроническое воздействие *Dendroctonus micans Kug.* Этот вредитель в условиях ведения хозяйства на осушенных болотах причиняет большой ущерб и становится существенным лимитирующим фактором роста сосновых культур. Достаточно большое количество свежего сухостоя ступени толщины 22—26 см, вероятно, связано с достижением корнями деревьев плохо аэрируемых холодных слоев воды.

Во время работ в заповеднике было отмечено 12 новых для заповедника видов *Scolytidae* (из них 2 вида, отмеченные звездочкой, — впервые для КАССР): *Carphoborus cholodkovskyi* Spess., *C. rossicus* Sem.*, *Cryphalus saltuarius* Weise., *Dryocoetes alni* Georr., *Hylastes aterrimus* Egg., *H. cunicularius* Erich., *Orthotomicus longicollis* Gyll.*, *Pityogenes irkutensis* Egg., *Pityophthorus lichtensteini* Ratz., *P. micrographus* L., *Polygraphus subopacus* Thoms., *Xylechinus pilosus* Ratz. Также впервые для Карелии отмечен *Acmaeops angusticollis* Gyll. (*Cerambycidae*) и четыре новых для Кивача подкоровых (*Curculionidae*: *Cossonus parallalepipedus* Hbst., *Phloeophagus turbatus* Bah., *Pissodes gyllenchali* Gyll., *Rhyncolus sculpturatus* Waltl.

В результате обследования насаждений определен состав комплексов ксилофагов в основных типах хвойных лесов заповедника (табл. 1, 2), выявлены доминантные и содоминантные виды. Доминантными видами для сосняка сфагнового являются *Tomicus piniperda* L., *Dendroctonus micans* Kug. и *Phaenops cyanea* F., для остальных типов сосняков — *T. minor* Hart., *T. piniperda* L. и *Trypodendron lineatum* Ol., для ельника сфагнового — *D. micans* Kug., *Polygraphus polygraphus* L., для других типов сосняков — *Ips typographus* L., *Pityogenes chalcographus* L., *Polygraphus polygraphus* L. В табл. 1 и 2 представлены энтомокомплексы различных типов леса, расположенных в порядке возрастания увлажнения [6].

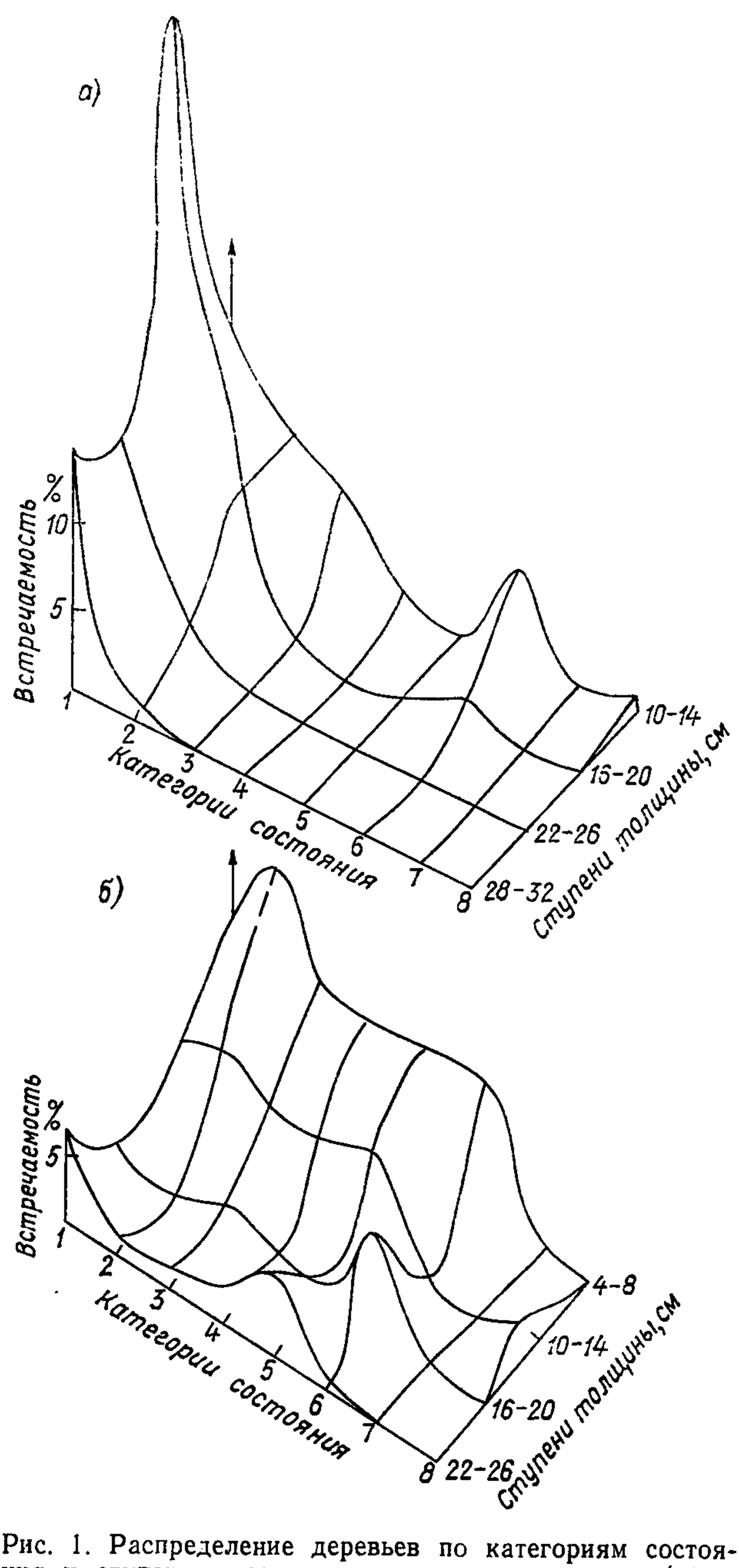


Рис. 1. Распределение деревьев по категориям состояния и ступеням толщины в сосняке-черничнике (*а*) и в сосняке сфагновом (*б*).

Таблица

Встречаемость насекомых-ксилофагов в различных типах ельников, %

Вид ксилофагов	Типы ельников *				
	К	Ч	Пр	ТС	С
Dryocoetes authographus Ratz.	13	7	—	—	—
Cryptturgus hispidulus Thoms.	—	4	3	—	—
Carphoborus rossicus Sem.	—	2	1	—	—
Ips typographus L.	75	29	13	15	—
Pityogenes chalcographus L.	25	21	12	31	—
Hylurgops glabratus Zett.	25	13	3	8	—
Xylechinus pilosus Ratz.	14	7	9	39	—
Trypodendron lineatum Ol.	13	14	7	8	—
Cryphalus saltuarius Weise.	—	10	—	54	—
Pityophthorus micrographus L.	—	1	3	39	—
Hylurgops palliatus Gyll.	38	29	5	—	7
Tetropium castaneum L.	38	17	—	3	14
Polygraphus polygraphus L.	13	54	47	46	29
Pissodes harcyniae Herbst.	—	13	31	1	7
Pogonocherus fasciculatus Deg.	—	13	6	—	7
Monochamus urussovi Fisch.	—	8	—	—	7
Ernobius explanatus Mannh.	—	5	6	—	7
Phthorophloeus spinulosus Rey.	—	5	—	46	7
Callidium coriaceum Payk.	—	11	—	1	36
Dendroctonus micans Kugel.	—	1	5	30	50
Число обследованных деревьев	8	193	76	13	14

* К — кисличник, Ч — черничник, Пр — приручейный, ТС — травяно-сфагновый, С — сфагновый.

Таблица 2

Встречаемость насекомых-ксилофагов в различных типах сосняков, %

Вид ксилофагов	Типы сосняков *							
	Л	Б	В	К	Ч	Т	ТС	С
Pityogenes bidentatus Herbst.	—	1	—	—	1	—	—	—
Carphoborus cholodkovskyi Spess.	—	—	—	—	1	—	—	—
Rhyncolus sculpturatus Waltl.	—	17	—	—	14	5	—	—
Tomicus minor Hart.	29	67	46	29	60	15	50	22
T. piniperda L.	29	81	65	46	68	65	72	33
Acanthocinus aedilis L.	14	25	20	—	28	—	—	3
Hylurgops palliatus Gyll.	—	4	23	7	8	10	11	2
Trypodendron lineatum Ol.	—	45	29	29	39	5	39	11
Phaenops cyanea F.	—	2	—	—	1	—	12	38
Rhagium inquisitor L.	—	17	—	—	5	—	—	15
Pissodes piniphilus Herbst.	—	3	—	—	12	16	5	13
Arhopalus rusticus L.	—	—	—	—	20	—	—	3
Monochamus galloprovincialis Ol.	—	—	—	—	1	—	—	25
Dendroctonus micans Kugel.	—	—	—	—	2	—	—	38
Число обследованных деревьев	7	186	52	28	390	20	18	108

* Л — лишайниковый, Б — беломошник, В — вересковый, К — кисличник Ч — черничник, Т — травяной, ТС — травяно-сфагновый, С — сфагновый.

На рис. 2 *а* сравнивается видовой состав ксилофагов различных типов леса, энтомокомплексы травяно-сфагновых сосняков —

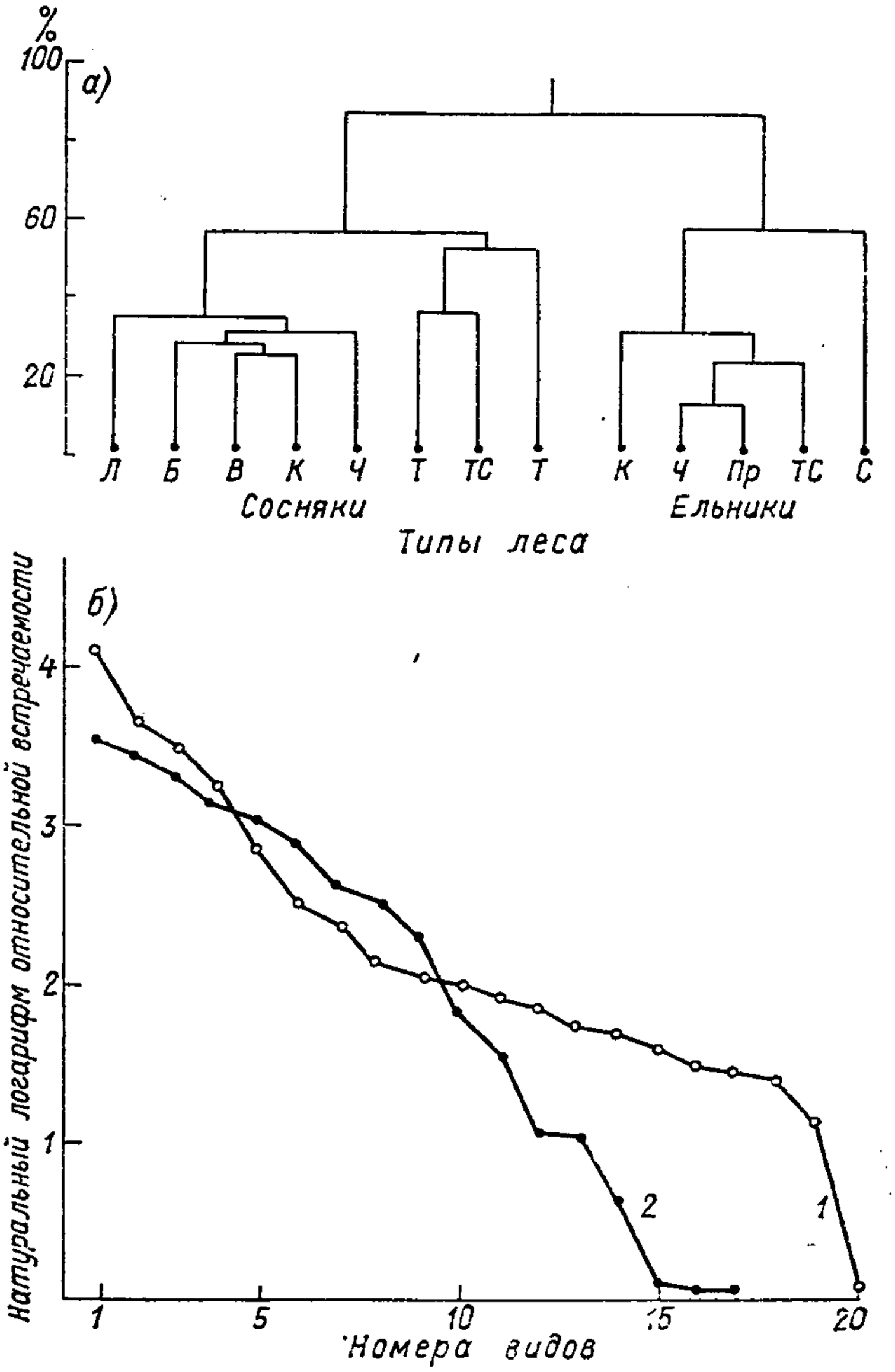


Рис. 2. Сравнение энтомокомплексов по составу и структуре доминирования.

а — различие (%) энтомокомплексов разных типов сосняков и ельников (*Л* — лишайниковый, *Б* — брусничный, *В* — вересковый, *К* — кисличник, *Ч* — черничник, *Т* — травяной, *ТС* — травяно-сфагновый, *С* — сфагновый, *Пр* — приручейный); *б* — доминирование насекомых-ксилофагов в сосняке сфагновом (*1*) и других типах леса (*2*); виды пронумерованы в порядке убывания встречаемости.

ближе к комплексам сфагновых лесов, а травяно-сфагновых ельников — к комплексам зеленомошных лесов. Различие в составе комплексов большей частью обусловлено освещенностью стволов деревьев, чем влажностью под пологом леса.

По относительной встречаемости построены кривые доминирования для различных типов леса. Для большинства типов леса эти кривые сходны между собой (кривая *1* на рис. 2 *б*) и имеют S-образную форму. Логнормальное распределение видов по значимости обусловлено тем, что пищевые ниши ксилофагов многомерны и перекрываются между собой, а следовательно, сильна конкуренция [5]. Для комплекса ксилофагов сфагновых сосняков характерно более равномерное распределение (кривая *2* на рис. 2 *б*). Такой тип распределения характерен для последовательности видов со слабо перекрывающимися пищевыми нишами (гарантировано большим количеством пищевого субстрата), обитающих в сильно изменчивых условиях среды. При увеличении антропогенной нагрузки на лес, вызывающей гибель древостоев, а, следовательно, и увеличение кормовой базы ксилофагов, конкуренция уменьшится и кривая доминирования будет стремится к форме кривой *2* на рис. 2 *б*.

На основе данных, полученных в результате обследования, предлагается для осуществления мониторинга проводить ежегодный учет отпада на постоянных пробных площадях в комплексе с учетом встречаемости доминантных видов, использовать трехмерные графики состояния древостоев и кривых доминирования в анализе санитарного состояния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2.— М., 1989.— 478 с.

2. Исаев А. С., Кондаков Ю. П. Принципы и методы лесоэнтомологического мониторинга.— Лесоведение, 1986, № 4, с. 3—9.

3. Маустаускис М. Роль насекомых в мониторинге лесных экосистем.— В кн.: Мониторинг лесных экосистем. Каунас, 1986, с. 103—105.

4. Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса.— М., 1984,— 152 с.

5. Одум Ю. Экология. Т. 2.— М., 1986.

6. Раменская М. Л. Растительность государственного заповедника «Кивач».— Изв. Кар.-Фин. НИбазы АН СССР, 1948, вып. 2, с. 64—80.

THE XYLOPHAGE ENTOMOCOMPLEX STRUCTURE OF THE KIVACH STATE RESERVE

M. V. Chemeris

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The composition of xylophage complexes in major types of coniferous forests was determined, and their comparative analysis was carried out. The relative occurrence of 31 xylophage species in different forest types was assessed, and dominant and codominant spe-

cies were identified. 17 xylophage species were identified in Kivach for the first time, 5 of them being first observed in Karelia. Recommendations on forest entomological monitoring and sanitary surveillance of the state of forests are given.

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ДЕРЕВЬЕВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ УРАЛА

С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа

Институт экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР

Г. Фриттс

Лаборатория изучения древесных колец Аризонского университета, США

Целью этого исследования являлся статистический анализ влияния элементов климата на годичный радиальный прирост деревьев, произрастающих в географически уникальной Уральской горной стране. Протяженность уральского высокогорного профиля составляет 1600 км, включая Полярный, Приполярный, Северный и Южный Урал (от верховьев р. Большой Ханмей на Полярном Урале до массива Иремель на Южном Урале).

В течение 1960—1975 гг. С. Г. Шиятов собрал образцы деревьев хвойных видов, произрастающих на верхней границе леса в различных природных провинциях Урала и построил более 30 дендрохронологических рядов. Анализ реакции деревьев по радиальному приросту на элементы климата вдоль огромного уральского высокогорного профиля представляет определенный интерес для климатологов, поскольку позволяет построить статистические реконструкции динамики элементов климата за сотни лет. Примером реконструкции летних температур (июнь—июль) за 1000 лет для Полярного Урала является работа [5].

Хотя существует множество отдельных работ, касающихся динамики климатически обусловленного прироста, цикличности [3] и датировки, подобный анализ ранее не проводился в Советском Союзе для такой значительной территории, как в данной статье. Работе способствовали следующие обстоятельства. Во-первых, верхнюю границу леса в различных природных провинциях Урала практически образуют одни и те же виды хвойных — лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata*). Поэтому из рассмотрения исключается такой важный фактор, как различия в эколого-биологических свойствах объектов исследования. Во-вторых, лесная растительность в высокогорных районах Урала слабо нарушена хозяйственной деятельностью человека.

В-третьих, сбор полевых материалов и их обработка производились по единым методикам.

Географическое положение и характеристика мест взятия образцов древесины при построении дендрохронологических рядов приведены в табл. 1. Полное описание используемого материала в этой работе, дендрохронологического анализа и его методики можно найти в монографии С. Г. Шиятова [2].

Среднемесячные температуры воздуха для мест сбора образцов древесины на Полярном, Приполярном и Северном Урале были

Таблица 1

Краткая характеристика дендрохронологических рядов

Вид древесного растения—номер ряда	Высота над уровнем моря, м	Тип условий местообитания	Число деревьев	Длительность ряда, годы	Коэффициент чувствительности
Восточный склон Полярного Урала, бассейн р. Соби, (66°45′—66°55′ с. ш., 65°15′—66°05′ в. д.), Тюменская область, зона лесотундры					
L. s. — 1	150—300	Проточно и обильно увлажненные	21	1541—1968	0,41
L. s. — 2	150—300	Заболоченные	8	1594—1969	0,42
L. s. — 3	150—300	Сухие	9	1648—1964	0,32
L. s. — 4	150—300	Свежие	10	1648—1964	0,36
P. o. — 5	150—300	Проточно и обильно увлажненные	11	1637—1969	0,29
Восточный склон Приполярного Урала, гора Неройка (64°30′—64°55′ с. ш., 59°40′——60°15′ в. д.), Тюменская область, подзона северной тайги					
L. s. — 6	550—700	Свежие	14	1673—1970	0,43
L. s. — 7	550—700	Сухие	18	1683—1970	0,37
L. s. — 8	550—700	Проточно и обильно увлажненные	20	1691—1969	0,39
P. o. — 9	550—700	То же	12	1681—1969	0,29
P. o. — 10	550—700	Свежие	4	1710—1969	0,36
Северный Урал, Кытлымский массив (59°30′—59°40′ с. ш., 59°00′—59°20′ в. д.), Свердловская область, подзона средней тайги					
L. s. — 11	800—950	Проточно и обильно увлажненные	25	1590—1969	0,35
L. s. — 12	800—950	Свежие	23	1598—1969	0,29
L. s. — 13	800—950	Сухие	22	1599—1969	0,33
P. o. — 14	800—950	Свежие	23	1676—1969	0,21
P. o. — 15	800—950	Проточно и обильно увлажненные	20	1769—1969	0,23
P. o. — 16	800—950	Сухие	19	1772—1969	0,27
P. s. — 17	680—700	Свежие	11	1557—1969	0,24

Вид древесного растения—номер ряда	Высота над уровнем моря, м	Тип условий местообитания	Число деревьев	Длительность ряда, годы	Коэффициент чувствительности
Южный Урал, хребет Таганай (55°13′—55°24′ с. ш., 59°40′—60°00′ в. д.), Челябинская область, зона лесостепи					
P. o. — 18	900—1100	Сухие	16	1735—1970	0,22
P. o. — 19	900—1100	Проточно и обильно увлажненные	14	1750—1970	0,27
P. o. — 20	900—1100	Свежие	16	1764—1970	0,29
P. o. — 21	600—650	Долинные, курумы	10	1564—1970	0,2
P. s. — 22	600—650	То же	19	1488—1970	0,2
P. s. — 23	800—850	Сухие	18	1731—1970	0,2
Южный Урал, массив Иремель, (54°30′—54°35′ с. ш., 58°45′—58°55′ в. д.), Башкирия, зона лесостепи					
P. o. — 24	1150—1300	Сухие	5	1699—1973	0,21
P. o. — 25	1150—1300	Проточно и обильно увлажненные	14	1709—1972	0,2
P. o. — 26	1150—1300	Свежие	15	1720—1972	0,24
P. o. — 27	900—1000	Долинные, курумы	11	1648—1973	0,23
L. s. — 28	900—1000	То же	8	1670—1973	0,25
L. s. — 29	1000—1100	Проточно и обильно	11	1770—1972	0,31
F. s. — 30	900—1000	увлажненные Долинные, курумы	22	1469—1973	0,18

Примечание. Виды древесных растений: *L. s.* — лиственница сибирская, *P. o.* — ель сибирская, *P. s.* — сосна обыкновенная.

выбраны из соответствующих квадратов сети месячных температурных данных для северного полушария [4]. Сеть данных представляет собой интерполяцию по площади данных измерения температуры воздуха локальных метеостанций. Шаг разбивки на прямоугольники составляет 5° широты × 10° долготы. Координаты прямоугольников также даны в табл. 1.

Для оценки влияния климатических факторов на прирост деревьев Южного Урала в основном использовались данные метеостанции Таганай (с 1937 г.), расположенной на вершине г. Большой Таганай (1102 м над ур. м.) и метеостанции Златоуст (с 1932 г.), находящейся примерно на расстоянии 15 км к югу от первой метеостанции в долине р. Ай (457 м над ур. м.). Образцы древесины для получения хронологий по Таганаю брались в непосредственной близости от этих метеостанций (не далее 5—10 км). Деревья, использовавшиеся для получения хронологий по Иремелю, произрастают примерно на расстоянии 90 км к юго-западу от этих метеостанций.

Для того чтобы оценить влияние климатических факторов на прирост деревьев, использовалась статистическая процедура анализа функций отклика [6—8]. По существу, это множественный

регрессионный анализ использующий главные компоненты месячных климатических данных в качестве независимых переменных. Затем производится преобразование коэффициентов регрессии к новым, относящимся уже к исходным месячным климатическим переменным. Этот метод стал широко использоваться при оценке отклика древесного прироста на изменчивость месячных климатических условий в течение определенного промежутка времени.

Результаты

Полярный Урал. У всех рядов по лиственнице (ряды 1—4), полученных для различных условий местообитания (от сухих до

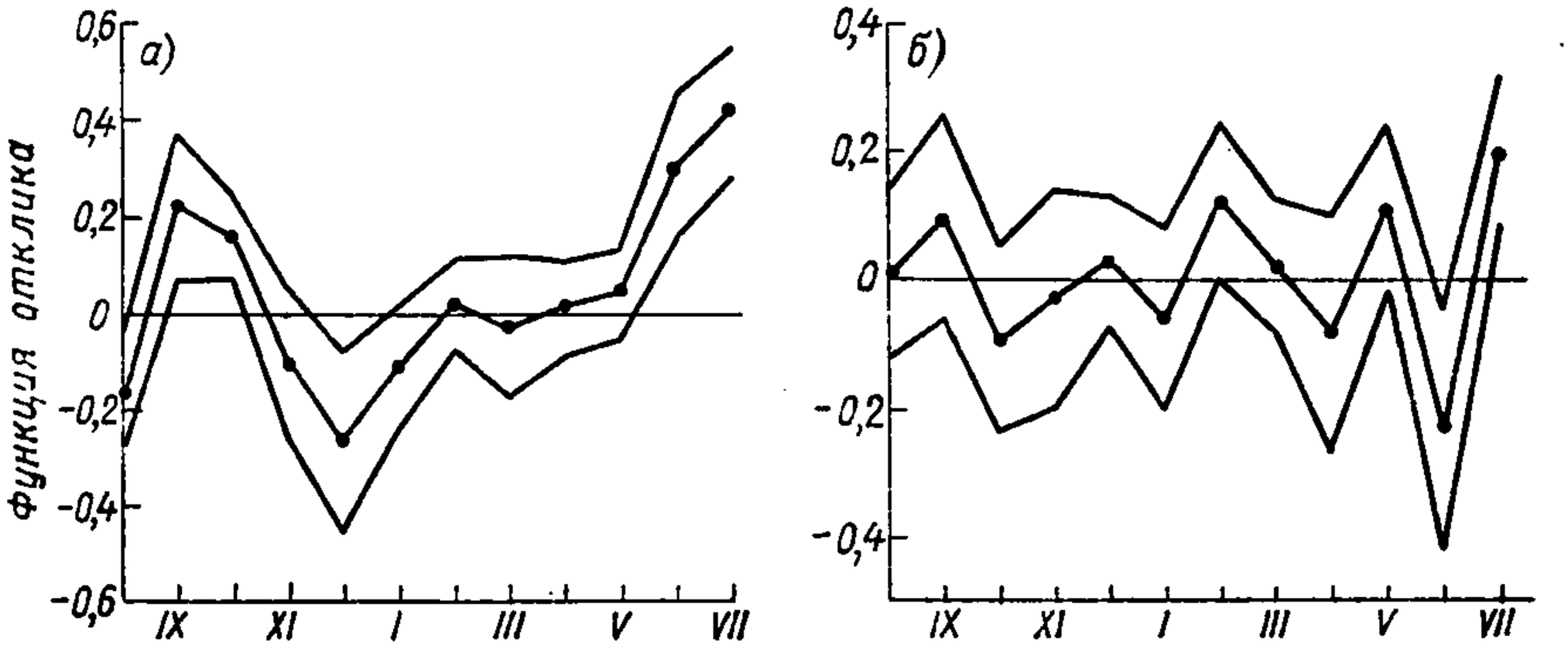


Рис. 1. Функция отклика на температуру (*а*) и осадки (*б*) для дендрохронологического ряда 1.

заболоченных), а также у ряда по ели, полученного для обильно и проточно увлажненного местообитания, наибольший вклад в изменчивость индексов прироста вносит температура воздуха июня (0,17—0,29) и особенно июля (0,27—0,49) текущего года. Температура воздуха августа практически не оказывает влияния на изменчивость ширины годичных колец деревьев. Чем выше температура июня и июля, тем больше радиальный прирост деревьев.

Достоверное влияние на радиальный прирост деревьев текущего года оказывают температуры воздуха июня июля, сентября, а иногда и апреля предыдущего года. При этом, если температуры апреля, июня и сентября оказывают положительное влияние (0,15—0,22), то температуры июля, наоборот, отрицательное, особенно на рост ели (—0,44).

Осадки июня текущего года отрицательно влияют на прирост лиственницы, а осадки июля — положительно. На прирост ели наибольшее влияние оказывают осадки апреля текущего года. На рис. 1 показана функция отклика на температуру и осадки дендрохронологического ряда 1.

В 1961 и 1966 гг. в этом районе проводились работы по изучению радиального и апикального роста лиственницы и ели, а также

фенологические наблюдения. Начало вегетации деревьев (набухание почек, появление листьев) у лиственницы начиналось между 10 и 15 июня, рост апикальных побегов — в самом конце июня, а формирование первых клеток ксилемы в основании ствола — в первых числах июля. У ели эти фазы начинались на 2—3 дня позднее, чем у лиственницы. Для субарктических районов характерна сильная погодичная изменчивость в календарных датах наступления упомянутых выше фенологических фаз, достигающая 30 дней и более. Начало формирования клеток поздней древесины у лиственницы приурочено к первым числам августа, а отложение новых клеток прекращается между 15—20 августа. У ели формирование годичного слоя прироста заканчивается к 10—15 августа. Окончание ростовых процессов у деревьев происходит примерно в одно и то же время в разные годы. Поэтому длительность периода роста в основном зависит от сроков начала вегетации. Клетки ранней древесины у лиственницы и ели формируются в июле, они составляют примерно 70—80 % общего прироста, а клетки поздней древесины — в первой половине августа.

Знание сроков формирования годичных слоев древесины дает возможность высказать некоторые соображения о механизме влияния климатических факторов на прирост деревьев. Поскольку основная часть годичного слоя древесины формируется в июле, то нет ничего удивительного в том, что термические условия этого месяца оказывают наибольшее влияние на радиальный прирост деревьев. Вполне объясним и тот факт, что температура воздуха в июне оказывает существенное влияние на рост деревьев. Хотя в это время формирование клеток ксилемы в основании ствола не происходит, но наблюдается рост и развитие хвои. Тем самым создаются условия для более интенсивного прироста древесины в июле. Несколько неожиданным для нас оказалось то, что температура августа не влияет на прирост деревьев, хотя в это время происходит формирование поздней древесины, доля которой в общей ширине кольца составляет 20—30 %. Возможно, это связано с тем, что фаза деления клеток уже закончилась и они вступают в фазы растяжения и созревания [1].

Положительное влияние температуры июня и сентября, а отрицательное температуры июля предыдущего года на радиальный прирост деревьев текущего года трудно поддается объяснению, поскольку мы плохо знаем физиологические механизмы, происходящие в дереве. Отрицательное влияние осадков июня на прирост древесины текущего года у лиственницы может быть обусловлено тем, что температура и осадки отрицательно коррелируют друг с другом. Июнь с большим количеством осадков является, как правило, холодным, и это снижает вегетационный рост деревьев. В июле, когда температура достаточно высокая, повышение количества осадков способствует росту деревьев. Осадки летних месяцев не оказывают влияния на радиальный прирост древесины у ели.

Кроме влияния климатических факторов было оценено влияние прироста предыдущих лет на прирост текущего. Как показал анализ, статистически достоверный вклад в прирост текущего года вносит лишь прирост предыдущего года (0,31—0,81).

Ряды радиального прироста деревьев для лиственницы и ели, полученные для Полярного Урала, существенно отражают влияние климата. Объясняемая климатом изменчивость индексов прироста достигает у некоторых рядов 63—64 %, а климатом и влиянием

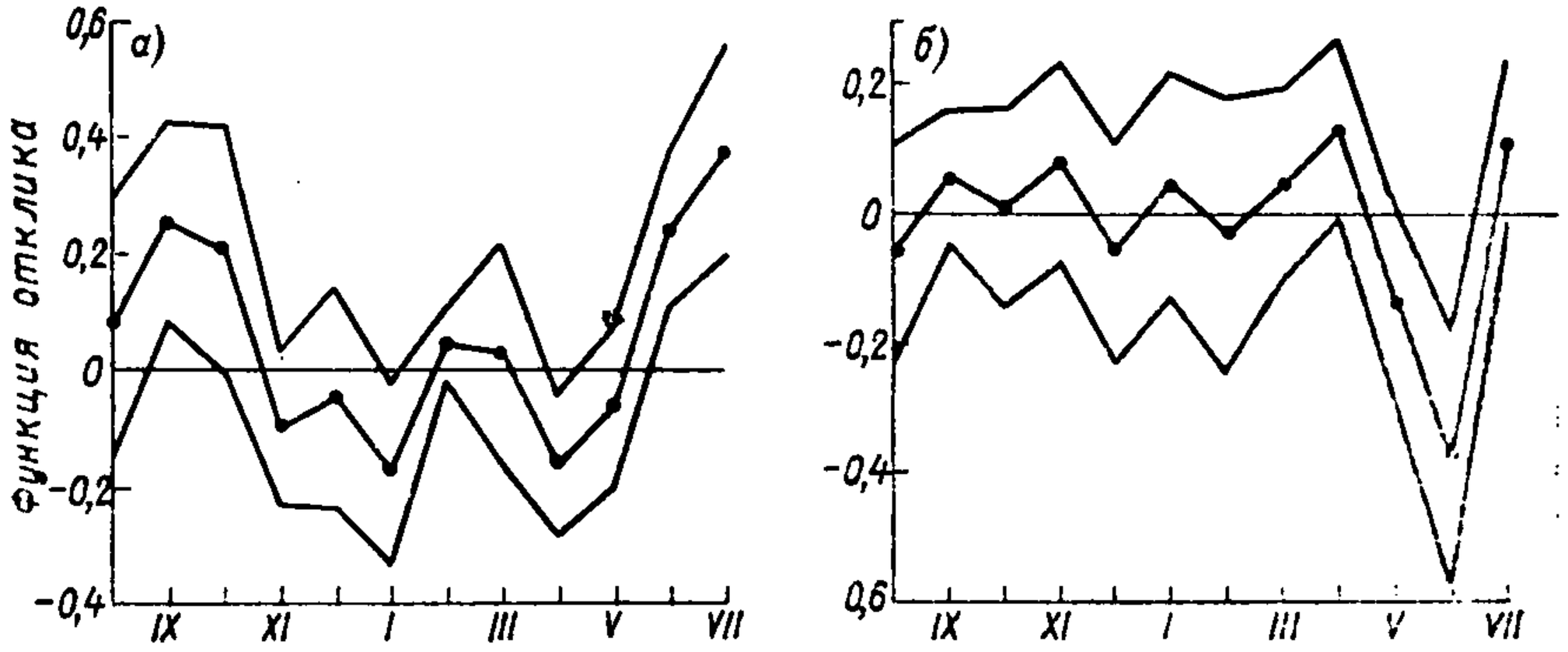


Рис. 2. Функция отклика на температуру (*а*) и осадки (*б*) для дендрохронологического ряда 6.

прироста предыдущего года — 84—86 %. Наиболее пригодными для количественных реконструкций климатических условий являются хронологии по лиственнице, произрастающей в условиях обильного проточного и застойного увлажнения.

Приполярный Урал. Наибольший вклад в изменчивость индексов прироста лиственницы и ели, как и на Полярном Урале, вносит температура воздуха июня и июля текущего года. Однако имеются и отличия. Если на Полярном Урале вклад температуры июля примерно в два раза выше, чем температуры июня, то на Полярном Урале вклад температуры этих месяцев одинаков (соответственно 0,14—0,25 и 0,11—0,26). Повышение температуры в июне и ноябре предыдущего года способствует лучшему росту лиственницы и ели в текущем году, а повышение температуры в июле и августе предыдущего года, наоборот, снижает прирост ели.

Как и на Полярном Урале, в этом районе увеличение количества осадков в июне текущего года отрицательно влияет на прирост лиственницы, а в июле, наоборот, способствует росту деревьев. На рис. 2 представлена функция отклика на температуру и осадки для одного из дендрохронологических рядов Приполярного Урала.

Существенный вклад в изменчивость прироста текущего года вносит лишь прирост предыдущего года (0,20—0,55). У рядов для Приполярного Урала суммарный вклад климатических факторов в общую изменчивость индексов прироста гораздо ниже (26—46 %) по сравнению с рядами для Приполярного Урала.

Совместный вклад климата и прироста предыдущего года составляет 55—63 %. Наиболее пригодными для реконструкции климатических условий прошлого являются хронологии по лиственнице, произрастающей в обеспеченных влагой местообитаниях.

Северный Урал. Радиальный прирост лиственницы и сосны также в основном определяется температурой июня и июля текущего года, но, в отличие от более северных хронологий, вклад температур июня выше вклада июльских (соответственно 0,28—0,34 и 0,14—0,25). На прирост ели положительное влияние оказывают температуры мая и июля текущего года, причем вклад температур мая равен или несколько выше вклада температур июля. Оказалось, что температуры июня не оказывают существенного и значимого влияния на прирост ели и объяснить этот факт трудно. Отрицательное влияние на прирост сосны и лиственницы оказывает повышение температуры в апреле текущего года. На прирост ели и сосны отрицательно влияет повышение температуры в июне и июле предыдущего года, а на прирост лиственницы — высокие температуры в июле предыдущего года.

Прирост предыдущего года оказывает наибольшее влияние на прирост текущего года у всех видов деревьев. У некоторых хронологий (ряды 13 и 16) значимое влияние оказывает прирост второго предшествующего года. Вклад климатических факторов в общую изменчивость рядов на Северном Урале еще более снижается по сравнению с рядами, полученными для Полярного и Приполярного Урала. Эта изменчивость оценивается в 20—42 %. Наиболее сильный климатический сигнал содержится в хронологии по сосне обыкновенной (42 %). У хронологий по лиственнице вклад климатических факторов в общую изменчивость выше (23—33 %), чем у хронологий по ели (20—23 %). Суммарный вклад климата и прироста предыдущего года в общую изменчивость рядов колеблется от 48 до 63 %, что несколько ниже, чем у рядов, полученных для более северных районов.

Южный Урал. Повышение температуры воздуха летом приводит к увеличению радиального прироста у разных видов деревьев и в различных местообитаниях. Температура июня оказывает наибольшее влияние на прирост ели, а на прирост лиственницы и сосны положительное влияние оказывают также температура мая, июля и августа текущего года. Прирост деревьев ели и сосны на некоторых местообитаниях хребта Таганая возрастает с повышением температуры в марте и апреле текущего года (ряды 18, 19 и 22), а прирост лиственницы, наоборот, увеличивается с понижением температуры в эти же месяцы. С повышением температуры в октябре и ноябре предыдущего года радиальный прирост деревьев увеличивается, причем такая зависимость прослеживается для большинства полученных хронологий.

Увеличение количества осадков в начале и конце вегетационного периода приводит к снижению прироста. Такое же воздействие оказывают осадки сентября и октября предыдущего года. Зимние осадки, а также осадки июня текущего года оказывают

положительное влияние на прирост всех изученных видов деревьев. Наиболее типичная функция отклика на температуру и осадки для ряда 29 представленна на рис. 3.

Влияние прироста предыдущего года на прирост текущего прослеживается практически у всех хронологий, причем это влияние в наибольшей степени выражено у рядов по ели (ряды 25 и 27) и лиственнице (ряд 29). Значимое влияние второго предыдущего года прослеживается лишь у некоторых рядов. Вклад климатических факторов в изменчивость индексов прироста у разных

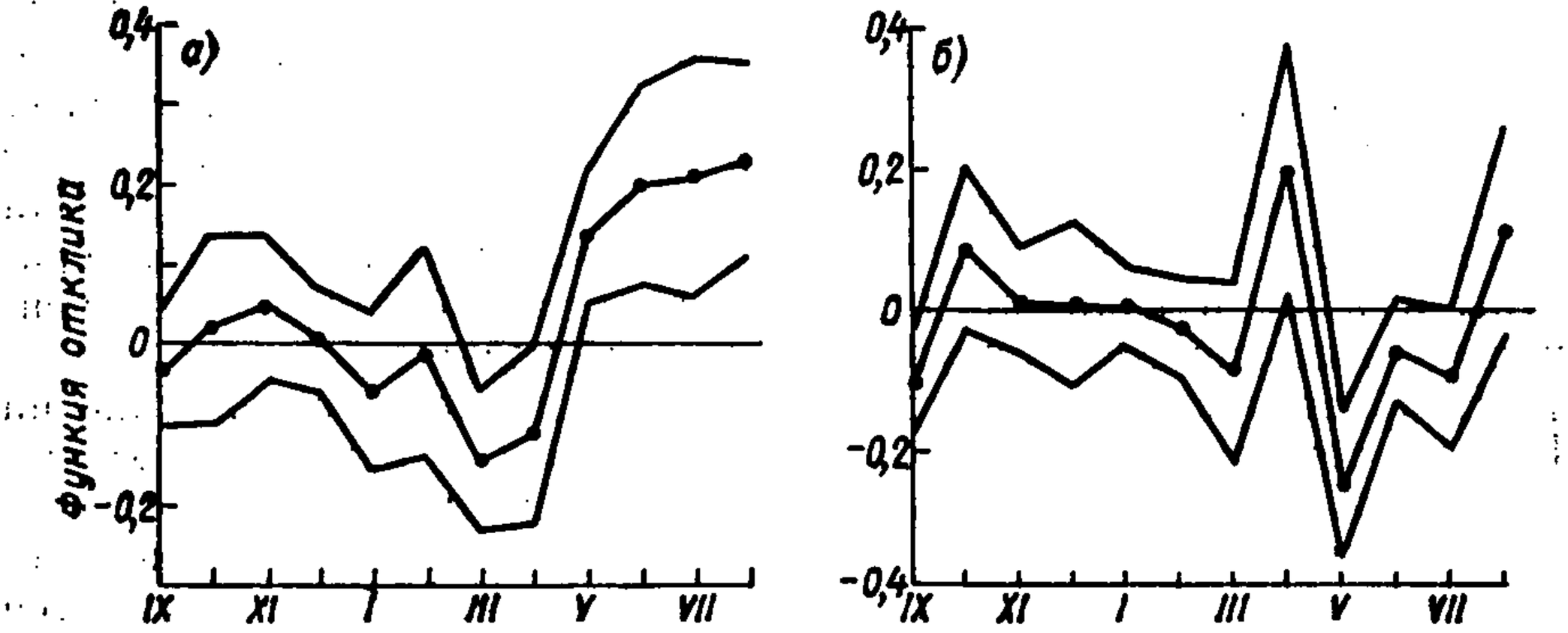


Рис. 3. Функция отклика на температуру (*а*) и осадки (*б*) для дендрохронологического ряда 29.

рядов колеблется от 29 до 59 %, а климатических факторов и прироста предыдущего года — от 32 до 77 %. Наиболее пригодными для климатических реконструкций являются хронологии по сосне и лиственнице.

Обсуждение результатов

Результаты проведенного анализа показывают, что наиболее сильный климатический сигнал содержится в древесно-кольцевых хронологиях, полученных для Полярного, Приполярного и Северного Урала. В этих хронологиях вклад климатических факторов в общую изменчивость индексов прироста достигает 63—64 %.

Для этих провинций характерна однотипная реакция прироста деревьев на климатические факторы. Она заключается в том, что основное влияние на изменчивость прироста оказывает температура воздуха летних месяцев, особенно июня и июля текущего года. При этом если влияние температуры воздуха июня и июля текущего года на прирост положительное, то влияние температуры июля предыдущего года отрицательное. Объяснения этому могут быть следующие. В год интенсивного прироста происходит расходование пластических веществ в дереве и на следующий год подобный прирост невозможен. Возможно, что это связано с на-

личием двухлетней цикличности в колебаниях температуры июля в этом районе. Однотипность реакции прироста заключается также и в том, что на изменение термических условий летних месяцев сходно реагируют разные виды древесных растений (лиственница сибирская, ель сибирская и сосна обыкновенная), а также деревья этих видов, произрастающие в самых разнообразных типах условий местообитания (от сухих до заболоченных). Другими словами, в северных провинциях Урала четко проявляется действие одного и того же лимитирующего климатического фактора. Однако следует отметить, что роль этого фактора неуклонно снижается при движении от Полярного к Северному Уралу. Если вклад климатических факторов в изменчивость индексов прироста на Полярном Урале в среднем составляет 49 % (у отдельных хронологий от 29 до 64 %), то на Приполярном Урале он снижается до 36 % (у отдельных хронологий от 27 до 46 %), а на Северном Урале — 28 % (у отдельных хронологий от 20 до 42 %). Это, несомненно, связано в первую очередь с тем, что при движении с севера на юг снижается погодичная и многолетняя изменчивость термических условий летних месяцев.

При движении с севера на юг происходит изменение вклада температуры июня и июля текущего года в изменчивость прироста деревьев. На наш взгляд, это связано с тем, что в более южных районах вегетация и рост деревьев начинаются раньше и поэтому роль термических условий в июне становится преобладающей. На Северном Урале даже температура мая оказывает существенное влияние на прирост ели (ряды 14, 15 и 16).

Влияние прироста предыдущего года на прирост текущего во всех трех северных провинциях Урала примерно одинаково, а вклад этого фактора в общую изменчивость индексов прироста составляет в среднем 25—30 %.

В высокогорьях Южного Урала не наблюдается однотипной реакции радиального прироста у разных видов деревьев и в различных местообитаниях на климатические факторы. Об этом свидетельствует не только проведенный анализ. Расчеты оценки сходства на основе корреляционного анализа и коэффициентов синхронности дают небольшие величины. Например, коэффициент синхронности между хронологиями, полученными по одному виду деревьев, не превышает 65—75 %, а между хронологиями, полученными для разных видов, синхронность в большинстве случаев отсутствует. Синхронность отсутствует между хронологиями Полярного и Приполярного Урала, с одной стороны, и хронологиями Южного Урала — с другой.

В целом можно отметить, что вклад климатических факторов в общую изменчивость индексов прироста в этом районе в среднем составляет 42 % по метеостанции Таганай и 46 % по метеостанции Златоуст.

Низким оказался вклад прироста предыдущего года в общую изменчивость индексов прироста, который составил в среднем 12 % по Таганаю и 15 % по Златоусту, т. е. примерно в два раза

меньше по сравнению с хронологиями, полученными для северных провинций Урала.

Наиболее пригодными для климатических реконструкций являются хронологии, полученные по лиственнице сибирской и сосне обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шашкин А. В., Ордова Т. Н. Модель сезонной активности камбия хвойных: описание и качественный анализ.— В кн.: Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Тезисы докладов V Всесоюзного совещания по вопросам дендрохронологии. Свердловск, 1990, с. 166—167.

2. Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале.— М.: Наука, 1986.— 137 с.

3. Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала.— В кн.: Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986, с. 134—160.

4. A grid point surface air temperature data set for the Northen Hemisphere, 1851—1984/P. D. Jones, S. C. B. Raper, B. D. Santer et al.— U. S. DOE Technical Report, TR022, U. S. Department of Energy Carbon Dioxide Division. Washington D. C., 1985.

5. Graybill D. A., Shiyatov S. G. A 1009 year tree-ring reconstruction of mean June-July temperature deviations in the Polar Urals.— In: Proceedings of the Second US—USSR Symposium on: Air Pollution Effects on Vegetation Including Forest Ecosystems. 1989, p. 37—42.

6. Fritts H. C. Relationships of ring width in arid-site conifers to variations in monthly temperature and precipitation.— Ecological Monograph, 1974, v. 44, p. 411—440.

7. Fritts H. C.. Wu X. A comparison between response-function analysis and other regression techniques.— Tree Ring Bulletin, 1986, v. 46, p. 31—46.

8. Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate/H. C. Fritts, T. J. Blasing, B. P. Hayden, J. E. Kutzbach.— J. Appl. Met., 1971, v. 10, p. 845—864.

THE IMPACT OF CLIMATIC FACTORS ON RADIAL TREE GROWTH IN THE URAL HIGHLANDS

S. G. Shiyatov, V. S. Mazepa

Institute of Plant and Animal Ecology, USSR Academy of Sciences, Ural Branch

G. Fritts

Arizona State University, USA

The study was aimed at conducting a statistical analysis of the impact of climate elements on the annual radial growth of trees in the Polar, Subpolar, Northern and Southern Ural. The effect of thermal regime and humidity on tree growth was assessed. Species suitable for climate element reconstruction were determined.

ДИНАМИКА РАЗМЕРОВ ПОПУЛЯЦИЙ В ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЯХ

Н. А. Аджабян

Вычислительный центр АН Армении

Д. О. Логофет

Институт физики атмосферы АН СССР

1. Введение

Зависимость распределения и численности популяции от источников питания описана в экологии и продолжает служить предметом активных исследований. В частности, считается установленным, что «. . .структура и деятельность сообществ в значительной мере зависят от наличия пищи, а видовые или индивидуальные особенности многих процессов связаны с местом вида в трофической цепи и способом добывания пищи» [9, с. 10].

В математической теории трофических цепей, предлагавшейся в работе [8, гл. V], существование цепи с определенным числом трофических уровней понималось как существование и устойчивость по Ляпунову модельного равновесия определенного вида. Вместе с тем, как признают сами авторы этой теории [5, 14], устойчивость по Ляпунову является наиболее сильным из формальных требований к свойствам модели, которые можно отождествлять со стабильностью системы в экологическом смысле. В ряде случаев это сильное требование может быть ослаблено и заменено, например, понятием устойчивости по Лагранжу или экологической стабильности в смысле Свирежева и Логофета [5, 14]. При этом естественно возникает вопрос, насколько расширятся полученные ранее области устойчивости в пространстве параметров модели и приведет ли такая замена к какому-либо принципиальному изменению экологически интерпретируемых выводов из математической теории.

В настоящей работе исследуется область экологической стабильности трофических цепей, которые представляют собой «модели почти вольтерровского типа», описанные в [8]. Рассматриваются незамкнутые трофические цепи, в которых не учитывается преобразование отмершей биомассы в ресурс. Предложенный в [5] метод исследования лагранжевой устойчивости предполагает

преобразование уравнений, описывающих динамику сообщества, к системе уравнений с постоянно действующими возмущениями и оценивание малых возмущений, при которых систему можно считать близкой к системе без постоянно действующих возмущений. Экостабильность тогда следует из теорем, утверждающих, что близкие системы должны иметь качественно такое же поведение. Оценка малости возмущений, при которых систему можно считать близкой, существенно зависит от характера устойчивости решений невозмущенных уравнений. Для двухвидовой модели хищник—жертва с нелинейной трофической функцией оценка области экостабильности приведена в [1].

Устойчивость динамики сообществ в математической экологии часто связывается с условиями ограниченности решений модельных уравнений [11, 13—15]. Исследование стабильности, называемой «permanence», «persistence», также предполагает преобразование к специальному виду исходной системы. Эти преобразования применимы к конкретным типам уравнений, в частности к уравнениям Лотки—Вольтерра в [13, 15].

Основная система модельных уравнений и замена переменных для ее преобразования представлены во втором разделе. Нижняя граница области экостабильности соответствует области устойчивости нулевого решения преобразованной системы. Расширение границ области стабильности может быть получено путем исследования решений, возникающих при бифуркации вследствие нелинейности трофической функции.

В третьем разделе рассматриваются глобальные бифуркации положения равновесия для нахождения периодических решений. Глобальные бифуркации влекут бифуркации Хопфа, но, в отличие от них, в многомерном случае легче применимы практически. Качественное описание динамики в рассматриваемом случае может быть получено переходом к системе связанных осцилляторов. Детальный обзор исследования периодических решений при глобальных бифуркациях приведен в [12], критерии их устойчивости в виде алгебраических неравенств на коэффициенты тейлоровских разложений рассматриваются в [10]. Область экостабильности, полученная методом оценки лагранжевой устойчивости, сравнивается с результатами, вытекающими из теоремы о перманентности [15].

Осцилляторные решения модельной системы определяют условия возникновения незатухающих колебаний биомасс видов на различных уровнях трофической цепи. Динамика системы связанных осцилляторов дает интерпретацию феномена, называемого парадоксальными трофическими цепями [8].

При определении экологической стабильности возможно выявление параметров сообщества, «глобально» характеризующих ее поведение. Для модели хищник—жертва, например, таким параметром является тип трофической функции [1]. Для трофических цепей существенно также определение реакции на возмущения в различных точках цепи.

2. Уравнения модели и их преобразование

Система дифференциальных уравнений для незамкнутой трофической цепи, схема которой приведена на рис. 1, имеет следующий вид [7, 8]:

$$dN_0/dt = Q - V_0(N_0)/N_1,$$
$$dN_i/dt = k_i V_{i-1}(N_{i-1}) N_i - V_i(N_i) N_{i+1} - m_i N_i, \qquad (1)$$

где N_i — биомасса i-го вида, Q — скорость поступления внешнего ресурса, V_i — трофическая функция хищника на i-м уровне, k_i — доля биомассы $(i-1)$-го вида, которая идет на воспроизводство i-го вида, m_i — коэффициент смертности вида на i-м уровне.

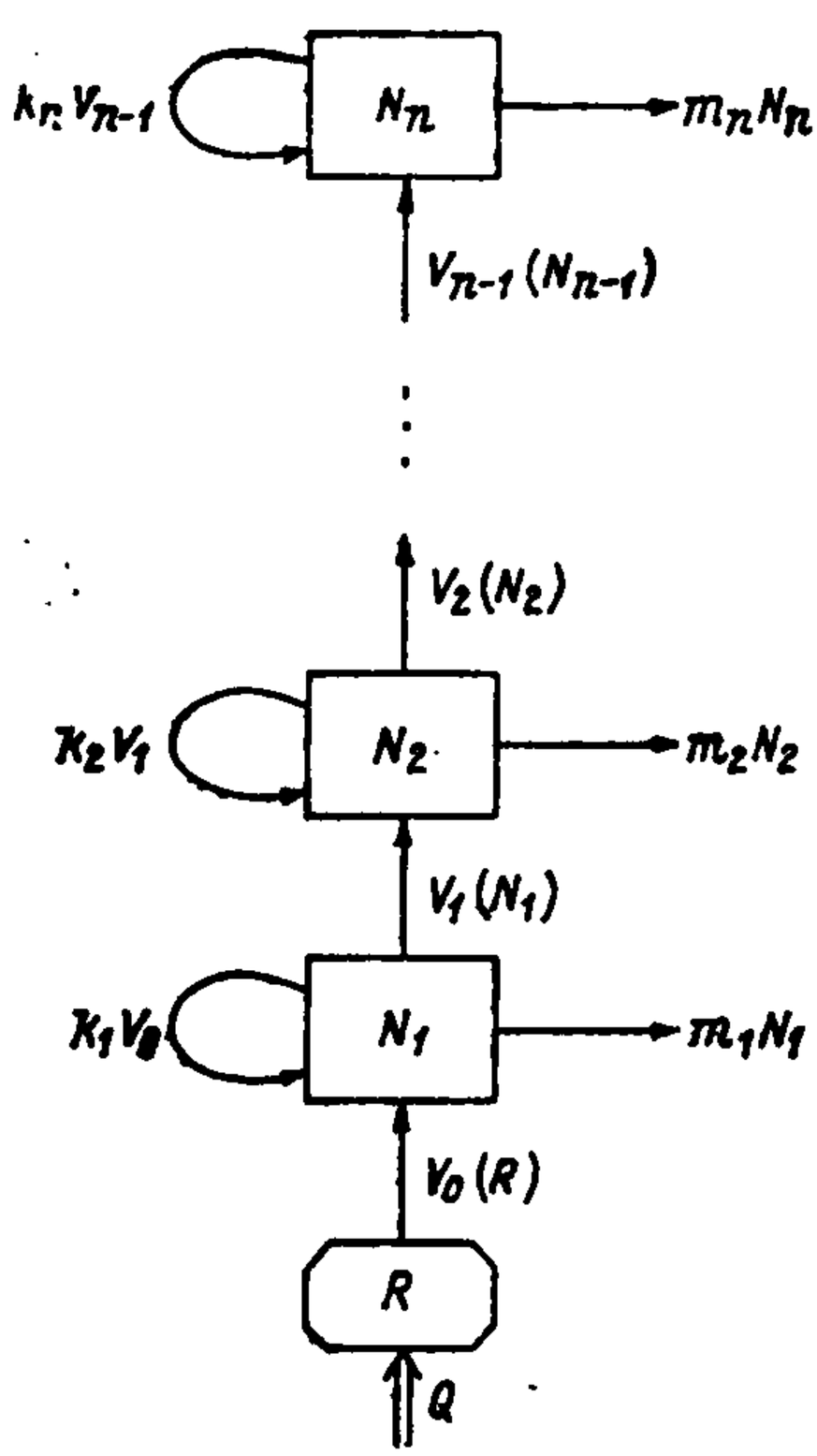


Рис. 1. Схема незамкнутой трофической цепи.

Переменные в прямоугольниках — запасы биомассы на соответствующих трофических уровнях, стрелки — потоки биомассы в результате потребления и смертности.

Изменение биомассы i-го вида в модели, описываемой уравнениями (1), ограничивается наличием и доступностью жертв, т. е. зависит от численности популяции $(i-1)$-го уровня. Каждый вид, кроме расположенного на вершине трофической цепи, служит пищей вышерасположенному. Трофические цепи, таким образом, представляют собой модель энергетических взаимодействий сообщества популяций, виды в котором иерархически связаны отношением хищник—жертва. На нулевом уровне такой структуры находится ресурс. Зависимость переноса энергии от поведенческих особенностей взаимодействующих партнеров отражается трофическими функциями. В незамкнутых трофических цепях перенос энергии вследствие преобразования отмершей биомассы в ресурс не учитывается.

Трофические функции предполагаются двух типов, соответственно классификации по Холлингу (кривые *1* и *2* на рис. 2). Функция S-образного типа характерна для сложных взаимодействий трофических партнеров, в частности, когда хищники способны к обучению или жертвы могут вырабатывать защитную стратегию [7]. Для растительноядных на первом уровне естественно предполагать линейную зависимость от потребляемого ресурса.

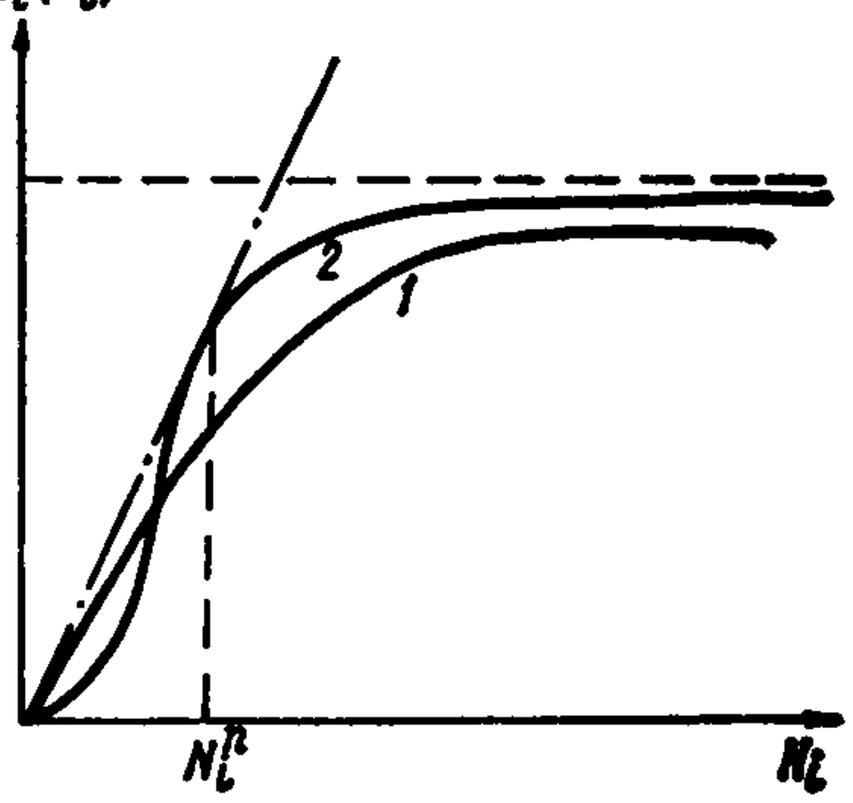


Рис. 2. Типы трофических функций.

Условия существования и устойчивость трофической цепи фиксированной длины, отождествляемые с условиями существования и устойчивости соответствующих равновесий исследованы в [7, 8]. Рождение предельного цикла в результате бифуркации Андронова—Хопфа для системы (1) при $n = 2$ и гиперболических трофических функциях (рис. 2, кривая *1*) показано в [7].

Рассмотрим решения уравнения трофической цепи, применяя алгоритм определения области устойчивости по Лагранжу для модельных экосистем [2, 5]. Система уравнений (1) преобразуется к виду:

$$\frac{d\xi_0}{dt} = \left[\frac{Q}{N_0^0 e^{\xi_0}} - \frac{Q}{N_0^0}\right] + N_1^0\left[w_0(0,\ N_0^0) - w_0(\xi_0,\ N_0^0)e^{\xi_1}\right],$$

$$\frac{d\xi_i}{dt} = k_i N_{i-1}^0\left[w_{i-1}(\xi_{i-1},\ N_{i-1}^0)\,e^{\xi_{i-1}} - w_{i-1}(0,\ N_{i-1}^0)\right] +$$

$$+ N_{i-1}^0\left[w_i(0,\ N_i^0) - w_i(\xi_i,\ N_i^0)\,e^{\xi_{i+1}}\right] + B_i, \qquad (2)$$

где $\xi_i = \ln(N_i/N_i^0)$, N_i^0 — начальные условия решений системы (1);

$$w_i(\xi_i,\ N_i) = \frac{V\left(N_i^0 e^{\xi_i}\right)}{N_i^0 e^{\xi_i}},$$

$$B_0 = \frac{Q}{N_0^0} - w_0'(0,\ N_0^0)\,N_1^0,$$

$$B_i = k_i w_{i-1}(0,\ N_{i-1}^0) - w_i(0,\ N_i^0)\,N_{i+1}^0 - m_i.$$

Функции $W_i(\xi_i, N_i^0)$ представляют удельные трофические функции $w_i(N_i) = V_i(N_i)/N_i^0$, введенные в [5], после замены переменных

$$N_i = N_i^0 e^{\xi_i}$$

(рис. 3).

Стабильность определяется как наличие нетривиальной области устойчивости при п. д. в. тривиального решения $\xi_i^* = 0$ в пространстве параметров $\{N_0^0, \ldots, N_n^0\}$. Матрица линеаризации системы (2) в равновесии есть трехдиагональная матрица размерности $(n+1)\times(n+1)$ следующей структуры:

$$C = \|c_{i,j}\| = \begin{Vmatrix} -b_0 - d_0 & & & & \\ b_1 - h_1 - d_1 & & & & \\ & \cdot & \cdot & \cdot & \\ & & \cdot & \cdot & \cdot \\ & & & \cdot & \cdot \\ & & & b_{n-1} - h_{n-1} - d_{n-1} & \\ & & & b_n - h_n & \end{Vmatrix}. \qquad (3)$$

Матрица C устойчива при любых b_i, $d_i > 0$ и $h_i \geqslant 0$ [8]. Для системы (2) величины $c_{i,j}$ имеют следующий вид:

$$c_{0,0} = -\frac{Q}{N_0^0} - N_1^0 w_0'(0, N_0^0);$$

$$c_{i,i} = -N_{i+1}^0 w_i'(0, N_i^0),$$

$$w_i' = \left.\frac{\partial w_i(\xi_i N_i^0)}{\partial \xi_i}\right|_{\xi_i = 0}; \qquad (4)$$

$$c_{i,i+1} = -N_{i+1}^0 w_i(0, N_i^0);$$

$$c_{i-1,i} = k_i N_{i-1}^0 [w_{i-1}'(0, N_{i-1}^0) + w_{i-1}(0, N_{i-1}^0)], \quad i = 1, \ldots, n$$

Равновесие $\{\xi_0^*, \ldots, \xi_n^*\} = (0, \ldots, 0)$ системы (2) при достаточно малых возмущениях B_i устойчиво при следующих условиях:

$$[w_0'(0, N_0^0) \geqslant 0] V \{[w_0'(0, N_0^0)] < 0 \text{ и } \frac{Q}{N_0^0} \leqslant N_1^0 |w_0'(0, N_0^0)|\};$$

$$w_i(0, N_i^0) > 0;$$

$$w_i'(0, N_i^0) \geqslant 0, \quad i = 1, \ldots, n. \qquad (5)$$

В пространстве параметров $\{N_0^0, \ldots, N_n^0\}$ системы (2) для начальных значений биомасс популяций в трофической цепи из условий (5) следует оценка

$$\Omega_1 = \{N_i^0 : N_i^0 < N_i^n, \quad i = 0, \ldots, n\} \subset R^{n+1}, \tag{6}$$

где N_i^n — значения, при которых достигается максимум функций $w_i(0, N_i^0)$.

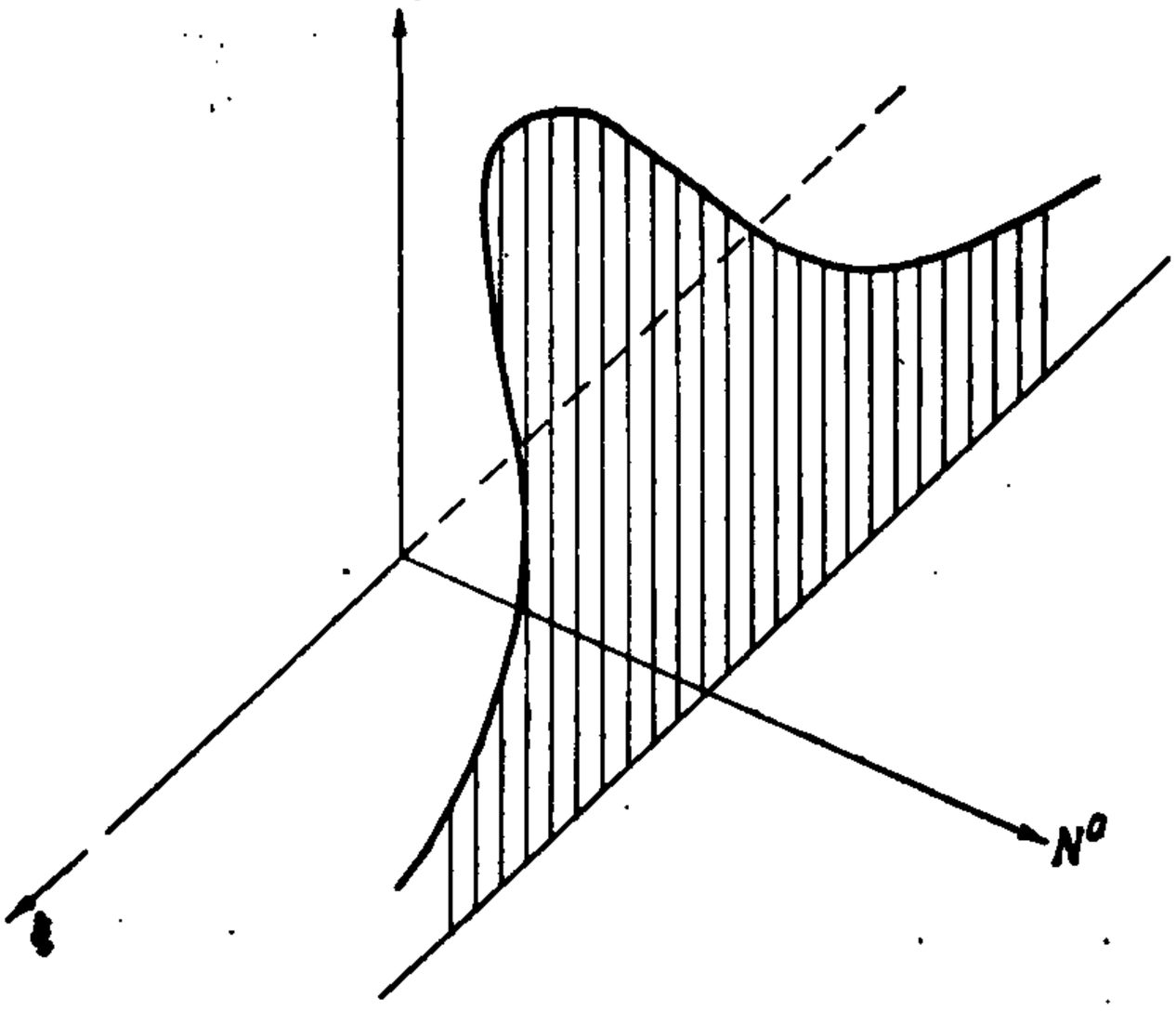


Рис. 3. Типичный вид зависимости удельной трофической функции от логарифма потребляемой биомассы при фиксированном начальном значении.

Колебания численностей популяций в окрестности равновесия для $N_i^0 \in \Omega_1$ на каждом уровне трофической цепи затухают.

Для определения устойчивости тривиального решения при п. д. в. применяется теорема Четаева—Малкина [5]. В методе исследования экостабильности функции B_i определяются уравнениями

$$B_i = \varphi_i(\xi^0, \mathbf{N}^0)|_{\xi^0=0}, \tag{7}$$

где $\xi^0 = (\xi_0^*, \ldots, \xi_n^*)$, $N^0 = (N_0^0, \ldots, N_n^0)$, через φ_i обозначена функция в правой части уравнения для ξ_i.

В системе (2) к компонентам функций п. д. в. отнесены коэффициенты m_i. Функции п. д. в. для системы (2) обращаются в нуль при значениях параметров

$$\frac{Q}{N_0^0} = N_1^0 w_0(0, N_0^0),$$

$$k_i w_{i-1}(0, N_{i-1}^0) N_{i-1}^0 = w_i(0, N_i^0) N_{i+1}^0 + m_i. \tag{8}$$

В модели трофической цепи возмущения B_i зависят от тех же параметров, которыми определяются условия устойчивости нуле-

вого решения невозмущенной (или укороченной) системы. Пределы, при которых изменение коэффициентов смертности вида приводит к потере Ляпуновской устойчивости, как видно из (8), также зависят от соотношения между w_i на последовательных уровнях.

Для уточнения оценок области стабильности необходимо исследование бифуркации положения равновесия при изменении параметров.

3. Периодические решения модели трофической цепи

Рассмотрим возможность возникновения незатухающих колебаний биомасс видов, не нарушающих стабильность трофической цепи. Условия (5) связывают устойчивость решений системы (2) с особенностями трофических функций и скорости поступления ресурса Q.

Для двух видов (N_1, N_2), взаимодействующих по типу хищник—жертва, уравнения модели после преобразования к новым переменным $\xi_1 = \ln(N_1/N_1^0)$ и $\xi_2 = \ln(N_2/N_2^0)$ имеют следующий вид [1]:

$$d\xi_1/dt = N_1^0[w(0, N_1^0) - w(\xi_1, N_1^0)e^{\xi_1}],$$

$$d\xi_2/dt = kN_1^0[w'(\xi_1, N_1)e^{\xi_1} - w(0, N_1^0)]. \quad (9)$$

Условие достаточности ресурса, необходимое для существования вида N_1, для системы (9) явно не указано, но предполагается выполненным. Бифуркация Андропова—Хопфа в этой системе возникает при значении параметра $\alpha = w'(0, N_1^0) = 0$, где, как и для трофической цепи, $\alpha = \partial w(\xi_1/N_1^0)/\partial\xi_1$ при $\xi_1 = 0$. Предельный цикл будет устойчивым, если выполняется условие

$$w''(0, N_1^0) < 0. \quad (10)$$

Функция $w_i(\xi_i, N_i^0)$ для пары видов (ξ_i, ξ_{i+1}) в случае S-образной трофической функции $V_i(N_i)$ для исходной модели свойством (10) обладает.

Обозначим значения $w_i(\xi_i, N_i^0)$ при $\xi_i = 0$ в n-мерном случае через $\alpha_i^{(0)}$, а производные в той же точке через $\alpha_i^{(l)}$, где l — порядок производной. Характер устойчивости решений модели, как видно из условий (5), меняется при $\alpha_i = 0$ для всех значений i.

Теорема 1. Пусть для параметров трофической цепи выполняется соотношение

$$\frac{Q}{N_0^0} = -N_1^0\alpha_0,$$

$$|\alpha_i| < \varepsilon, \quad \varepsilon > 0, \quad i = 1, \ldots, n. \quad (11)$$

Существует интегральное многообразие системы (2) гомеоморфное m-мерному тору, где $m \leqslant [(n+1)/2]$.

Доказательство. При значениях параметров, определяемых равенствами (11), матрица C преобразованием подобия может быть приведена к кососимметрической [4]. При размерности матрицы $(n+1)=2m$ (с учетом нулевого уровня) имеется m пар чисто мнимых собственных значений $\lambda_j=\pm i\omega_j$, $\omega_j>0$. Все собственные числа различны при условии

$$b_i=k_iN^0_{i-1}\alpha^{(0)}_i=N^0_i\left|\alpha^{(0)}_{i-1}\right|\neq 0, \quad i=1, \ldots, n. \tag{12}$$

В условие устойчивости входят коэффициенты системы, приведенной к нормальному виду с помощью замены переменных. Линейное приближение в случае m пар мнимых собственных значений представляет набор m независимых линейных осцилляторов. Уравнения этих осцилляторов имеют вид

$$\dot{x}_k=-\omega_k y_k, \quad \dot{y}=\omega_k x_k, \quad k=1, \ldots, m, \tag{13}$$

где x_k, y_k определяются линейным преобразованием $\xi=Qz$ с матрицей Q собственных векторов системы (2), $z=(x_1, y_1, \ldots, x_m, y_m)^T$. Коэффициенты разложения в ряд возмущающей функции порядка $l>1$ для системы осцилляторов, следовательно, должны содержать множитель $\sum_{k=1}^{l} m_k\lambda_k$. При приведении к нормальной форме выделяются составляющие с $\sum_{k=1}^{l} m_k\lambda_k=0$, называемые резонансными.

Резонансы такого рода иногда называют внутренними для отличия от тех, которые имеются при неавтономных возмущениях [10].

Предположим, что среди ω_j нет кратных и отсутствуют соотношения вида

$$\omega_l=\omega_j+\omega_k, \quad \omega_l=\omega_j+\omega_k+\omega_q,$$
$$l, j, k, q=1, \ldots, m. \tag{14}$$

Устойчивость решений исходной системы при условиях (14) определяется по модельной системе, рассмотренной в теореме Молчанова [10]:

$$\dot{z}_j=i\omega_j z_j+z_j\sum_k A_{jk}|z_k|^2, \quad j, k=1, \ldots, m, \tag{15}$$

где $z_k=x_k+iy_k$. Нелинейная составляющая в уравнениях (15) определяется тождественными резонансами четвертого порядка, т. е. резонансами вида $\lambda_j=\lambda_j^*+\lambda_k+\lambda_k^*$, где «*» обозначены сопряженные собственные значения.

Для определения устойчивости системы определяются уравнения интенсивности колебаний $\rho_j=|z_j|^2$, $\rho_j\geqslant 0$:

$$\dot{\rho}_j=\rho_j\sum_{k=1}^{n} a_{jk}\rho_k, \tag{16}$$

где $a_{jk}=2\,\mathrm{Re}A_{jk}$.

Траектории $\rho_j = \gamma_j s$ $(0 < s < \infty)$, называются инвариантными лучами. Лучи могут быть трех типов: растущие, убывающие и нейтральные в зависимости от знака $\sum_k a_k \gamma_k = c$.

Запишем уравнения исходной системы в виде

$$\dot{\xi} = f(\xi, \alpha), \tag{17}$$

где $\xi = (\xi_0, \ldots, \xi_n)$, $f = (f_0, \ldots, f_n)$, $\alpha = (\alpha_0, \ldots, \alpha_n)$.

Для исследования устойчивости решений при $\alpha = 0$ достаточно рассмотреть составляющие ряда Тейлора для $f_i (i = \overline{0, n})$ до третьего порядка включительно. Систему (17) с выделенным линейным приближением можно записать в виде:

$$\dot{\xi} = C\xi + B(\xi, \xi) + \xi D(\xi, \xi), \tag{18}$$

где B и D — квадратные матрицы порядка $2m$ со следующими элементами:

$$b_{0,0} = \frac{Q}{N_0^0} - N_1^0 \alpha_0^{(2)}, \quad d_{0,0} = -\frac{Q}{N_0^0} - N_1^0 \alpha_0^{(3)},$$

$$b_{i,i} = -N_{i+1}^0 \alpha_i^{(2)}, \quad d_{i,i} = -N_{i+1}^0 \alpha_i^{(3)},$$

$$b_{i,i+1} = -N_{i+1}^0 \alpha_i^{(0)}, \quad d_{i,i+1} = k_i N_{i-1}^0 \alpha_{i-1}^{(3)},$$

$$b_{i-1,i} = k_i N_{i-1}^0 \alpha_{i-1}^{(2)}, \quad d_{i-1,i} = -N_{i+1}^0 (\alpha_i^{(3)} + \alpha_i^{(0)}), \quad i = 1, \ldots, n. \tag{19}$$

При линейном преобразовании переменных ξ для приведения матрицы C к квазидиагональному виду, составляющие B и D необходимо умножить слева на матрицу Q^{-1}. Матрица C обладает ортонормированной полной системой собственных векторов, так как все λ_j различные.

Знаки элементов результирующей матрицы определяются элементами в столбцах матрицы B и D. При $|\alpha| < \varepsilon$, $\varepsilon \to 0$, можно выделить два случая.

1) $\alpha_i^{(2)} < 0$, $\alpha_i^{(3)} < 0$. При приведении системы к нормализованному виду знак элемента $a_{i,i}$ определяется элементами d_{ii}, $d_{i,i+1}$, $d_{i-1,i}$. Тривиальное условие асимптотической устойчивости $a_{ii} < 0$ в уравнениях (16) может быть выполнено для конкретных систем.

2) $\alpha_i^{(2)} > 0$, $\alpha_i^{(3)} > 0$. При увеличении значений $\alpha_i^{(0)} \to \alpha_{i\,\max}^{(0)}$ можно подобрать параметры N_i^0 и α_i на двух последовательных уровнях $(i, i+1)$ таким образом, что коэффициенты модельной системы $a_{ii} \to 0$.

При нечетномерной матрице C мы будем иметь критический случай: m пар мнимых корней и один нулевой. Нормальная форма

системы при отсутствии резонансных соотношений между ω_j имеет вид:

$$\dot{x} = b_0 x^2 + \sum b_j \rho_j + o(|v|^3), \quad \rho_j = |z_j|^2;$$

$$\dot{z}_k = i\omega_k z_k + A_k x z_k + o(|v|^3), \quad k = \overline{1,\ m}, \tag{20}$$

где z_k и x — переменные, полученные линейным преобразованием $\xi = Qv$ исходных переменных, причем $x = v_1$ соответствует нулевому корню и $z_k = v_k + iv_{k+1}$.

Положение равновесия $v = 0$ модельной системы (20) неустойчиво при $b_0 \neq 0$, причем при $b_0 > 0$ система имеет растущее решение [10]. Таким образом, в случае системы уравнений (20) необходимо учитывать квадратичные нелинейности исходной системы. В коэффициенты b_0 входят вторые производные функций f_j.

Точное вычисление коэффициентов нормальной формы представляет трудную процедуру при задании трофических функций в общем виде. При мнимых некратных λ_j число условий устойчивости, определяемых теоремой Молчанова, растет в зависимости от размерности матрицы C. Конкретные трофические цепи имеют длину $4 \div 5$. Собственные значения матрицы при $n = 4$ можно определить из уравнения

$$2\lambda^2 = -(b_1^2 + b_2^2 + b_3^2) \pm \sqrt{(b_1^2 - b_3^2)^2 + 2b_2^4 (b_1^2 + b_3^2)^2 + b_2^4}, \tag{21}$$

где b_i определяются формулой (12). Параметры преобразованной системы (20) сложным образом зависят от коэффициентов исходной модели. Переменные z_j, отвечающие $\lambda_1, \ldots, \lambda_m$ (комплексные для $\lambda = i\omega$ и вещественные для $\lambda = 0$), определяют редукцию n-мерной системы к m-мерной. Такое приведение [10] связано с наличием m-параметрической группы преобразований, относительно которых инвариантна система. По теореме о центральном многообразии, на котором получаются подсистемы при приведении к нормальной форме, следует существование инвариантного многообразия $\mathfrak{m}$ для (17), при малых α. При условии $\dot{\alpha}_j = 0$, многообразие $\mathfrak{m}$ становится интегральным. Теорема доказана.

Тождественные резонансы в трофической цепи, как следует из (19), могут приводить к сохранению асимптотической устойчивости положения равновесия. Предположим, что $\alpha_i^{(0)}$ для всех $i = 1, \ldots, n$, рассматриваемые как функции параметра t, представляют малые колебания относительно значения $a_{i\,\max}^{(0)}$. Решения трофической цепи будут представлять квазипериодические колебания, в общем случае затухающие. Устойчивость и неустойчивость решений, бифурцирующих при $\alpha = 0$, не меняются для возмущенной системы (16) вида

$$\dot{\xi} = f(\xi,\ \alpha) + \delta f(\xi,\ \alpha),$$

где $\delta f(\xi, \alpha)$ — малые автономные возмущения. Для возмущений B_i параметр малости $\delta = \max(\delta_0, \delta_i)$ определяется из выражений

$$\delta_0 = \frac{Q}{N_0^0} - N_1^0 \alpha_0^{(0)},$$

$$\delta_i = k_i N_{i-1}^0 \alpha_{i-1}^{(0)} - N_{i+1}^0 \alpha_i^{(0)} + m_i, \quad i = 1, \ldots, n. \qquad (22)$$

Решения трофической цепи, таким образом, параметризованы переменными z_j, представляющими движение с базисом частот m. Квазипериодическое решение можно трактовать как движение по тору.

При отсутствии резонансов (исключая тождественные) существуют системы с интегральным многообразием типа m-мерный тор. Сохранение асимптотической устойчивости тривиального равновесия зависит от скорости изменения удельных трофических функций при значениях, близких к $\alpha_{i\max}^{(0)}$.

Уравнение баланса жертвы [7] для каждой из пар хищник—жертва в трофической цепи отражается условием кососимметричности матрицы C. Условие (12) равенства для ξ_i «прироста за счет размножения и выедания хищниками» не выполняется только для $i = n$.

Бифуркация решений с параметром $\alpha = 0$ представляет простой метод выявления колебаний в системе, поведение которой можно считать предельным. При изменении условий $a_i \geqslant 0$ не на всех уровнях матрица линеаризации может иметь пару мнимых корней. Бифуркация Хопфа для $n > 2$ и последовательность локальных неустойчивостей в системе однозначно не определяются. Существование периодических режимов в открытых и частично замкнутых трофических цепях показано Ю. М. Свирежевым [7]. Условия вырождения инвариантного тора при резонансах представляют другой способ доказательства их существования, хотя и не определяют устойчивости возникающих решений.

Трофические цепи являются системами осцилляторов с переменными частотами, так как параметры системы могут медленно (по сравнению с периодом колебаний переменных) меняться. В двумерном случае внутреннего резонанса в системе не существует. Для $n > 3$ качественная картина усложняется хотя бы вследствие тождественных резонансов.

Поведение системы связанных осцилляторов классифицируются наличием соизмеримых соотношений между частотами $\omega_1, \ldots, \omega_m$. Точного выполнения соотношений типа $\omega_1 = 2\omega_2$ или $\omega_1 = 3\omega_2$ может и не быть. Для уточнения близости отношений между составляющими вектора частот вводится понятие μ-резонанса [3]. Величина μ для вектора $\omega_1, \ldots, \omega_m$ и некоторого целочисленного вектора $\mathbf{k}^* = (k_1^*, \ldots, k_m^*)$ определяется следующим образом:

$$|(\mathbf{k}^*, \boldsymbol{\omega})| = \mu, \quad \mu \geqslant 0. \qquad (23)$$

Если в некоторой задаче μ может считаться малой, то скалярное произведение $(\mathbf{k}^*, \boldsymbol{\omega})$ называется μ-резонансом. Степень мало-

сти μ может определяться ее отношением к наибольшей или наименьшей из частот. Порядком μ-резонанса называется число, равное норме вектора k^*:

$$\| \mathbf{k}^* \| = \sum_{s=1}^{m} | k_s^* |. \tag{24}$$

Для систем связанных осцилляторов с внутренними резонансами существенны резонансы первых четырех порядков [10].

Системы автономных дифференциальных уравнений при представлении набором связанных осцилляторов интерпретируются как возмущение гамильтоновой системы с функцией

$$H = \frac{1}{2} \sum \beta_k (x_k^2 + y_k^2), \tag{25}$$

где $\omega_k = |\beta_k|$.

Изменения параметров порождают возмущения β_k. Переменные модельной системы могут быть нормализованы таким образом, что энергия отдельного осциллятора запишется в виде $E_k = (x_k^2 + y_k^2)/2$. Для полной системы эти значения меняются со временем на величину порядка $O(|\xi|^3)$ [10]. При резонансных соотношениях энергия передается от осциллятора с частотой ω_i к осциллятору с частотой $\omega_k > \omega_i$. При $\omega_1 = 3\omega_2$ в двухчастотной системе возможна полная передача энергии от одного осциллятора к другому. При $m > 2$ требуется дополнительно также отсутствие других соизмеримых отношений между частотами. Устойчивостью при резонансе третьего порядка, как известно из динамики связанных осцилляторов [10], могут обладать только гамильтоновы системы. Гамильтонов случай соответствует в нормализованной системе (15) $a_{ii} = 0$ для всех i. Условия существования трофических цепей, называемых парадоксальными [8], численность или биомасса видов которых на верхних уровнях больше, чем на нижних, следуют из теоремы 1. Предположим, что функции V_i в исходной системе таковы, что существует интервал $0 \leqslant x \leqslant b$, на котором трофическая функция меняется линейно. Кривая удельной трофической функции (см. рис. 3) будет иметь форму трапеции. Передача энергии с одного уровня на другой, при этих предположениях, не будет уменьшаться. Удельные трофические функции со свойством $\alpha_i^{(2)} = 0$, $\alpha_i^{(3)} = 0$ при значениях близких к $\alpha_{i\,\max} \neq 0$ будем называть почти гиперболическими.

Утверждение. Численность видов N_i на верхних уровнях может быть больше, чем на нижних, для систем с почти гиперболическими трофическими функциями.

Для качественной оценки соотношений параметров, при которых возникают парадоксальные трофические цепи, вместо устойчивости модельных систем можно применить оценку времени нахождения решений в μ-резонансной полосе частот.

При резонансах происходит периодическое изменение ρ_i для осцилляторов (перекачка энергии). Полная энергия в трофической

цепи может меняться только при увеличении скорости поступления внешнего ресурса Q. Закону сохранения вещества передачи энергии в системе осцилляторов не противоречат, так как сохраняется $d(z_j - z_i)/dt = 0$. Критические значения Q, при которых возможны квазипериодические решения, зависят от N_1^0, N_0^0, $\alpha_0^{(0)}$. Решения существуют при значениях $\alpha_i^{(0)}$, близких к $\alpha_{i\,max}^{(0)} = 0$ на всех уровнях. Биологический смысл этого условия состоит в необходимости накопления начальных запасов энергии на каждом уровне. Накопленные запасы не должны уничтожаться слишком сильно, приводя ξ_i к равновесным значениям. Запасы ресурса, с другой стороны, не должны увеличиваться неограниченно. В трофической цепи с S-образными функциями ($\alpha_i^{(2)} < 0$, $i = \overline{1, n}$) уничтожение ресурса уменьшается после достижения хищником насыщения.

Рассмотрим систему уравнений (1) в исходных переменных при $V_0(N_0) = \alpha_0 N_0$, $V_i(N_i) = \alpha_i N_i$. В качестве линейной трофической функции V_i примем уравнения касательной к S-образной функции в точке N_i^n (см. рис. 2). Удельная скорость потребления ресурса (вида на $(i-1)$-м уровне) в такой системе больше, чем для уравнений с нелинейными трофическими функциями. Условие устойчивости нетривиального равновесия трофической цепи длины q ($q \leqslant n$) определяет верхнюю границу для параметра Q. Границы для скорости поступления ресурса Q в вольтерровской цепи, которой соответствует система (1), рассмотрены в [8]. Система в переменных ξ_i в случае линейных трофических функций имеет следующий вид:

$$d\xi_0/dt = \frac{Q}{N_0^0} - \alpha_0 N_1^0 e^{\xi_1} + B_0,$$

$$d\xi_i/dt = k_i \alpha_i N_{i-1}^0 e^{\xi_{i-1}} - \alpha_i N_{i+1}^0 e^{\xi_{i+1}} + B_i,$$

$$B_0 = \frac{Q}{N_0^0} - N_1^0 \alpha_0, \quad B_i = k_i \alpha_i N_{i-1}^0 - \alpha_i N_{i+1}^0 - m_i. \qquad (26)$$

Система (26) не интегрируема. При отсутствии резонансов и $Q/N_0^0 = N_1^0 |\alpha_0|$ интегралами линейной системы осцилляторов являются все $\dot{z}_j = i\omega_j z_j$. Приведем оценку верхней границы $Q_{кр}^*$ [8] для случая, когда параметры α_i, k_i и m_i одинаковы для всех видов:

$$Q^*(q) = \frac{m^2}{\alpha k^q (1-k)^2}\left(1 - 2k^{q/2} + k^q\right) \quad (q = 2m),$$

$$Q^*(q) = \frac{m^2}{\alpha k^q (1-k)^2}\left(1 - (1+k)\, k^{(q-1)^2} + k^q\right) \quad (q = 2m+1), \qquad (27)$$

где $\alpha = \alpha_i$, $m = m_i$. Соотношения (8) для B_i при замене переменных w_i на α_i соответствуют уравнениям, из которых определяются численности равновесных состояний $N_i^* = N_i^0$.

Теорема 2. Колебания в трофической цепи, моделируемой системой (2) с S-образными трофическими функциями, являются ограниченными при изменении параметров α_i в пределах:

$$\alpha_i \leqslant 0 \quad \text{и} \quad |\alpha_i| < \alpha_i^{(0)}, \quad i = 1, \ldots, n. \tag{28}$$

Доказательство. Элементы d_i матрицы C являются доминирующими в каждой строке, так как параметр $k_i < 1$. При $|\alpha_i| = \alpha_i^{(0)}$ матрица C может иметь кратные, а также нулевые собственные значения. Матрица C, вследствие $c_{i-1,\,i} = 0$, разложима. Нулевое значение легко определить при $|\alpha_i| = \alpha_i^{(0)}$ и $\alpha_{i+1} = 0$. В частности, при $i = 0$ можно определить скорость поступления ресурса, приводящую к неустойчивости

$$Q = N_0^0 N_1^0 |\alpha_0|, \quad \alpha_0 < 0 \quad \text{и} \quad |\alpha_0| = \alpha_0^{(0)}.$$

При нулевых собственных значениях положения равновесия могут терять устойчивость.

Для двукратного нулевого корня [10] показатель неустойчивости $\varkappa$ больше, чем для однократного. Показатель $\varkappa$ определяется по оценке величины опасных уклонений $\eta(\varepsilon)$ при потере устойчивости следующим образом:

$$\eta(\varepsilon) \leqslant K\varepsilon^{\varkappa}, \tag{29}$$

K — некоторая постоянная. Запишем исходную систему в виде

$$\dot{\mathbf{u}} = f(\mathbf{u}),$$

где $\mathbf{u} = (\xi_0, \ldots, \xi_n)$. Уравнение возмущенной системы записывается в виде

$$\mathbf{u} = f(\mathbf{u}) + \delta f(\mathbf{u}). \tag{30}$$

Неустойчивость для системы (17) уточняется следующим образом [10, теорема 45]: для возмущенной системы (30) существует решение $\mathbf{u}^{(\varepsilon)}(t)$, для которого

$$|\mathbf{u}^{(\varepsilon)}(0)| \leqslant \gamma_1 \varepsilon^{5/4}, \quad |\sup \mathbf{u}^{(\varepsilon)}(t)| \geqslant \gamma_2,$$

γ_k не зависят от ε и вида возмущения, $\gamma_k > 0$.

Биологический смысл ограничений очевиден: при условиях (28) скорость поступления ресурса на i-м уровне равна нулю.

Область стабильности трофической цепи в теоремах определяется в зависимости от изменения α_i, соответствующих производным функции $w_i(0, N_i^0)$ исходных переменных. Заметим, что частоты ω_j, как видно из оценки (14), зависят от параметров k_i, N_i^0, α_i. При равенстве или близких значениях частот ω_j, уже для двукратной пары имеет место неустойчивость. Для кратных частот

мнимых, так же как для кратных нулевых [10], показатель $\varkappa$ больше, чем для простых. Отсюда следует, что область колебательных режимов зависит от близости характеристик трофических партнеров.

Для систем с квадратичными нелинейностями, в частности систем Лотки—Вольтерра, метод определения устойчивости по Лагранжу приведен в [13]. Условия теоремы перманентности проверяются решением 2^{n+1} линейных равенств для системы размерности n. Линейная часть систем задана в диагональном виде, что упрощает приведение к однородной системе типа (16), используемой в теореме Молчанова.

Представление уравнений трофической цепи в виде системы связанных осцилляторов определяет оценки поведения системы по ее параметрам. Преобразование уравнений для исследования экологической стабильности, определенное в [13], и теорема перманентности, к сожалению, не приводят к получению качественных оценок.

Изменение характера устойчивости в уравнениях трофической цепи с п. д. в. рассматривалось вблизи критических точек. В вышеизложенном методе исследования экологической стабильности возмущения B_i не зависят от переменных системы и, следовательно, их влияние эквивалентно малым флуктуациям. Малые флуктуации нелинейных составляющих приводят к тому, что наблюдаемые частоты соответствуют некоторым образом усредненным частотам системы, а решения системы будут почти периодическими функциями.

При предположении почти периодичности функций $\alpha_i^{(0)}$ область фазовой плоскости, в которой осуществляются колебания в трофической цепи, увеличивается. Такое предположение отражает регуляторные механизмы, не учитываемые в трофической функции. В [7] приводится вывод: «„умный" потребитель противодействует циклической динамике, максимально эксплуатируя свой ресурс...». В реальных экосистемах в процессе эволюции вырабатываются механизмы взаимной адаптации, определяемые не только прямыми трофическими взаимодействиями. Пример взаимной адаптации, когда с помощью периодического голодания хищники сохраняют источник своего питания, приведен в [9].

Система осцилляторов рассматривалась нами с целью изучения свойств решений уравнений (2) после преобразования к системе с п. д. в. Для описания динамики вида на трофическом уровне необходимо определить связи этих осцилляций с колебаниями размеров популяций в исходной модели.

4. Колебания биомасс популяций в трофических цепях

Обратимся к интерпретации решений преобразованных уравнений модели для исходной трофической цепи. Изменение биомассы i-го вида лимитируется наличием и доступностью жертв; его зависимость от ресурса определяется парой хищник—жертва,

в которую входит i-й вид, и цепочкой последовательно связанных нижерасположенных популяций (см. рис. 1). С другой стороны, увеличение биомассы для пары видов (i, $i+1$)-го уровней ограничивается взаимодействием с видами верхних уровней. Каждый вид, кроме расположенного на вершине трофической цепи, участвует в двух конкурирующих процессах, взаимное влияние которых имеет тенденцию к стабилизации экосистемы. Эти процессы отражают описанную в экологии связь «...любой организм, точнее вид, приспосабливается как к определенному источнику питания, так и к тому, чтобы служить источником пищи» [9].

Пределы, в которых характеристики вида обеспечивают его «процветание», могут быть оценены параметрами, связанными с трофической функцией и начальными значениями численностей популяций. Из условия возникновения периодических решений модели (теорема 1) следует, что для стабильности каждый вид должен продолжать существование, даже если вид верхнего уровня достиг насыщения.

Оценить отдельные сообщества можно путем сравнения потоков энергии через систему за определенное время. В реальных трофических цепях численность животных высоких уровней обычно меньше численности на нижних уровнях. Объясняется это потерями энергии при переходе с одного уровня на другой. Скорость потока можно представить разностью между скоростями прироста и отмирания популяции и ее элиминации. Если не происходит увеличение естественной смертности, то элиминация вида может увеличиваться за счет его уничтожения хищником.

В реальных экосистемах структуры типа «парадоксальных трофических цепей» встречаются при эвтрофировании озер. Виды в таких цепях должны обладать способностью к быстрому наращиванию численности в ответ на улучшение условий среды, т. е. это виды с r-стратегией отбора [6]. В реальных экосистемах для таких видов характерны малые размеры тела. Примером такого вида является зоопланктон. Рассмотрим колебания численностей видов в иерархической системе с четырьмя уровнями: ресурс — фитопланктон — нехищный зоопланктон — хищный зоопланктон. При эвтрофировании не происходит сокращение числа видов: общий характер структуры сохраняется, но количественные соотношения изменяются. В экосистеме планктонного сообщества озера Севан [2], процессы эвтрофикации в котором выражены чрезвычайно резко, отмечалось существенное увеличение биомассы зоопланктона.

Изменение состояния озера характеризовалось улучшением условий обитания карповых рыб, к числу которых принадлежит севанская храмуля. Храмуля в возрасте 2—3 месяцев питается исключительно зоопланктоном, затем в возрасте 1 года питание носит смешанный характер (зоопланктон—зообентос), но с преобладанием зоопланктона. Планктонное сообщество, следовательно, составляет часть трофической цепи, в которую входит храмуля. Наиболее значительные изменения численности храмули

хорошо согласуются с изменениями экологического режима. Заметим также, что для рыб применяется характеристика «индекс наполнения желудка», аналогичная максимуму S-образной трофической функции. Кривая динамики общей численности популяции (рис. 4) приведена по данным работы [2], в которой показано также, что улов нельзя отнести к основным факторам, определяющим характер наблюдаемых популяционных изменений.

Уменьшение доступной энергии при переходе к каждому последующему звену ограничивает длину пищевых цепей. Но это

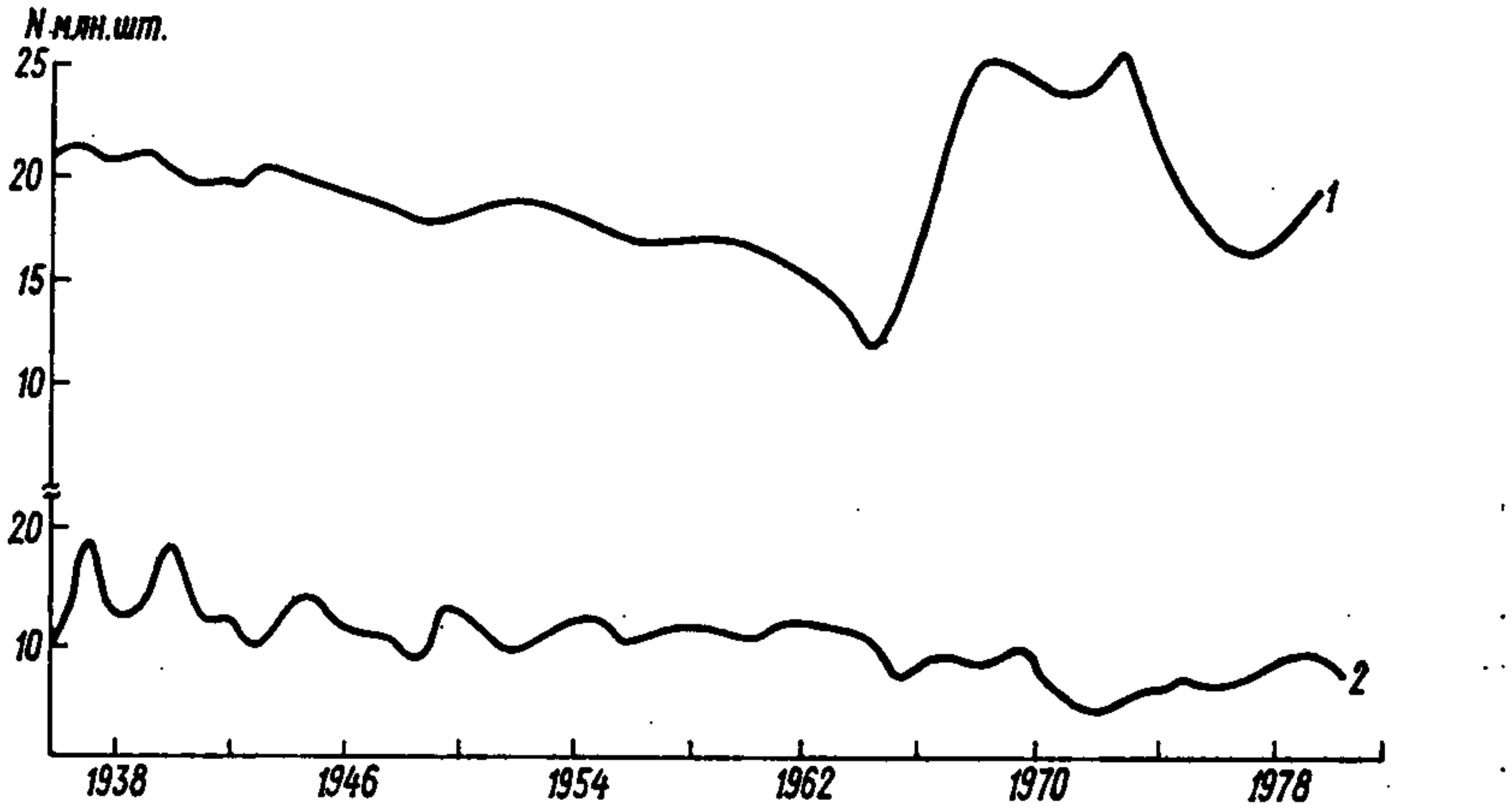


Рис. 4. Динамика абсолютной численности (*1*) и промысловых уловов (*2*) по годам.

не единственный фактор. В системах с малой продукцией ресурса, например в олиготрофных озерах, встречаются длинные трофические цепи. Короткие же цепи часто встречаются в очень продуктивных или эвтрофных озерах, как отмечает Одум [6].

Колебания в модели при нелинейных трофических функциях позволяют дать следующую интерпретацию этого факта. Увеличение ресурса на каждом уровне приводит к тому, что для трофических функций выполняется условие $\alpha_i^{(0)} = \alpha_{i\,\max}^{(0)}$. Дальнейшее увеличение скорости поступления ресурсов может приводить к резонансам и неустойчивым решениям. При малой продукции значение параметров α_i будут достаточно близки к нулю, и, следовательно, в экосистеме возможны только ограниченные колебания (теорема 2).

Заключение

Стабильность трофических цепей исследуется в зависимости от параметров и взаимодействия популяций. Различные механизмы внутрипопуляционного регулирования, например самолимитирование по численности, здесь не учитываются.

Как видно из описания динамики размеров популяций в трофических цепях, в случае S-образной функции взаимодействия колебания биомасс видов не приводят к уменьшению длины цепи. В стабильных трофических цепях должен существовать «запас» ресурса жертв (при $i > 1$), обеспечивающий существование хищника. Численность хищника на некотором уровне может почти не меняться.

Таким образом, расширение оценок области стабильности трофических цепей фиксированной длины, полученное путем анализа условий существования периодических режимов, позволяет дать модельное объяснение определенных наблюдений и эффектов, интерпретация которых в рамках прежней математической теории трофических цепей [1, 8] не удавалась. Среди таких эффектов, например, возможность существования цепей различной длины при одинаковой скорости поступления внешнего ресурса.

Зависимость колебаний ненулевой амплитуды от близости трофических функций служит частичным объяснением того, что «цепи паразитов короче цепей хищников» [6].

Колебания в стабильных сообществах могут применяться для интерпретации экспериментального тезиса: «Для увеличения продукции рыбы воздействие на верхнее звено пищевой цепи по крайней мере вдвое эффективнее воздействия на нижнее» [6]. В модели это воздействие можно рассматривать как увеличение смертности. Колебания последовательности пар хищник—жертва, при уменьшении численности вида на вершине цепи, приводят к увеличению скорости использования ресурса. Если виды достигли насыщения, употребление ресурса видом первого уровня ограничивается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аджабян Н. А. Экологическая стабильность системы хищник—жертва.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1988, т. 10.

2. Габриелян Б. К. Динамика популяционных параметров храмули озера Севан в связи с изменением режима водоема Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— М., 1988.

3. Гребенников Е. А., Рябов Ю. А. Конструктивные методы анализа нелинейных систем.— М.: Наука, 1979.— 432 с.

4. Ильин В. П., Кузнецов Ю. И. Трехдиагональные матрицы и их приложения.— М.: Наука, 1985.— 208 с.

5. Логофет Д. О., Свирежев Ю. М. Экологическая стабильность и лагранжева устойчивость. Новый взгляд на проблему.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 253—258.

6. Одум Ю. Экология. Т. 2.— М.: Мир, 1986.— 376 с.

7. Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии.— М.: Наука, 1987.— 368 с.

8. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ.— М.: Наука, 1978.— 352 с.

9. Уголев А. М. Трофология — междисциплинарная наука.— Природа, 1987, № 2, с. 3—14.

10. Хазин Л. Г., Шноль Э. Э. Устойчивость критических положений равновесия.— Пущино, 1985.

11. Erbe L. H., Freedman H. I. Modelling persistence and mutual interference among subpopulations of ecological communities.— J. Math. Biol., 1985, v. 47, p. 295—304.
12. Fiedler B. Global bifurcation of periodic solution with symmetry.— Lecture Notes in Math., 1988, v. 1309.
13. Kirlinger G. Permanence of some ecological systems with several predators and one prey.— J. Math. Biol., 1988, v. 26, p. 217—232.
14. Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Complicated dynamics in simple models of ecological systems.— Math. Research, 1985, 23, p. 13—22.
15. Wolfgang J. A permanence theorem for replicator and Lotka—Volterra systems.— J. Math. Biol., 1987, v. 25, p. 411—422.

POPULATION SIZE DYNAMICS IN TROPHIC CHAINS

N. A. Adzhabyan

Computation Centre, Armenian Academy of Sciences

D. O. Logofet

Institute of Atmospheric Physics, USSR Academy of Sciences

Solutions of the systems of differential equations modelling trophic chains are discussed. Trophic chains are considered as ecosystem structures with a "predator—prey" type of species interaction, dead biomass transformation transfer not being taken into account. The conditions are determined under which non-destructive fluctuations occur within a chain. The stability area of a trophic chain is determined by limited population biomass fluctuations corresponding to almost periodic model solutions and by solutions on trophic chain equilibrium stability. The trophic chain stability is studied by a Lagrangian stability assessment method. The paper shows the possibility of species coexistence at trophic levels, parameters varying within broad limits.

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДАННЫХ ПО ГЛОБАЛЬНОМУ ИНДЕКСУ ВЕГЕТАЦИИ

М. Я. Антоновский

Международный институт прикладных системных исследований, Австрия

В. М. Бухштабер, Л. С. Векслер

НПО «Всесоюзный научно-исследовательский институт физико-технических и радиотехнических измерений»

Ж. П. Малингро

Объединенный научно-исследовательский центр при Комиссии Европейского экономического сообщества, Италия

Данные о глобальном индексе вегетации стали доступны после установки на сети метеорологических спутников усовершенствованных радиометров высокой чувствительности (AVHRR). Физи-

ческим процессом, лежащим в основе получения таких данных, является фотосинтез, происходящий в зеленом листе после поглощения солнечного излучения в узком интервале 0,4—0,7 мкм. Это означает, что в отраженном от земной поверхности излучении этот интервал ослаблен в соответствии с активностью (объемом) наземной биомассы. Таким образом, разность между отраженным излучением в интервале поглощения и в соседних интервалах спектра характеризует вегетационную активность наблюдаемого растительного покрова.

В качестве одной из характеристик активности наземной растительности принят нормализованный дифференциальный вегетационный индекс NDVI, определяемый следующим образом:

$$\mathrm{NDVI} = \frac{C_2 - C_1}{C_2 + C_1},$$

где C_1 — значение интенсивности в интервале поглощения фотосинтеза 0,55—0,68 мкм, C_2 — значение отраженной интенсивности, соответствующей интервалу спектра 0,73—1,10 мкм. Значения интенсивности получены с помощью высокочувствительных радиометров AVHRR, установленных на метеорологических спутниках НУОА.

Возможностям использования временны́х рядов NDVI для характеристики состояния и динамики растительного покрова Земли посвящен ряд научных исследований. Среди них отметим серию работ [7—9], в которых отрабатывается применение различных методов статистического анализа данных к проблеме характеризации и классификации растительных покровов Африки, Северной и Южной Америки по кривым NDVI. Например, в работе [8], посвященной растительному покрову Южной Америки, был проведен сравнительный анализ результатов, получаемых различными методами классификации, на основе обучающей выборки. В качестве обучающей выборки был использован массив кривых NDVI, полученных в результате годичных спутниковых наблюдений и разделенных, согласно данным наземных исследований, на 16 классов по характеру растительности.

Настоящая работа посвящена исследованию информативности NDVI как обобщенной характеристики активности растительной биомассы. Основная задача — выявить и оценить пространственно-временну́ю динамику кривых NDVI и связать ее со структурными изменениями в наблюдаемых экосистемах.

Массив данных, на которых проводилось исследование, получен в рамках соглашения между НАСА и Объединенным научно-исследовательским центром JRC CEC. Массив состоит из выборки временны́х рядов NDVI, рассчитанных по результатам спектральных спутниковых наблюдений. Данные представляют собой месячные значения вегетационного индекса, полученные стандартной процедурой максимизации. В выборке представлены ряды наблюдений в период с января 1982 г. по декабрь 1988 г. для 40 пунктов тропической и субтропической Западной Африки

в бассейне рек Нигера (10 пунктов) и Конго (30 пунктов). Местоположение и краткое описание каждого пункта наблюдения приведены в табл. 1.

Каждый пункт называется экосистемой, т. е. в настоящей работе рассматривается 40 экосистем. Экосистемы представляют различные типы растительности — экотипы: травяная, кустарниковая, лесистая саванна, саванна с остатками первичного леса, тропический дождевой лес, сезонный лес, вторичный лес с включением сельскохозяйственных угодий, а также различные переходные зоны. Необходимо отметить, что исходное краткое описание экосистемы не всегда является безусловным, так как возможны, например, различные соотношения леса и открытых пространств как в зоне лесной саванны, так и в переходных зонах. Кроме того, экосистемы, которые, согласно исходному описанию, должны иметь активную растительность, после пожаров дают, естественно, кривую NDVI, соответствующую низкой активности. В связи с этим важно проанализировать, насколько исходное описание экосистемы соответствует информации, которую можно извлечь из кривых NDVI математическими методами.

Достоинством исследуемой выборки является то, что она содержит кривые NDVI для близких и далеких географически экосистем одинакового и разных экотипов, наблюдаемых в течение достаточно длительного времени. Это позволяет ставить задачи о модели (стандарте) кривой NDVI как для данной экосистемы, так и для фиксированного экотипа.

Для решения таких задач необходимо построить в терминах кривых NDVI статистически информативное описание экотипов и экосистем в смысле критериев распознавания образов.

Рассмотрим сначала, какую информацию можно извлечь из кривых NDVI непосредственно без математической обработки, а только используя метод статистического портрета. Отметим, что этот метод широко используется в работах по NDVI (см., например, [5, 8, 9]).

Изобразим на одном графике (рис. 1) кривые NDVI за 7 лет для экосистем 1, 2 и 3, которые географически близки и относятся по исходному описанию к одному экотипу, согласно табл. 1. Из рис. 1 видно, что у этих кривых общего намного больше, чем различного. Это дает основание для гипотезы, что общее связано с их принадлежностью к одному экотипу. Для подтверждения гипотезы рассмотрим кривые NDVI на рис. 2 для географически близких экосистем разных экотипов: экосистемы 5 (травяная саванна) и экосистемы 10 (вторичный лес). Из рис. 2 видно, что размах (max — min) кривой NDVI для экосистемы 5 существенно больше размаха кривой NDVI для экосистемы 10. Для проверки гипотезы о том, что различие обусловлено различие экотипов, а не другими факторами, мы специально подобрали географически близкие экосистемы. В самом деле, низкие значения NDVI должны содержательно говорить о низкой активности растительной биомассы, но иногда низкие значения могут быть связаны с усло-

Таблица 1

Координаты и краткое описание экосистем

№	Ширина	Долгота	Краткое описание
1	8° 18′	—8° 16′	Вторичный лес с плантациями
2	7 65	—8 78	То же
3	7 99	—8 61	„
4	6 89	—9 79	Тропический дождевой лес
5	8 67	—8 62	Травяная саванна
6	9 01	—8 99	Кустарниковая саванна с частыми пожарами
7	10 31	—9 13	Лесная саванна с сельскохозяйственными участками
8	6 57	—2 16	Тропический дождевой лес
9	9 69	—10 42	Лесисто-кустарниковая саванна
10	8 40	—9 30	Вторичный лес с остатками первичного
11	3 16	21 71	Первичный дождевой лес
12	96	21 94	То же
13	—1 15	19 69	Первичный дождевой лес (болото)
14	—9 5	24 02	Первичный дождевой лес
15	1 92	27 47	То же
16	4 12	21 16	„
17	4 15	19 94	Переходная зона: лесистая саванна
18	4 67	19 24	То же, но немного ближе к саванне
19	3 98	16 62	Тропический лес на границе с саванной
20	4 88	17 38	Лесистая саванна
21	5 57	16 28	Лесистая саванна
22	5 16	13 52	То же
23	5 22	11 60	Тропический дождевой лес
24	4 95	14 83	Остатки леса в саванне
25	7 87	19 86	Лесистая саванна
26	7 28	22 14	Лесистая саванна северного образца
27	6 26	21 38	Остатки (сезонного?) леса в переходной зоне
28	5 29	23 09	То же
29	5 85	25 46	?
30	—3 49	15 04	Саванна или безлесые участки
31	—1 38	14 27	Саванна или очищенные участки
32	1 58	18 54	Дождевой лес (болото?)
33	07	18 59	Дождевой лес
34	—3 30	17 31	Лес (саванна?)
35	—4 73	24 67	Саванна на границе с лесом
36	—3 28	24 17	Дождевой лес
37	—5 69	26 4	Лес
38	—2 87	27 31	Переход к полутропическим высокогорьям
39	14	25 88	Лесные галереи (вторичные формации?)
40	1 00	36 61	Первичный тропический лес

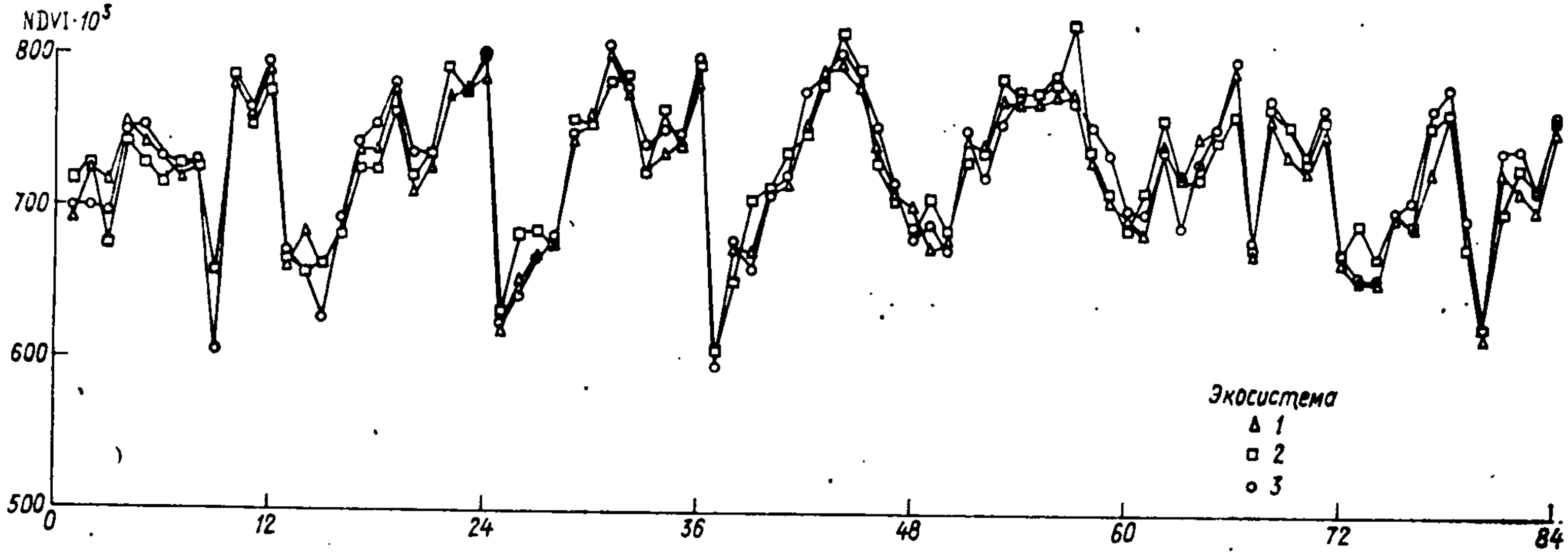


Рис. 1. Кривые NDVI для экосистем 1, 2, 3 (вторичный лес с плантациями).

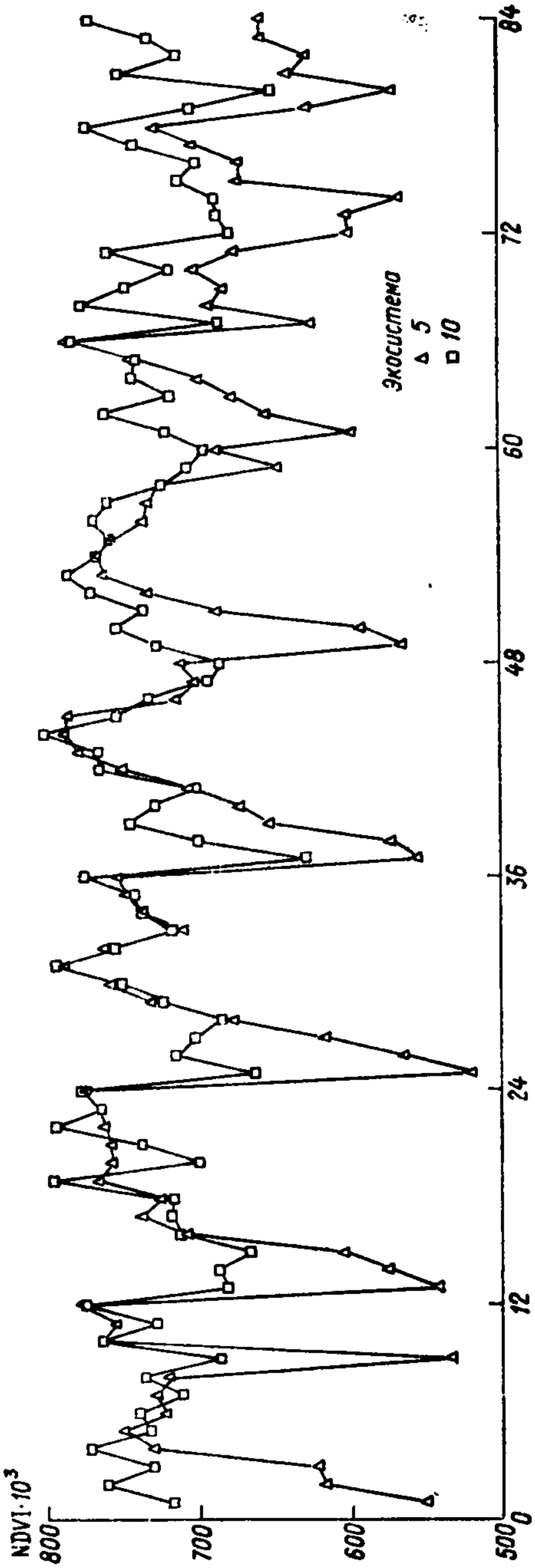


Рис. 2. Кривые NDVI для экосистем 5 (травяная саванна) и 10 (вторичный лес).

виями снятия данных, например с облачностью. Но так как мы взяли одновременные данные в географически близких пунктах, то можно быть уверенным, что все мешающие факторы действовали для этих экосистем одинаково и активность растительности экосистемы 5 в среднем была меньше активности растительности экосистемы 10 за весь период наблюдения с 1982 по 1988 г.

В работах ряда авторов (см., например, [6, 7, 9]) убедительно показано на разных данных, что кривые NVDI позволяют различать экотипы с разной активностью растительного покрова. Проведенный выше анализ показывает, что и для исследуемого массива данных кривые NDVI могут служить информативной обобщенной характеристикой активности растительного покрова.

Анализ кривых NDVI методами многомерного статистического анализа

Годовой цикл играет фундаментальную роль в жизни растительного покрова. Это позволяет разбить семилетний диапазон наблюдений для каждой экосистемы на семь годичных интервалов и представить многолетний вегетационный процесс для данной экосистемы в виде набора кривых NDVI, каждая из которых отражает специфические особенности изучаемой экосистемы и в то же время содержит мешающую информацию (погода, погрешности измерения и т. д.). При этом подходе исходный массив из 40 кривых преобразуется в 40 выборок из семи 12-мерных векторов, каждый из которых соответствует одному году наблюдения.

При таком представлении массива данных для его исследования можно применять одновременно подходы и методы анализа многомерных временны́х рядов и многомерного статистического анализа. Задачи такого исследования следующие:

1) отделение полезной информации от шума;
2) построение стандарта временно́й зависимости NDVI для каждой отдельной экосистемы и каждого отдельного экотипа;
3) разработка критериев сравнения стандартной и фактической кривой;
4) математическое и статистическое моделирование кривых NDVI;
5) анализ возможностей использования моделей для предсказания временно́й динамики в зависимости от сценариев различных возмущающих воздействий, включая климатические изменения.

Опишем теперь сценарий и результаты нашего исследования массива данных. Сценарий естественным образом разбивается на четыре этапа:

1) статистический портрет,
2) компонентный и факторный анализ,
3) гистограммный анализ,
4) кластерный анализ.

Последовательность этапов имеет принципиальное значение. Она отражает логику исследования: обнаружение статистически значимых закономерностей в данных; выработка информативных описаний этих закономерностей; построение стандартов поведения годовых реализаций и выявление экосистем, в которых за период наблюдения происходила структурная перестройка; построение признаков годовых реализаций кривых NDVI, для которых упорядочение по шкале значений этих признаков согласуется с качественной информацией об активности растительного покрова; иерархическая классификация кривых NDVI для автоматического восстановления структуры взаимосвязей между экосистемами.

1. **Статистический портрет.** Изобразим семь 12-мерных векторов годовых измерений NDVI на одном графике. Полученная картина называется статистическим портретом этой кривой. Такой подход применяется, когда рассматриваются реализации одного процесса с целью получить статистический стандарт (эталон) реализации и визуально оценить характер отклонений реализаций от стандарта.

Переход от временны́х рядов NDVI к их статистическим портретам позволяет применить структурные методы распознавания образов [4] для выработки признаков, позволяющих надежно относить к одному классу портреты, соответствующие одному экотипу, и к разным классам — для разных экотипов.

Анализ статистических портретов 40 экосистем показывает, что большинство из них подобно статистическим портретам на рис. 3, подтверждают исходную гипотезу о существовании стандартного (эталонного) поведении годовой реализации кривой NDVI. Рассмотрение характера отклонений конкретных реализаций от предполагаемого стандарта позволяет заметить, что имеются большие отклонения, как правило, в сторону меньших значений NDVI. Это согласуется с содержательной информацией о том, что факторы, обусловливающие погрешности, например облачность, в данных NDVI, как правило, приводят к значениям, меньшим реальных. Выбор метода оценивания стандартного поведения является самостоятельной задачей, для решения которой необходим большой объем информации. В настоящей работе в качестве оценки стандартного поведения мы выбрали медианную оценку, т. е. оценкой стандартного поведения в данный месяц считается медиана ряда из семи значений NDVI, наблюдаемых в этот месяц за весь период наблюдения. Основным преимуществом этой оценки по сравнению, например, с оценкой средними, является то, что она более устойчива относительно больших выбросов. В пользу этой оценки говорит и то, что использование ее в последующем анализе (см. факторный и гистограммный анализ) приводит к интерпретируемым результатам.

Отметим, что построение для каждой кривой NDVI стандарта ее годового поведения дает не только компактное, информативное описание этой кривой в тех случаях, когда исходная гипотеза под-

тверждается, но и позволяет обнаруживать структурные изменения в ней, когда гипотеза явно не подтверждается.

Для демонстрации таких возможностей метода статистического портрета рассмотрим более детально типичные примеры статистических портретов.

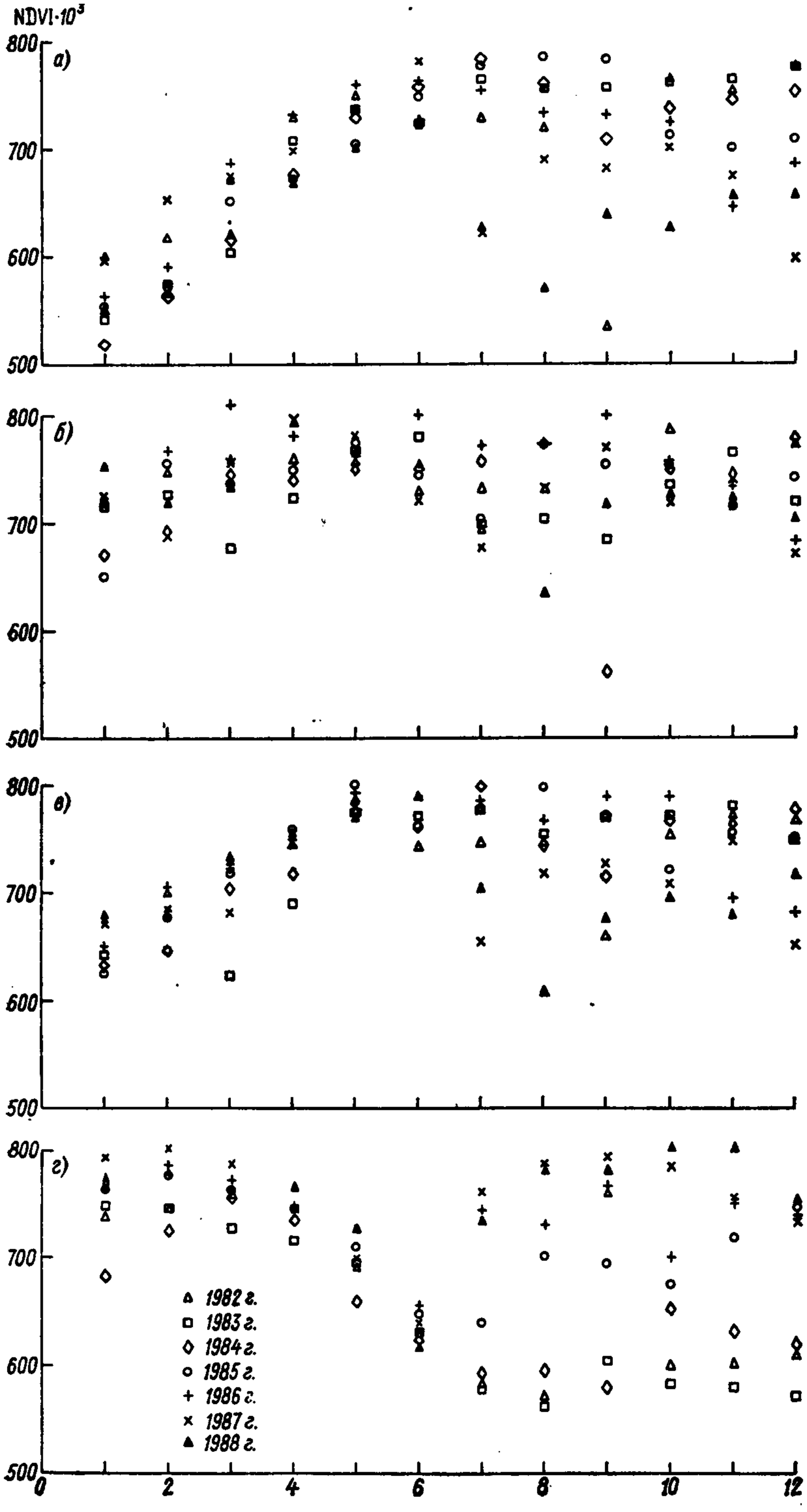
Сопоставим кривую NDVI экосистемы 5 (травяная саванна) на рис. 2 и ее статистический портрет (рис. 3 *а*). Эффект очевиден. Разглядывая рис. 2, трудно описать общее и специфическое в семи годовых реализациях кривой NDVI. В то же время из рис. 3 можно сделать ряд определенных выводов. Так, например, в первой половине года — от января до июня — годовые реализации ведут себя достаточно регулярно, их дисперсия относительно невелика. Во второй половине года — от июля до декабря — в реализациях имеются явные выбросы (например, в сентябре 1982 г., августе 1988 г.), поведение реализаций нерегулярно. Такое описание кривой NDVI позволяет поставить перед интерпретаторами содержательные вопросы, что, как правило, и является одной из целей начального, поискового этапа статистического анализа (так называемого разведочного анализа).

Рассмотрим теперь статистический портрет для экосистемы 11 — первичный дождевой лес (рис. 3 *б*). Из него видно, что явных отличий поведения годовых реализаций по полугодиям нет, дисперсия реализаций за весь год достаточно велика и не сильно отличается от дисперсий за полугодие. Явные выбросы наблюдались в сентябре 1984 г. и августе 1988 г.

Характерными являются также статистические портреты для экосистемы 17 — переходная зона (рис. 3 *в*) и экосистемы 37 — лес (рис. 3 *г*), для которых поведение кривых в первом и втором полугодии существенно различаются.

Обратим внимание на большую дисперсию реализаций для экосистемы 37 во втором полугодии. Видно, что для этой экосистемы по семи реализациям нельзя сформировать представление о стандарте поведения кривой NDVI во втором полугодии. Это может означать, что гипотеза о принадлежности всех семи реализаций для экосистемы 37 к одному процессу не подтверждается. За период наблюдения, возможно, произошла структурная перестройка стандарта поведения годовой реализации. Результат проверки этой новой гипотезы виден на рис. 4. Семь реализаций разбиты на три группы: первые три года наблюдения, четвертый год наблюдения и три последних года наблюдения. Статистические портреты первой и третьей групп на рис. 4 показывают существенно более регулярное совместное поведение реализаций каждой группы. Обнаруженный эффект ставит перед интерпретатором вопрос о причинах структурной перестройки стандарта поведения годовой реализации для экосистемы 37 в период с 1982 по 1988 г.

Совместный анализ статистических портретов для экосистем 5, 11, 17 и 37 позволяет ввести важную для экосистем характеристику статистического портрета.


NDVI·10³
800
700
600
500
а)
б)
в)
г)
1982 г.
1983 г.
1984 г.
1985 г.
1986 г.
1987 г.
1988 г.
0
2
4
6
8
10
12

Обозначим через $f_i(m, y)$, $1 \leqslant i \leqslant 40$, $1 \leqslant m \leqslant 12$, $1 \leqslant y \leqslant 7$ значение NDVI для i-й экосистемы в m-й месяц y-го года наблюдения. Для каждого номера i экосистемы и номера m месяца упорядочим значения $f_1(m, y)$ по возрастанию. Имеем

$$f_i(m, y_1) \leqslant f_i(m, y_2) \leqslant \ldots \leqslant (m, y_7).$$

Таким образом, мы получаем отображение

$$\varphi_i : M \to \sum (7): \varphi_i(m) = (y_1, \ldots, y_7),$$

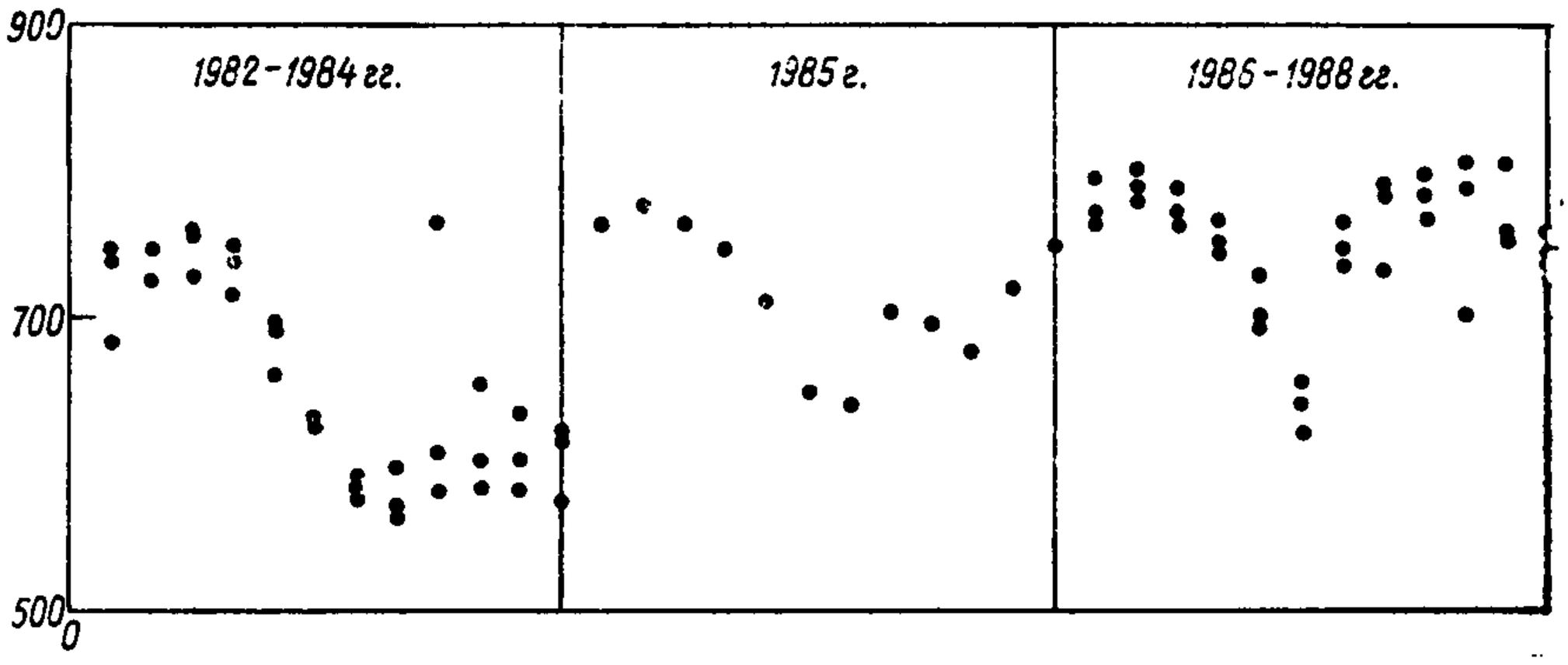


Рис. 4. Выделение устойчивых периодов в экосистеме 37.

где $M = \{1, \ldots, 12\}$, $\sum (7)$ — группа перестановок множества из семи элементов. Например, из рис. 3 имеем:

$$\varphi_5(1) = (3, 2, 1, 4, 5, 7, 6); \quad \varphi_5(12) = (6, 7, 5, 4, 2, 1, 3),$$
$$\varphi_{11}(1) = (4, 3, 6, 2, 1, 5, 7); \quad \varphi_{11}(12) = (6, 5, 7, 2, 4, 1, 3),$$
$$\varphi_{17}(1) = (4, 3, 2, 5, 7, 6, 1); \quad \varphi_{17}(12) = (6, 5, 7, 4, 1, 2, 3),$$
$$\varphi_{37}(1) = (3, 1, 2, 4, 5, 7, 6); \quad \varphi_{37}(12) = (2, 1, 3, 5, 6, 4, 7).$$

Функция перестановок $\varphi(m)$ показывает, насколько значения годовых реализаций перемешаны друг относительно друга, и дает средства для информативной характеристики портретов. В качестве одного из таких средств естественно взять разложение перестановок на циклы. Например, для экосистемы 37 первые три года наблюдения дают цикл низких значений NDVI, а последующие четыре года — цикл высоких значений. Кривая NDVI для экосистемы 17 этим свойством не характеризуется.

Опишем теперь приложение построенной функции перестановок $\varphi_i(m)$. Допустим, что для некоторой i-й экосистемы и месяцев

Рис. 3. Статистический портрет экосистемы 5 (травяная саванна) (*а*), 11 (первичный лес) (*б*), 17 (переходная зона) (*в*) и 37 (лес) (*г*).

$m_1 < m_2 \ldots < m_k$, $k \geqslant 6$ во всех перестановках $\varphi_i(m_j)$, $1 \leqslant j \leqslant k$ имеется один и тот же цикл длины не менее 3. Это позволяет выдвинуть гипотезу, что в годы, вошедшие в этот цикл, сформировалась специфическая структура годовой реализации. Можно проверить эту гипотезу, построив статистический портрет реализаций за эти годы. Если этот новый портрет значительно отличается от портрета за весь период наблюдения, как в примере с экосистемой 37, то гипотеза подтверждается.

2. Компонентный и факторный анализ. Обозначим через $f_i(t)$, $t = 1, \ldots, 84$ значения NDVI для i-й экосистемы. В предыдущих обозначениях $f_i(t) = f_i(y, m)$, где $t = 12(y-1) + m$, $y = 1, \ldots, 7$, $m = 1, \ldots, 12$. Положим $f_i = (f_i(t))$ и $f_{iy} = (f_i(y, m))$.

Исходный массив данных дает нам выборку F_1 из 40 векторов в евклидовом пространстве R^{84} и выборку F_2 из 280 векторов в пространстве R^{12}. Такое описание кривых NDVI позволяет привлечь для исследования методы компонентного и факторного анализа [1, 3].

Для удобства изложения приведем основные модели этих методов, используя подход теории целенаправленного проецирования [1, 2].

Пусть исследуемый объект E_n описывается вектором $x_n \in R^p$ и, следовательно, массив данных об объектах $E_1, \ldots, E_N$ описывается выборкой векторов $X = \{x_1, \ldots, x_N\} \in R^p$. В нашем случае E_n — это либо состояние экосистемы за весь период наблюдения 1982—1988 гг., либо ее состояние за один из годов наблюдения. Тогда x_n — это либо f_i для $n = i$, либо f_{iy} для $n = 7(i-1) + y$, т. е. $N = 40$ или 280, а $p = 84$ или 12.

Исходными признаками объектов E_n считаются 'координаты вектора x_n. В нашем случае это значения NDVI $f_i(t)$ либо $f_i(y, m)$. С другой стороны, для описания состояния объекта не обязательно использовать исходные признаки. Например, в статье [6] используются, в частности, следующие признаки вектора $f_i(t)$ кривой NDVI i-й экосистемы:

$$\int_{t_1}^{t_2} f_i(t) = \sum_{t=t_1}^{t_2} f_i(t); \quad \operatorname{tg} f_i(t)_{t_1}^{t_2} = \frac{f_i(t_2) - f_i(t_1)}{t_2 - t_1}.$$

В моделях компонентного анализа в первую очередь нас интересуют лишь те исходные признаки, которые обнаруживают наибольшую изменчивость (т. е. наибольший разброс) при переходе от одного объекта к другому. Каждый линейный признак λ объектов E_n, описываемых векторами в R^p, можно задать формулой $\lambda(E_n) = \langle \lambda, x_n \rangle$, где $\lambda = (\lambda^1, \ldots, \lambda^p) \in R^p$ и $\langle \lambda, x_n \rangle = \sum \lambda^i x_n^i$ — скалярное произведение. Разброс значений линейного признака λ на выборке $X = \{x_1, \ldots, x_N\}$ вычисляется по формуле

$$S_\lambda(X) = \frac{1}{\|\lambda\|^2} \sum_{n=1}^{N} \langle \lambda, x_n - \bar{x} \rangle^2,$$

где $\|\lambda\|^2 = \sum_{i=1}^{p} (\lambda^i)^2$ — норма вектора,

а $\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^{N} x_n$ — средний вектор выборки X.

Разброс значений признака λ на X берется в качестве меры информативности этого признака.

Линейный признак с максимальным разбросом на выборке X называется первым главным компонентом. Непосредственно из определения следует, что первый главный компонент задается вектором

$$\lambda_1 = \arg\max \{S_\lambda(X) : \lambda \in R^p, \ \|\lambda\| = 1\}.$$

Следующие главные компоненты определяются по индукции. Пусть построены первые k главных компонентов $\lambda_1, \ldots, \lambda_k$, $1 \leqslant k \leqslant p$, тогда $(k+1)$-й главный компонент — это признак, задаваемый вектором

$$\lambda_{k+1} = \arg\max \{S_\lambda'(x) : \lambda \in R^p, \ \|\lambda\| = 1, \ \langle \lambda, \lambda_j \rangle = 0, \ j = 1, \ldots, k\}.$$

Таким образом, главные компоненты — это признаки, которые последовательно наилучшим способом объясняют дисперсию выборки X. Модель классического факторного анализа аналогична. Главные факторы — это признаки $\varphi_1, \ldots, \varphi_p$, которые последовательно наилучшим способом объясняют корреляционные связи, т. е. корреляционную матрицу выборки X. А именно, информативность линейного признака λ на выборке $X = \{x_1, \ldots, x_N\}$ вычисляется по формуле (ср. с формулой $S_\lambda(x)$ в компонентном анализе):

$$S_\lambda(X) = \frac{1}{\|\lambda\|^2} \langle \lambda, y_n \rangle.$$

Здесь

$$y_n = (y_n^1, \ldots, y_n^p) \text{ и } y_n^k = \frac{x_n^k - \bar{x}^k}{\sigma^k},$$

где

$$\bar{x}^k = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} x_i^k \text{ и } (\sigma^k)^2 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} (x_i^k - \bar{x}^k)^2$$

среднее и дисперсия переменной x^k соответственно.

Переход от переменной x^k к y^k называется стандартизацией переменных. Таким образом, факторный анализ — это компонентный анализ в стандартизованных переменных. Заметим теперь, что переменной x^k и любому ее линейному преобразованию $x_L^k = a^k x^k + b^k$ соответствует одна и та же стандартизованная

переменная y^k. Следовательно, результаты факторного анализа одни и те же для кривых NDVI и для кривых PV, связанных формулой

$$\text{NDVI} = 0{,}0019\,(\text{PV}) - 1.$$

Опишем теперь результаты применения обсужденных выше методов анализа к кривым NDVI. Выборка F_2 в 12-мерном пространстве представляет собой объединение 40 подвыборок $\{f_{iy}, y = 1, \ldots, 7\}$. На основании анализа статистических портретов

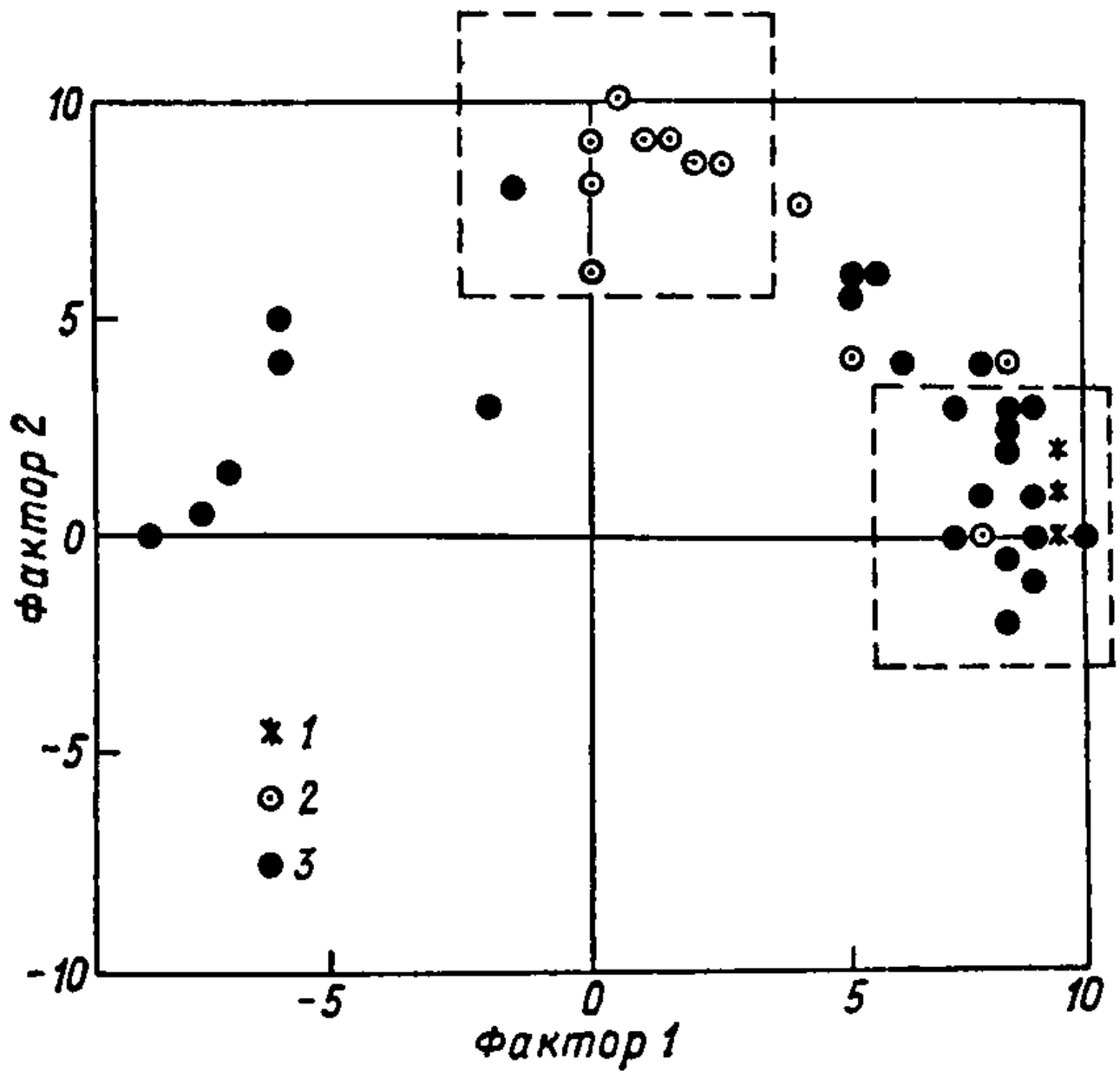


Рис. 5. Проекция векторов, соответствующих медианной оценке годовой реализации экосистем, на плоскость первых двух главных факторов в R^{40}.

1 — саванна, *2* — тропический лес, *3* — остальные точки.

экосистем мы выбираем в качестве эталонной годовой реализации NDVI для i-й экосистемы вектор $M(f_i)(m) = M(f_i(m)) \in R^{12}$, где

$$M(f_i(m)) = \text{медиана } \{f_{i_1}(m),\ f_{i2}(m),\ \ldots,\ f_{i7}(m)\}.$$

Итак, мы получаем выборку M из 40 векторов $\{M(f_i) \in R^{12}, i = 1, \ldots, 40\}$. Проведя факторный анализ этой выборки, спроектируем ее на плоскость первых двух главных факторов, т. е. охарактеризуем каждую экосистему двумя главными факторами выбранной эталонной годовой реализации ее кривой NDVI. На рис. 5 видно, как уверенно разделяются точки, соответствующие, с одной стороны, лесу, а с другой — травяной саванне. Между нами расположены точки, соответствующие переходным зонам.

Таким образом, проведенный факторный анализ дал содержательно интерпретируемый результат. Следующая задача — восста-

новить смысл факторов 1 и 2, т. е. показать, какие свойства кривых NDVI они характеризуют.

Как отмечалось выше, факторы φ_1 и φ_2 — это вектора в пространстве R^{12}, исходный базис в котором составляют признаки, характеризующие значения NDVI по месяцам: первый базисный вектор соответствует январю, второй — февралю и т. д. Итак, в R^{12} мы имеем двумерную плоскость, натянутую на два первых главных фактора и 12 точек — исходных базисных векторов, которые

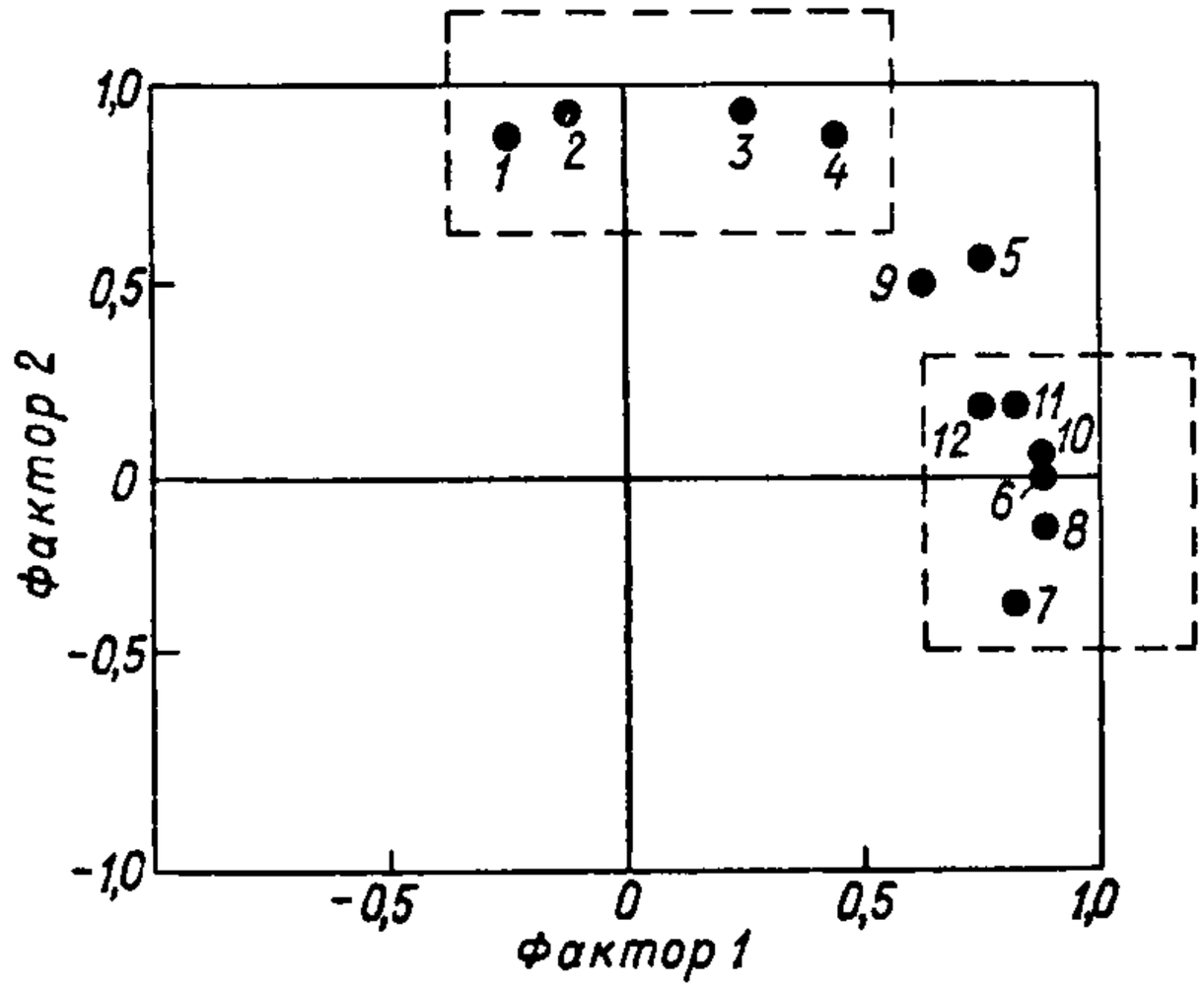


Рис. 6. Проекция векторов, соответствующих 12 точкам отсчета (месяцам), на плоскость первых двух факторов в R^{12}.

занумеруем в соответствии с порядком номеров месяцев. Спроектируем эти 12 точек на плоскость главных факторов (рис. 6). Из рис. 6 видно, что точки, соответствующие месяцам, образуют следующие группы: первая группа — точки 1, 2, 3, 4, вторая — точки 6, 7, 8, 10, 11, 12 и третья — точки 9, 5. Из рис. 6 видно, что проекции первой группы на ось фактора 2 и проекции второй группы на ось фактора 1 дают примерно одинаковые значения. Из этого можно сделать вывод, что фактор 1 хорошо аппроксимируется средним значением NDVI за месяцы 6, 7, 8, 10, 11 и 12, а фактор 2 — средним значением за месяцы 1, 2, 3 и 4, т. е.

$$\varphi_1(f_{iy}) \approx \frac{1}{6} \sum_{\substack{m=6 \\ m \neq 9}}^{12} f_{iy}(m);$$

$$\varphi_2(f_{iy}) \approx \frac{1}{4} \sum_{m=1}^{4} f_{iy}(m).$$

Это соответствует выводу Малингро [6], что информативными характеристиками кривых NDVI являются признаки суммарной активности по полугодиям.

Итак, факторный анализ по переменным позволил объяснить результаты Малингро и улучшить его по критерию распознавания экотипов, который получает следующую содержательную интерпретацию: наиболее информативными характеристиками являются средние значения за периоды наибольшей и наименьшей вегетационной активности. Относительно хорошая информативность средних по полугодиям объясняется тем, что эти периоды разнесены по полугодиям.

3. Гистограммный анализ. Визуальный анализ кривых NDVI и их статистических портретов позволяет выделить характеристики, с помощью которых можно выразить общие черты близких экосистем и специфические — для отличающихся. Такими характеристиками в нашем случае являются: положения минимумов и максимумов и их значения для различных оценок стандартов годовых реализаций, среднее значение NDVI, а также различные оценки дисперсии процесса, представленного семью годовыми реализациями. Список таких характеристик можно продолжать.

Для каждой из выделенных характеристик были построены гистограммы, на основе сравнения которых отбирались наиболее информативные характеристики.

Для иллюстрации того, как оценивается информативность признаков по гистограммам, рассмотрим несколько примеров. На рис. 7 *а* приведена гистограмма признака (max — min) медианной оценки годового поведения. Содержательно для каждой экосистемы эту характеристику можно интерпретировать как меру размаха вегетационной активности в течение года. Из рисунка видно, что в области меньших значений гистограммы сгруппировались экосистемы, соответствующие тропическому дождевому лесу, а в области больших значений — травяная саванна. Более того, обратим внимание на экосистемы 17 и 18. В исходном описании указано, что обе экосистемы являются переходными от леса к саванне, но экосистема 18 находится ближе к саванне. На гистограмме эти системы расположены в области промежуточных значений признака, но экосистема 18 сдвинута по отношению к экосистеме 17 в сторону более высоких значений. Таким образом, сопоставляя взаимное положение экосистем, упорядоченных с помощью гистограммы вдоль оси, соответствующей (max—min) годовой оценки NDVI, с исходным описанием экосистем, мы получили содержательную интерпретацию результата.

Для другой гистограммы (рис. 7 *б*) в качестве классификационного признака использовано среднее значение. Содержательно эту характеристику можно проинтерпретировать как оценку средней вегетационной активности системы за весь период наблюдений. Видно, что к области меньших значений тяготеют экосистемы типа саванны, а к области больших значений — экосистемы типа тропического леса. Сопоставляя полученное упорядочение экосистем вдоль оси средних значений, замечаем, что это снова, как правило, совпадает с исходным описанием экосистем.

Обратим внимание, что в данном исследовании мы имеем дело с достаточно однородной выборкой, содержащей ограниченное число экотипов с естественными переходами между ними. При переходе к анализу выборок географически более протяженных и

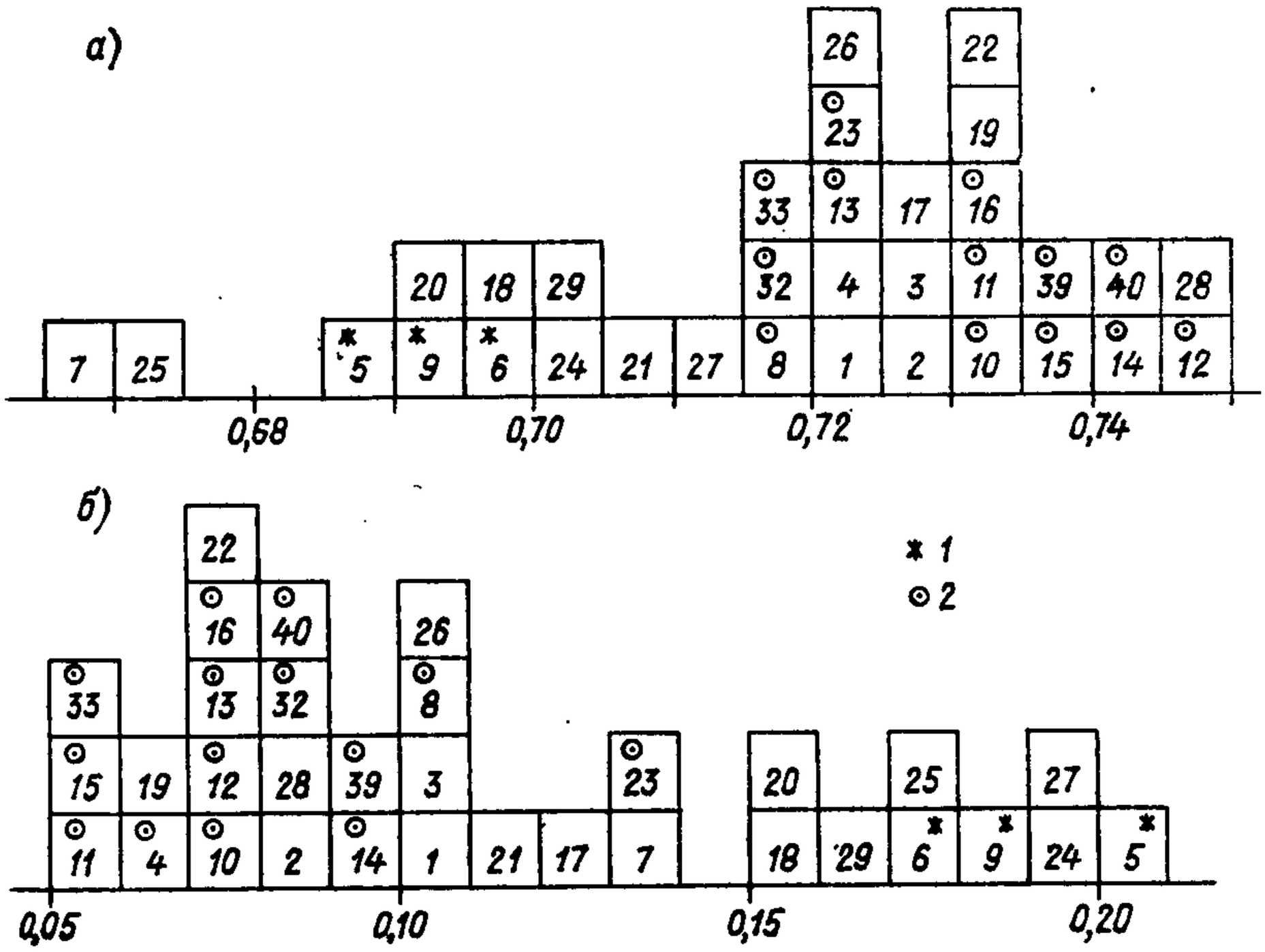


Рис. 7. Гистограмма по разности (max—min) медианной оценки (*а*) и по среднему значению семилетнего ряда наблюдений (*б*).

1 — саванна, *2* — тропический лес.

разнообразных по экотипу, как, например, выборка из [8], не исключено, что упорядочение по каждому из этих признаков в отдельности не будет интерпретируемым, и тогда необходимо прибегнуть к методам многомерной классификации на основе описания экосистемы совокупностью признаков.

4. Методы классификации. Методы классификации направлены на автоматическую группировку объектов и признаков, их характеризующих. В нашем случае целью такого анализа может быть решение следующих задач.

1. Установить, попадают ли в одну группу экосистемы, близкие по характеру вегетации, и насколько можно разделить несходные экосистемы (т. е. насколько описание в терминах NDVI отражает реальную вегетационную активность).

2. Восстановить вегетационный тип экосистем, для которых эта характеристика в исходном описании не дана или определена не достаточно надежно.

3. Выделить экосистемы, не соответствующие указанному в исходном описании экотипу, для последующего содержательного анализа причин этого, в том числе для выявления процессов, происшедших или идущих в этих экосистемах.

Методы классификации включают в себя различные подходы, каждый из которых имеет свою оптимальную область применения. Если считать основным классификационным признаком активность растительности, то в случае нашей выборки естественно считать этот признак пробегающим непрерывную шкалу. Для таких классификационных признаков наиболее подходящим методом классификации является иерархический, который определяет место каждого объекта по отношению к другим в получаемой иерархии. Методы иерархической классификации различаются мерой близости между объектами классификации и способами оценки расстояния между классами (например, односвязные, среднесвязные и многосвязные методы) на промежуточных этапах [1]. Выбор меры близости и метода агломерации является одним из существенных элементов настройки метода классификации на специфику решаемой задачи. Такая настройка была проведена на этапе поисковой иерархической классификации, в результате которой было показано, что наиболее эффективным является односвязный метод.

Результаты классификации выделенных по этому методу эталонных годовых реализаций $M(f_1) \in R^{12}$, $i = 1, \ldots, 40$ приведены на рис. 8, из которого видно, что исследуемая группа экосистем описывается иерархической структурой, в которой как упорядочение объектов, так и значения мер связи между объектами и группами объектов хорошо интерпретируется в терминах исходного описания экосистем от травянистой саванны до вечнозеленого тропического леса с переходными зонами в виде кустарниковой саванны, лесистой саванны и смешанных участков саванны и леса.

В заключение опишем результаты иерархической классификации месяцев наблюдений как признаков эталонных годовых реализаций. Каждому месяцу m можно поставить в соответствие вектор, размерность которого равна числу экосистем, а i-я координата равна характерному значению NDVI в m-й месяц для i-й экосистемы за весь период наблюдения.

Проведя иерархическую классификацию 12 таких векторов, мы получим описание взаимосвязей между характерными значениями NDVI при переходе от месяца к месяцу.

На рис. 9 изображен результат такой классификации по среднесвязному методу для месяцев-признаков, описываемых векторами:

$$Mf(m) = \{M(f_i(m)),\ \ i = 1, \ldots, 40\} \in R^{40},$$

где $M(f_i(m))$, как и выше, — медиана семи наблюдений в m-й месяц.

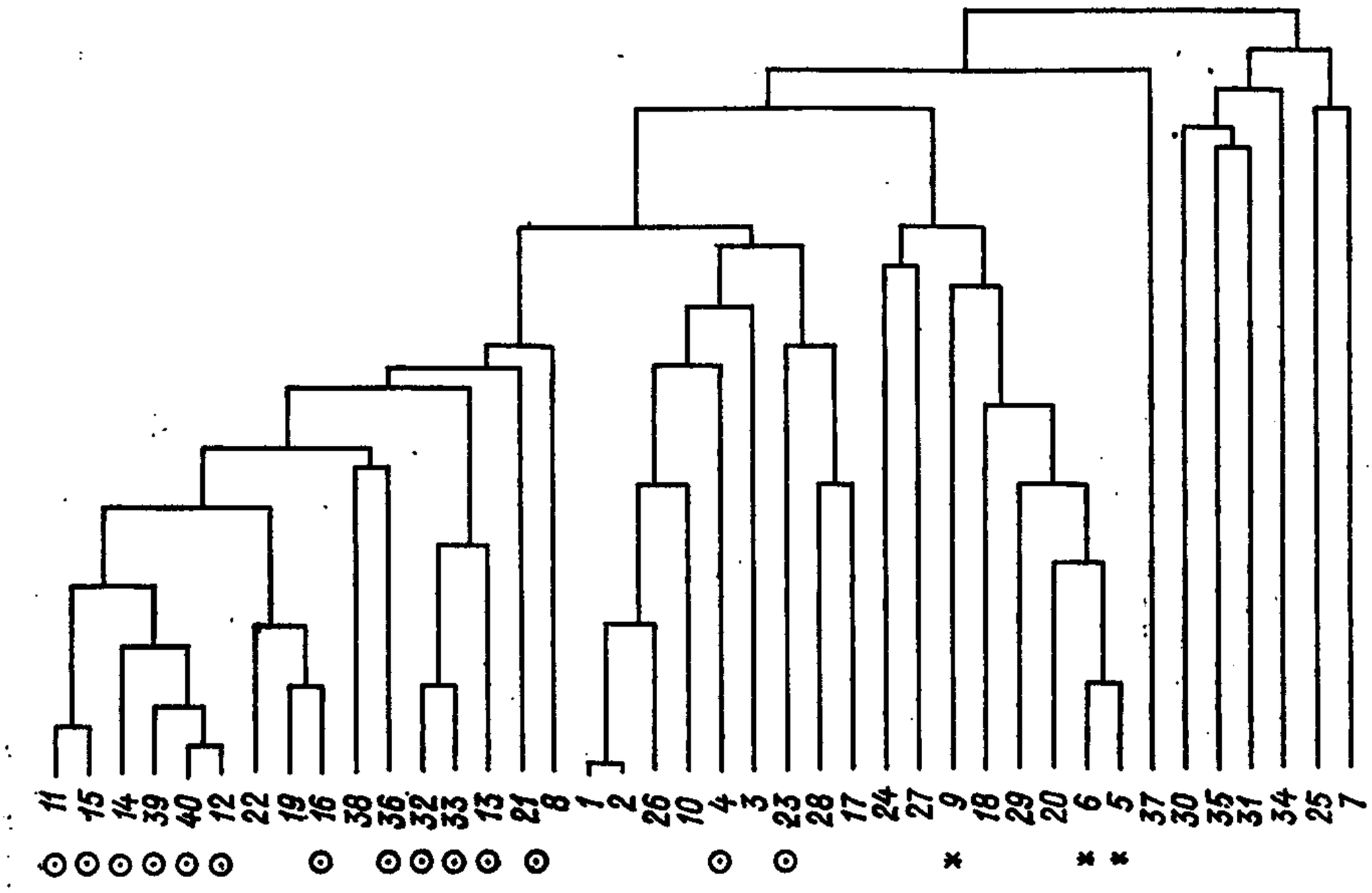


Рис. 8. Иерархическое дерево для экосистем Западной Африки в экваториальной зоне.

1 **— тропический лес,** ***2*** **— саванна.**

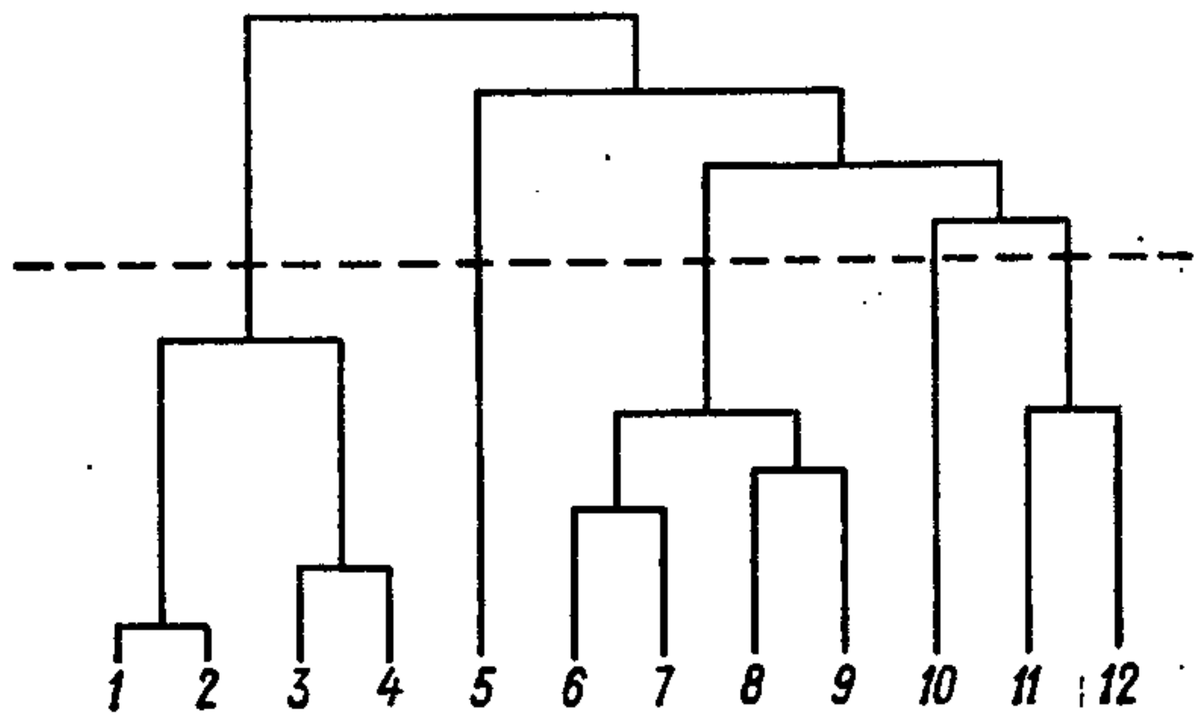


Рис. 9. Иерархическое дерево месяцев как признаков эталонных годовых реализаций кривых NDVI.

Сопоставляя рис. 9 и рис. 6, на которых изображены результаты классификации месяцев двумя методами, мы получаем более полное представление о признаках эталонных годовых реализаций NDVI.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности.— М.: Финансы и статистика, 1989.

2. Бухштабер В. М., Маслов В. К. Томографические методы анализа многомерных данных.— В кн.: Статистика. Вероятность. Экономика. М.: Наука, 1985.

3. Харман Г. Современный факторный анализ.— М.: Статистика, 1972.

4. Fu K. S. Synthetic methods in pattern recognition.— N. Y.— London: Acad. Press, 1974.

5. Justice C. O., Townshend J. R. G., Holben B. N., Tucker C. J. Analysis of the phenology of global vegetation using meteorological satellite data.— Remote Sensing, 1985, v. 6, p. 1271—1318.

6. Malingreau J. P. Global vegetation dynamics: satellite observations over Asia.— Int. J. Remote Sensing, 1986, v. 7, p. 1121—1146.

7. Townshend J. R. G., Goff T. E., Tucker C. J. Multitemporal dimensionality of images of normalized difference vegetation index at continental scales.— IEEE Trans. on Geosci. and Remote Sensing, 1985, GE-23, N 6, p. 888—895.

8. Townshend J. R. G., Justice C. O., Kalb V. Characterization and classification of South American land cover types using satellite data.— Int. J. Remote Sensing, 1987, v. 8, p. 1189—1207.

9. Tucker C. J., Townshend J. R. G., Goff T. E. African land-cover classification using satellite data.— Science, 1985, v. 227, p. 369—375.

STATISTICAL ANALYSIS OF NDVI DATA

M. Ya. Antonovsky

International Institute for Applied Systems Analysis, Austria

V. M. Buchstaber, L. S. Veksler

All-Union Research Institute of Physicotechnical and Radiotechnical Measurements

J. P. Malingreau

CEC Joint Research Center, Italy

The paper is devoted to studing NDVI information potential as a generalized characteristic of plant biomass activity. The principal tasks are as follows:

— to find out features of the annual realizations of NDVI curves, for which ordering of the features by the scale of values correlates with qualitative information on biomass activity;

— to establish and estimate the spatiotemporal dynamics of NDVI curves and relate it to structural changes in ecosystems under observation.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ МНОГОВИДОВЫХ ВОДОРОСЛЕВЫХ КОМПЛЕКСОВ

С. В. Багоцкий

Институт водных проблем АН СССР

В настоящее время существует весьма большое число математических моделей фитопланктона [5]. В этих моделях фитопланктон обычно рассматривается как обобщенная переменная. Цель моделей сводится к тому, чтобы оценить продуктивность и биомассу фитопланктона в различных условиях.

Однако в изучении фитопланктона есть и другие, не менее интересные задачи, например анализ видовой структуры фитопланктонных сообществ и влияния внешних условий на эту структуру.

Остается непонятным, почему видовое разнообразие водорослей в водоемах невысокой трофности столь велико [10]. Согласно принципу конкурентного исключения, предложенному Г. Ф. Гаузе [2] и обобщенному Левиным [13], число устойчиво сосуществующих видов не может превышать число плотностно зависимых факторов, за которые идет конкуренция. Число же биогенных элементов в водоеме невелико, даже если учитывать и микроэлементы. Высокое видовое разнообразие фитопланктона при малом числе видимых плотностно зависимых факторов получило название «парадокса планктона» [10]. Существуют разные подходы к объяснению парадокса планктона — его объясняют нестационарностью условий [17], пространственной неоднородностью [15], взаимодействием между видами посредством биологически активных веществ [1, 3, 4, 7, 11, 12]. Общепринятой точки зрения о причинах, обусловливающих парадокс планктона, не существует; возможно, что вклад вносят все вышеперечисленные механизмы.

Как известно, при эвтрофировании водоемов видовой состав экосистемы часто обедняется. Это касается всех звеньев экологической системы, в том числе и водорослей [6]. Теоретический анализ причин, приводящих к такому обеднению, весьма интересен; к сожалению, он сдерживается недостаточным пониманием того, почему олиготрофные и слабо мезотрофные водоемы столь богаты видами.

В настоящей работе будет приведено несколько математических моделей, которые могут позволить сделать определенные заключения по поводу механизмов, приводящих к изменению фитопланктонного сообщества при эвтрофировании водоемов. В основе моделей лежат следующие положения.

1. Популяции отдельных видов водорослей выделяют биологически активные вещества — экзометаболиты. Эти экзометаболиты могут влиять на скорость роста различных видов водорослей, как выделяющих, так и не выделяющих данный экзометаболит.

2. n видов водорослей можно расставить в некоторый ряд, так что экзометаболит, выделяемый i-м в ряду видом, будет стимулировать рост $(i+1)$-го вида, в то время, как экзометаболит, выделяемый n-м видом, будет стимулировать рост 1-го вида. Образуется некий цикл взаимного стимулирования. Подобные циклы рассматривались в модели происхождения жизни, предложенной М. Эйгеном [8, 9]. В модели Эйгена роль популяций играли наборы молекул идентичных полинуклеотидов, а роль экзометаболитов — кодируемые полинуклеотидами молекулы белков. Такой цикл взаимного стимулирования Эйген назван **гиперциклом.**

Не обсуждая вопроса о том, насколько модель гиперциклов приемлема для описания происхождения жизни, отметим, что определенные экспериментальные свидетельства позволяют считать, что подобные модели могут быть полезными для описания многовидовых водорослевых сообществ. Можно упомянуть эксперименты Китинга [11, 12], которые показали, что фильтрат, взятый из-под культуры водорослей, стимулирует рост последующего в сукцессионном ряду вида и подавляет рост предыдущего. Это дает основание считать, что культура водорослей выделяет биологически активное вещество, стимулирующее рост одних и подавляющее рост других видов водорослей. Кажется весьма вероятным, что именно действие таких веществ обеспечивает последовательность смены видов в сукцессионном ряду.

В моделях, рассматриваемых ниже, динамика биомассы отдельных видов водорослей описывалась дифференциальными уравнениями

$$\dot{B}_i = B_i\left(\mu_i(P,\ \mathbf{H}) - c_i - D\right), \tag{1}$$

где B_i и $\dot{B}_i$ — биомассы i-го вида водорослей в единице объема и скорость изменения этой биомассы, P — концентрация лимитирующего биогенного элемента (фосфора), $\mathbf{H}$ — вектор, компонентами которого являются концентрации отдельных экзометаболитов, μ_i и c_i — удельная скорость роста и константа смертности, D — проточность водоема.

Удельная скорость роста записывается в виде

$$\mu_i(P,\ H) = \alpha_1(P)\,\alpha_2(\mathbf{H}), \tag{2}$$

при этом

$$\alpha_1(P) = P/(P + K_{Pi}), \tag{3}$$

$$\alpha_2(\mathbf{H}) = \left(A_{1i} + A_{2i}\left(\sum_j s_{1ij}H_j\right)\Big/\left(1 + \sum_j s_{1ij}H_j\right)\right)\Big/\left(1 + \sum_j s_{2ij}H_j\right). \tag{4}$$

Динамика биогенного элемента описывается уравнением

$$\dot{P} = D(P_0 - P) - \sum_j \gamma_j B_j(\mu_j - c_j), \tag{5}$$

где P_0 — концентрация в поступающей воде, γ_j — содержание в единице биомассы j-го вида. В большинстве моделей учитыва-

ется лишь один биогенный элемент (фосфор); в одной из моделей учитываются два биогенных элемента, динамика которых описывается аналогичным способом.

В моделях 1—6 динамика экзометаболитов описывалась уравнением

$$\dot{H}_i = l_i B_i - (r_i + D) H_i, \tag{6}$$

а в модели 7 — уравнением

$$\dot{H}_i = l_i \mu_i (P, \text{ Н}) B_i - (r_i + D) H_i, \tag{7}$$

где l_i и r_i — константы.

Модели, предлагаемые в настоящей работе, ставят перед собой следующие задачи:

1) объяснение причин сосуществования нескольких видов при лимитировании единственным биогенным элементом;

2) анализ особенностей структуры и динамики водорослевого комплекса в водоемах разной трофности;

3) анализ относительной конкурентоспособности водорослевых комплексов в водоемах разной трофности и выявление параметров, определяющих конкурентоспособность;

4) анализ возможности устойчивого сосуществования водорослевых комплексов в водоемах разной трофности;

5) выявление общих закономерностей поведения многовидовых водорослевых сообществ в водоемах разной трофности.

Данные, полученные в моделях 2, 5, 6, были частично опубликованы ранее [1], однако они приводятся в настоящей статье для того, чтобы у читателей сложилась целостная картина.

Модель 1

В этой модели учитывается один биогенный элемент (фосфор), два вида водорослей и соответственно два экометаболита. Экзометаболит, выделяемый 1-м видом, стимулирует рост 2-го вида, и наоборот.

Основные задачи модели:

1) исследование возможности сосуществования видов при разных трофностях;

2) выявление наличия или отсутствия колебаний;

3) выяснение того, насколько пропорционально нарастают биомассы отдельных видов при эвтрофировании водоемов.

Константы, используемые в модели, приводятся в табл. 1.

Расчеты проводились при $P_0 = 0{,}04$, 0,4 и 4,0 г/м^3. Эти значения характеризуют разные уровни трофности водоемов: 0,04 г/м^3 — мезотрофные, 0,4 г/м^3 — эвтрофные, 4,0 г/м^3 — гиперэвтрофные.

Расчеты показывают, что при всех трех концентрациях фосфора на входе виды будут сосуществовать. Автоколебаний не будет. Полученные стационарные биомассы отдельных видов и концентрации экзометаболитов приведены в табл. 2.

Таблица 1

Параметры модели 1

Параметр	Вид	
	первый	второй
A_{1i} сут$^{-1}$	0,5	0,8
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,2
c_i сут$^{-1}$	0,1	0,1
K_{Pi} г/м^3	0,01	0,01
s_{1is-i} м^3/ед. ОВ	100	100
l_i сут$^{-1}$	0,001	0,001
r_i сут$^{-1}$	0,1	0,1

$D = 0{,}02$ сут$^{-1}$
$\gamma = 0{,}005$ г Р/ед. ОВ

Таблица 2

Расчеты по модели 1. Зависимость $\alpha_2(H)$ с насыщением

Γ_0 г/м^3	B_1	B_2	H_1	H_2	P г/м^3
	ед. ОВ/м^3				
0,04	5,7	2,2	0,047	0,018	$6{,}9 \cdot 10^{-4}$
0,4	76	3,4	0,64	0,029	$5{,}7 \cdot 10^{-4}$
4,0	796	3,6	6,64	0,030	$7{,}1 \cdot 10^{-4}$

Как видно из табл. 2, эвтрофирование водоемов приводит к нарастанию биомассы лишь одного вида. Биомасса второго вида практически не растет. Это связано с тем, что в зависимости максимальной удельной скорости роста от концентрации экзометаболита наблюдается насыщение; максимальная удельная скорость роста не может превысить величины $(A_{1i} + A_{2i})$. Для 1-го вида эта величина больше, чем для 2-го. Уже при относительно небольших концентрациях 2-го экзометаболита максимальная удельная скорость роста 1-го вида превзойдет уровень, максимально возможный для удельной скорости роста 2-го вида. Поэтому, равенство величин $\mu_i - c_i$, необходимое для сосуществования обоих видов, будет достигнуто при относительно малых биомассах 2-го вида и сколь угодно больших биомассах 1-го.

Естественно предположить, что при линейной зависимости максимальной удельной скорости роста от концентрации экзометаболита с ростом трофности биомассы будут расти пропорцио-

нально. Для проверки этого предположения были проведены расчеты для варианта, при котором

$$\alpha_2(\mathbf{H}) = \left(A_{1i} + A_{2i}\left(\sum_j s_{1ij} H_j\right)\right). \qquad (8)$$

При этом предполагалось, что A_{1i}, A_{2i}, s_{1ij}, c_i и K_{Pi} — те же, что и в предыдущем случае. Полученные результаты приведены в табл. 3. Как легко видеть, биомасса обоих видов с ростом трофности растут пропорционально.

Таблица 3

Расчеты по модели 1. Зависимость $\alpha_2(\mathbf{H})$ линейна

P_0 г/м³	B_1	B_2	H_1	H_2	P г/м³
	ед. ОВ/м³				
0,04	4,9	3,1	0,041	0,026	$2{,}3 \cdot 10^{-4}$
0,4	50	30	0,42	0,25	$2{,}8 \cdot 10^{-5}$
4,0	500	300	4,2	2,5	$2{,}4 \cdot 10^{-6}$

Модель 2

В этой модели учитывается один биогенный элемент, три вида фитопланктона, три экзометаболита. Предполагается, что экзометаболит, выделяемый i-м видом, стимулирует рост $(i+1)$-го вида. В ряде расчетов экзометаболит, выделяемый i-м видом, ингибирует рост $(i-1)$-го вида.

Основные задачи модели:

1) исследование возможности сосуществования трех видов при различных трофностях;

2) проверка наличия или отсутствия колебаний;

3) анализ влияния трофности водоемов на амплитуду колебаний.

Константы, использованные в модели, приведены в табл. 4.

Проведены три серии расчетов. В первой серии ингибирование не учитывалось; во второй — предполагалось, что $s_{221} = s_{232} = s_{213} = 0{,}2$ м³/ед. ОВ; в третьей серии предполагалось, что $s_{221} = s_{232} = s_{213} = 1{,}0$ м³/ед. ОВ. Так же как и в предыдущем случае, расчеты проводились для $P_0 = 0{,}04$ 0,4 и 4,0 г/м³.

Приведенные расчеты показывают, что при $P_0 = 0{,}04$ г/м³ невозможно сосуществование всех трех видов: в системе присутствует лишь третий вид. Причина этого понятна. Биомасса третьего вида недостаточна для того, чтобы накопить количество экзометаболита, нужное для того, чтобы сделать первый вид конкурентоспособным. Гиперцикл разваливается, и водорослевый комплекс оказывается обедненным.

В данной ситуации удобно применить термин «олиготрофный разрыв гиперцикла» или «олиготрофное обеднение».

В разорванном гиперцикле при $P_0 = 0{,}04$ г/м³ автоколебания отсутствуют.

При $P_0 = 0{,}4$ и $4{,}0$ г/м^3 в системе сосуществуют все три вида. Их биомасса колеблется вокруг стационарного состояния (рис. 1).

Рост трофности ведет к увеличению амплитуды колебаний; при $P_0 = 4{,}0$ г/м^3 мы наблюдаем попеременное доминирование отдельных видов (рис. 1 *б*). В конкретные моменты времени в водоеме, как правило, присутствует единственный вид, однако спустя

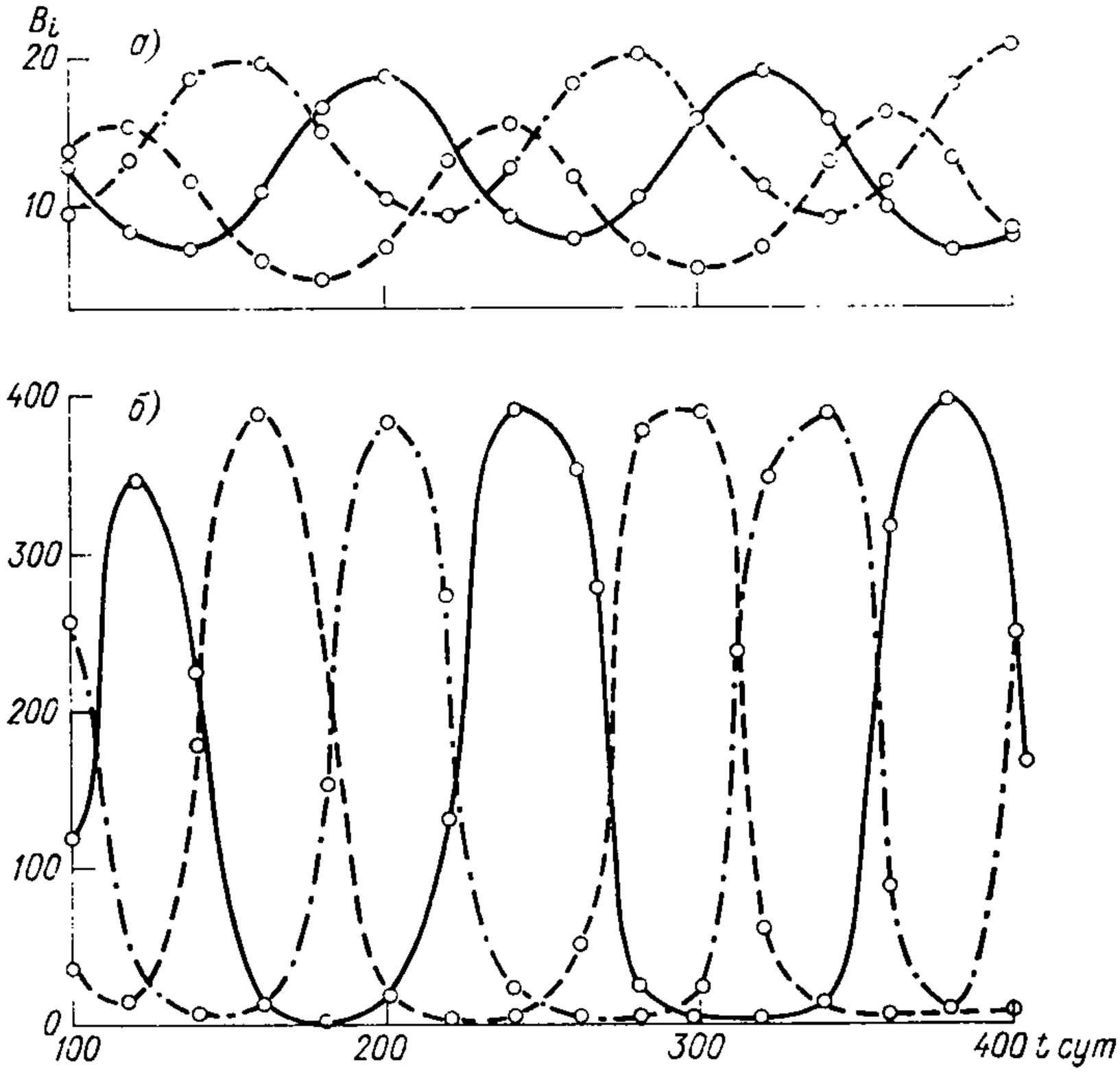


Рис. 1. Модель 2. Серия 2. Динамика биомасс отдельных видов B_i (ед. ОВ/м^3).

а) $P_0 = 0{,}4$ г/м^3; *б*) $P_0 = 4{,}0$ г/м^3.

Таблица 4

Параметры модели 2

Параметр	Вид		
	первый	второй	третий
A_{1i} сут$^{-1}$	0,4	0,45	0,5
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,75	1,5
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г/м^3	0,02	0,02	0,02
s_{1ii+1} м^3/ед. ОВ	1,0	1,0	1,0
l_i сут$^{-1}$	0,001	0,001	0,001
r_i сут$^{-1}$	0,1	0,1	0,1

некоторое время он сменяется другим. К попеременному доминированию приводит и усиление ингибирования предыдущего вида (рис. 2).

Таким образом, при росте трофности в водоеме может снижаться мгновенно наблюдаемое видовое разнообразие водорослей, в то время как среднее за длительный промежток времени видовое разнообразие при этом не меняется.

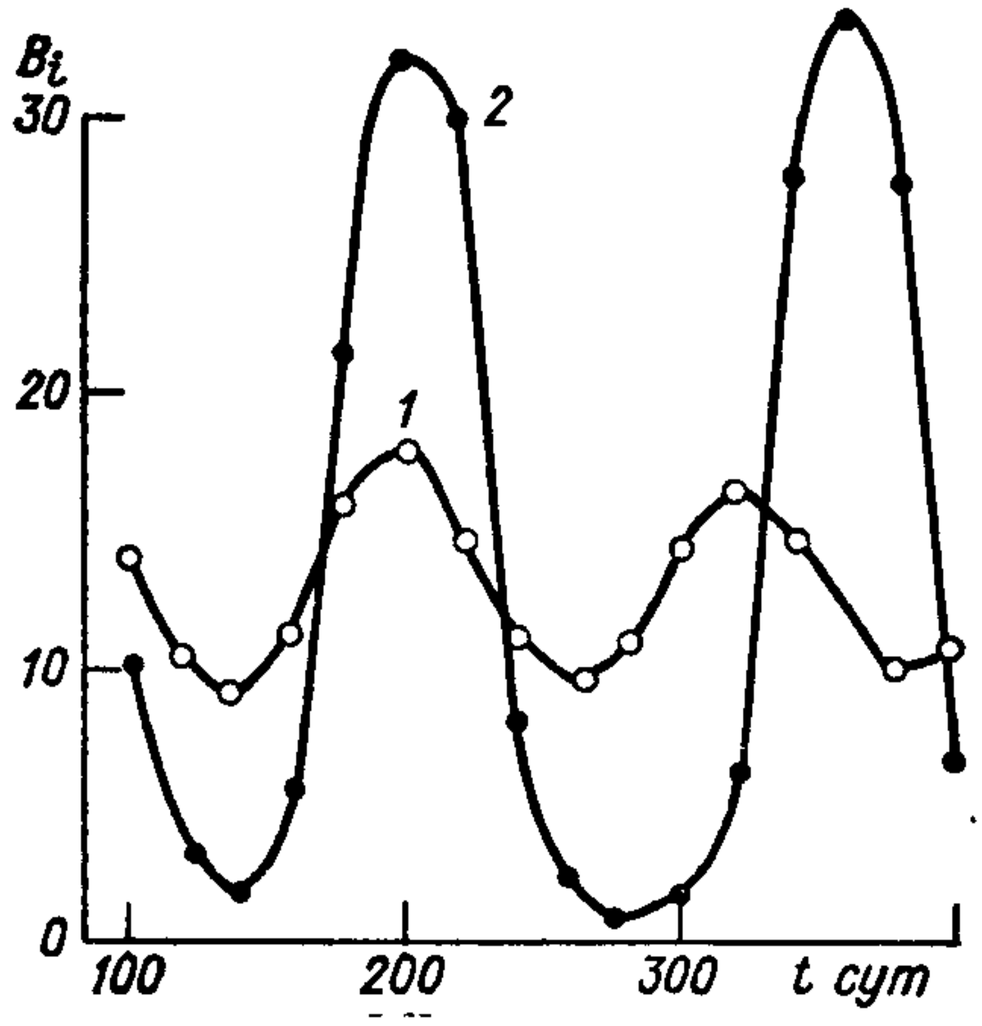


Рис. 2. Модель 2. Динамика биомассы i-го вида B_i (ед. ОВ/м³) в сериях 2 и 3.

1 — слабое ингибирование (серия 2), *2* — сильное ингибирование (серия 3).

Модель 3

Эта модель ставит своей задачей выяснение того, всегда ли в трехвидовых водорослевых комплексах будут наблюдаться автоколебания. Параметры модели приведены в табл. 5, а результаты — в табл. 6.

Таблица 5

Параметры модели 3

Параметр	Вид		
	первый	второй	третий
A_{1i} сут$^{-1}$	0,5	0,8	1,2
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,5	1,0
c_i сут$^{-1}$	0,1	0,1	0,1
K_{Pi} г/м³	0,01	0,01	0,01
$s_{1i\,i+1}$ м³/ед. ОВ	100	100	100
l_i сут$^{-1}$	0,001	0,001	0,001
r_i сут$^{-1}$	0,1	0,1	0,1

$D = 0{,}02$ сут$^{-1}$

$\gamma = 0{,}005$ г Р/ед. ОВ

Таблица 6

Расчеты по модели 3

P_0	B_1	B_2	B_3
0,04	4,45	1,43	1,98
0,4	72,2	4,26	3,42
4,0	790	5,8	3,8

Расчеты показывают, что автоколебаний не наблюдается; при росте трофности нарастает биомасса лишь одного вида. Причина этого, без сомнения, та же, что и в модели 1.

Модель 4

В этой модели анализируется пятивидовой водорослевый комплекс. Параметры модели приводятся в табл. 7.

Таблица 7

Параметры модели 4

Параметры	Вид				
	первый	второй	третий	четвертый	пятый
A_{1i} сут$^{-1}$	0,4	0,45	0,5	0,6	0,7
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,75	1,5	1,2	1,0
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г/м^3	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
s_{1ii+1} м^3/ед. ОВ	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
l_i сут$^{-1}$	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
r_i сут$^{-1}$	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

$D = 0{,}02$ сут$^{-1}$

$\gamma = 0{,}005$ г Р/ед. ОВ

Расчеты показывают, что в этом случае при $P_0 = 4{,}0$ г/м^3 наблюдаются сильные автоколебания с попеременным доминированием. При $P_0 = 0{,}04$ и 0,4 г/м^3 мы видим картину олиготрофного упрощения водорослевого сообщества. Если $P_0 = 0{,}04$ г/м^3, то в системе остается один (пятый) вид, а если $P_0 = 0{,}4$ г/м^3 — два (пятый и первый) вида. Автоколебаний при этом не будет.

Эта модель свидетельствует о том, что степень олиготрофного упрощения многовидового водорослевого комплекса может зави-

сеть от уровня трофности — чем ниже трофность, тем меньше видов в разорванном гиперцикле.

Модель 5

Задача, стоящая перед этой моделью, заключается в том, чтобы проанализировать конкуренцию водорослевого комплекса с «видом-индивидуалистом». Предполагается, что «вид-индивидуалист» — это вид, который в нашей местности не входит во внутривидовые водорослевые комплексы, быстро растет и выделяет экзометаболит, отравляющий другие виды. Примером «вида-индивидуалиста» может служить сине-зеленая водоросль *Microcystis aeruginosa.*

Параметры, использованные в модели, приводятся в табл. 8.

Таблица 8

Параметры модели 5

Параметры	Вид			
	первый	второй	третий	четвертый
A_{1l} сут$^{-1}$	0,4	0,45	0,5	3,0
A_{2l} сут$^{-1}$	2,0	1,75	1,50	0,0
c_l сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	1,0
K_{Pl} г/м^3	0,02	0,02	0,02	0,08
l_i сут$^{-1}$	0,001	0,001	0,001	0,002
r_l сут$^{-1}$	0,1	0,1	0,1	0,1

$s_{112} = s_{123} = s_{131} = 1{,}0$ м^3/ед. ОВ; $s_{241} = s_{242} = s_{243} = 1{,}0$ м^3/ед. ОВ

$D = 0{,}02$ сут$^{-1}$

$\gamma = 0{,}005$ г Р/ед. ОВ

Расчеты проводились при $P_0 = 0{,}4$ и 4,0 г/м^3. Было показано, что при $P_0 = 0{,}4$ г/м^3 в водоеме остается трехвидовой водорослевый комплекс, а при $P_0 = 4{,}0$ г/м^3 — «вид-индивидуалист».

Полученный результат иллюстрирует, вероятно, механизм формирования одновидового сообщества цветения воды в гиперэвтрофных водоемах.

Модель 6

Задача этой модели — проанализировать вопрос о конкуренции гиперциклов в водоемах разной трофности. Как было показано Эйгеном [8, 9], система из двух гиперциклов, конкурирующих за

один лимитирующий фактор, характеризуется бистабильностью — в зависимости от начальных условий в системе остается либо тот, либо другой гиперцикл. При наличии бистабильности традиционные представления о конкурентоспособности теряют свой смысл: исход конкуренции будет зависеть от соотношения начальных биомасс. Однако мы можем предложить другой критерий конкурентоспособности. Разумным критерием может быть победа в конкуренции при равных начальных биомассах. Эта величина может характеризовать ширину «области притяжения» каждого стационарного состояния.

Именно этот критерий конкурентоспособности и используется в настоящей модели.

С помощью модели мы попытаемся выяснить следующие вопросы.

1. Зависит ли конкурентоспособность водорослевых комплексов от уровня трофности водоемов?

2. Какие параметры могут обеспечивать конкурентоспособность водорослевых комплексов в водоемах разной трофности?

Были проведены четыре серии расчетов с параметрами, приведенными в табл. 9. Итоги расчетов приведены в табл. 10.

В первой серии водоросли из второго водорослевого комплекса обладают более высокой A_{2i}, но меньшей s_{1ij}, чем водоросли первого комплекса. Иными словами, с ростом концентрации экзометаболита максимальная удельная скорость роста водорослей второго комплекса нарастает медленнее, чем у водорослей первого комплекса, но в конце концов достигает более высокого уровня. Можно ожидать, что в водоеме не слишком высокой трофности более конкурентоспособным окажется первый комплекс, а в водоемах высокой трофности — второй. Расчеты это подтверждают.

Во второй серии конкурентоспособность первого комплекса при низких трофностях определяется более благоприятной величиной $A_{1i}/(c_i K_{Pi})$ для входящих в его состав видов; конкурентоспособность второго комплекса при высокой трофности — более благоприятной величиной $(A_{1i} + A_{2i})/(c_i K_{Pi})$.

Расчеты для третьей серии показывают, что наличие в водорослевом комплексе вида с ярко выраженной r-стратегией обеспечивает более высокую конкурентоспособность как при $P_0 = 0{,}4$ г/м^3, так и при $P_0 = 4{,}0$ г/м^3. Таким образом, мы можем заключить, что гиперциклическая организация водорослевых сообществ благоприятствует видам с r-стратегией. В отсутствие гиперциклической связи при постоянных условиях эти виды неконкурентоспособны.

Серия 4 рассматривает конкуренцию водорослевого комплекса, в котором все виды обладают r-стратегией и водорослевого комплекса, в котором r-стратегия свойственна единственному виду. Результат получается весьма любопытным. При $P_0 = 0{,}4$ г/м^3 побеждает комплекс, в котором все виды обладают r-стратегией, при $P_0 = 4{,}0$ г/м^3 — комплекс, в котором r-стратегия свойственна единственному виду.

Таблица 9

Параметры модели 6

Параметры	Комплекс 1			Комплекс 2		
	Вид 1	Вид 2	Вид 3	Вид 1	Вид 2	Вид 3
Серия 1						
A_{1i} сут$^{-1}$	0,45	0,45	0,45	0,40	0,45	0,50
A_{2i} сут$^{-1}$	0,60	0,70	0,80	2,0	1,75	1,5
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г Р/м^3	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
s_{1ij} м^3/ед. ОВ	4,0	4,0	4,0	1,0	1,0	1,0
Серия 2						
A_{1i} сут$^{-1}$	0,45	0,42	0,48	0,4	0,45	0,5
A_{2i} сут$^{-1}$	0,6	0,7	0,8	2,0	1,75	1,5
c_i сут$^{-1}$	0,15	0,15	0,15	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г Р/м^3	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
s_{1ij} м^3/ед. ОВ	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Серия 3						
A_{1i} сут$^{-1}$	0,4	0,45	1,5	0,4	0,45	0,5
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,75	1,5	2,0	1,75	1,5
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г Р/м^3	0,02	0,02	0,1	0,02	0,02	0,02
s_{1ij} м^3/ед. ОВ	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Серия 4						
A_{1i} сут$^{-1}$	0,40	0,45	1,50	1,40	1,45	1,50
A_{2i} сут$^{-1}$	2,0	1,75	1,50	2,0	1,75	1,50
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
K_{Pi} г Р/м^3	0,02	0,02	0,1	0,1	0,1	0,1

Примечание. Для всех видов: $l_i = 0{,}001$ сут$^{-1}$, $r_i = 0{,}1$; $D = 0{,}02$ сут$^{-1}$, $\gamma = 0{,}005$ г Р/ед.ОВ.

Таблица 10

Итоги конкуренции водорослевых комплексов

Серия	P_0 г/м³	Комплекс 1	Комплекс 2
1	0,4	Есть	Нет
	4,0	Нет	Есть
2	0,4	Есть	Нет
	4,0	Нет	Есть
3	0,4	Есть	Нет
	4,0	Есть	Нет
4	0,4	Нет	Есть
	4,0	Есть	Нет

Модель 7

В этой модели будет рассматриваться вопрос о возможности сосуществования двух водорослевых комплексов при лимитировании двумя биогенными элементами. Параметры модели приводятся в табл. 11; результаты — в табл. 12.

Таблица 11

Параметры модели 7

Параметры	Комплекс 1			Комплекс 2		
	Вид 1	Вид 2	Вид 3	Вид 1	Вид 2	Вид 3
A_{1i} сут$^{-1}$	1,10	1,30	0,9	0,6	0,8	1,0
A_{2i} сут$^{-}{}_{2}$	0,9	0,7	1,10	1,40	1,20	1,0
c_i сут$^{-1}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
K_{Pi1} г/м^3	0,1	0,1	0,1	0,4	0,4	0,4
K_{Pi2} г/м^3	0,015	0,015	0,015	0,01	0,01	0,01
γ_{i1} г/ед. ОВ	0,025	0,025	0,025	0,05	0,05	0,05
γ_{i2} г/ед. ОВ	0,01	0,01	0,01	0,005	0,005	0,005

Примечание. Для всех видов $l_i = 0{,}01$ сут$^{-1}$, $r_i = 0{,}1$ сут$^{-1}$. Для обоих комплексов $s_{112} = s_{123} = s_{131} = 200$ м^3/ед. ОВ, $D = 0{,}02$ сут$^{-1}$.

Таблица 12

Расчеты по модели 7

P_{01}	P_{02}	Комплекс 1			Комплекс 2		
		B_1	B_2	B_3	B_1	B_2	B_3
г/м³		ед. ОВ/м³					
0,8	0,4	8,0	14,2	9,3	Нет	Нет	Нет
1,4	0,4	9,1	15,8	10,2	3,2	2,6	3,6
2,0	0,4	6,8	12,2	8,1	8,5	6,5	10,5
3,5	0,4	1,7	2,9	2,4	19,8	17,2	28,5
5,0	0,4	Нет	Нет	Нет	23,8	21,2	34,8

Расчеты показывают, что при определенном соотношении концентраций биогенных элементов в поступающей воде водорослевые комплексы могут устойчиво сосуществовать.

Обсуждение результатов

Приведенные модели позволяют сделать некоторые качественные заключения относительно многовидовых водорослевых комплексов и их поведения в водоемах разной трофности. Прежде всего, эти модели раскрывают механизм, стабилизирующий водорослевый комплекс и обеспечивающий устойчивое сосуществование видов в нем. В том понимании, которое лежит в основе моделей, описанных в настоящей статье, водорослевый комплекс — это совокупность видов, способных сосуществовать друг с другом благодаря наличию цикла экзометаболитных связей.

Конкурентоспособность водорослевых комплексов зависит от начальных биомасс. Это означает, что при изменении внешних условий этот комплекс не сразу сменится другим. Для смены водорослевых комплексов понадобится сильная пертурбация, которая более или менее уравняет начальные биомассы и даст возможность развиваться более приспособленному в новых условиях комплексу. Иными словами, водорослевые комплексы должны обладать инертностью и не сразу сменяться при изменении условий внешней среды.

При анализе воздействия эвтрофирования на водорослевые комплексы можно предположить существование следующих эффектов:

1) преимущественное нарастание биомассы лишь одного вида, входящего в состав водорослевого комплекса;

2) возникновение сильных автоколебаний с попеременным доминированием отдельных видов;

3) вытеснение водорослевых комплексов «видами-индивидуалистами».

Все три эффекта приводят к снижению мгновенно наблюдаемого видового разнообразия, вычисляемого, например, по формуле Шеннона:

$$I = -\sum_i \left((B_i/\overline{B}) \log_2 (B_i/\overline{B}) \right), \qquad (9)$$

где I — индекс разнообразия, B_i — биомасса i-го вида, $\overline{B}$ — суммарная биомасса.

Рассматриваемые модели предсказывают, что упрощение водорослевого комплекса может наблюдаться не только в эвтрофных, но и в олиготрофных водоемах. В этом случае может происходить разрыв гиперциклической связи и уменьшение числа видов в водорослевых комплексах.

Модели, предлагаемые в настоящей работе, допускают проверку в экспериментах по культивированию водорослевых комплексов в хемостате [16]. Такие эксперименты позволят разде-

лить видовое разнообразие, поддерживаемое благодаря пространственной и временно́й неоднородности водоема, и видовое разнообразие, поддерживаемое благодаря экзометаболитному регулированию, а также другим механизмам симбиотических взаимодействий. Регулирование интенсивности перемешивания позволяет сделать определенные заключения о возможности формирования диссипативных структур в подобных системах.

Выводы

1. Взаимное экзометаболитное стимулирование может обеспечить сосуществование нескольких, образующих целостный водорослевый комплекс, видов при лимитировании одним биогенным элементом.

2. Эвтрофирование водоемов может приводить к снижению мгновенно наблюдаемого видового разнообразия водорослей. Это снижение может обусловливаться разными механизмами: непропорциональным нарастанием биомассы одного вида, попеременным доминированием, вселением «вида-индивидуалиста».

3. Обеднение видового состава водорослей может также наблюдаться в олиготрофных водоемах.

4. При лимитировании двумя биогенными элементами возможно сосуществование двух водорослевых комплексов.

5. Изменение трофности водоема может изменять относительную конкурентоспособность отдельных водорослевых комплексов.

6. Видовой состав водорослей, обитающих в водоеме, характеризуется известной консервативностью и не сразу меняется при изменении внешних условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Багоцкий С. В., Вавилин В. А. Применение моделей гиперциклов для анализа структуры и динамики сообществ фитопланктона.— Биофизика, 1989, т. 34, № 5, с. 877—882.

2. Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии.— Зоологический журнал, 1936, т. 15, № 3, с. 363—381.

3. Домбровский Ю. А. Модель метаболитного регулирования в системе двух конкурирующих популяций и возможный механизм поддержания видового разнообразия фитопланктона.— Биофизика, 1981, т. 26, № 1, с. 124—128.

4. Домбровский Ю. А., Маркман Г. С. Автоколебания в модели динамики фитопланктона, учитывающей механизм регулирования.— Биофизика, 1979, т. 24, № 2, с. 289—292.

5. Курченко Т. С. Математические модели процессов первичного продуцирования в водоеме (обзор).— Гидробиологический журнал, 1979, т. 15, № 3, с. 24—36.

6. Сиренко Л. А. Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах.— Киев: Наукова думка, 1972.— 203 с.

7. Федоров В. Д., Кафар-заде Л. Экспериментальное исследование физиологической активности метаболитов (фильтратов) планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах.— В кн.: Человек и биосфера. М., 1976, вып. 1, с. 175—195.

8. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул.— М.: Мир, 1973.— 216 с.

9. Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул.— М.: Мир, 1982.— 270 с.
10. Hutchinson G. E. The paradox of the plankton.— American Naturalist, 1961, v. 95, N 882, p. 137—145.
11. Keating K. I. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in an eutrophic lake.— Science, 1977, v. 196, N 4292, p. 885—887.
12. Keating K. I. Blue-green algae inhibition of diatom growth: transsition from mesotrophic to eutrophic community structure.— Science, 1978, v. 199, N 4332, p. 971—973.
13. Levin S. A. Community equilibria and stability, an extension of the competitive explusion principle.— American Naturalist, 1970, v. 104, N 939, p. 413—423.
14. Maestrini S. Y., Bonin D. J. Allelopathic relationships between phytoplankton species.— Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 1981, N 210, p. 323—338.
15. Richerson P., Armstrong R., Goldman C. Contemporaneous disequilibrium. A new hypothesis to explain the paradox of the plankton.— Prot. Nat. Acad. Sci. USA, 1970, v. 67, N 4, p. 1710—1714.
16. Sommer U. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments.— Archiv für Hydrobiol., 1983, v. 96, N 4, p. 399—416.
17. Sommer U. The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures.— Limnology and Oceanography, 1984, v. 29, N 3, p. 633—636.

MATHEMATICAL MODELS OF MULTISPECIES ALGAL COMPLEXES

S. V. Bagotsky

Institute of Water Problems, USSR Academy of Sciences

A model of a hypercycle proposed by M. Eigen is used to analyze the structure and dynamics of multispecies algal complexes. The model assumes that each species of an algal complex secretes an exometabolite stimulating the reproduction of another species. The paper presents several models describing 2-, 3-, and 5-species algal complexes in water bodies of different trophic status. It illustrates various mechanisms of multispecies complex simplification during eutrophication: disproportional biomass growth of a species, alternating dominance, intrusion of an individualist species. The models of algal complex competition are discussed. It is shown that the relative competitive capacity of an algal complex may depend on a water body trophicity. Changes in environmental conditions can cause a serious delay in complex successions. It is demonstrated that two algal complexes can coexist when they are limited by two nutrient elements.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*RANGIFER TARANDUS* L.)

С. А. Бочкарева, Т. Г. Гильманов

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Таймырская популяция диких северных оленей — крупнейшая в мире. Несмотря на то что внутри нее существуют отдельные локальные группировки (стада), различающиеся по местам зимовок, летом все стада концентрируются на обширных равнинах Западного Таймыра (рис. 1). При этом наблюдается значительное перемешивание особей из различных стад, что позволяет рассматривать все население диких северных оленей Таймыра как самостоятельную целостную популяцию. Благодаря этому она представляет собой уникальный модельный объект для изучения и моделирования фундаментальных популяционно-экологических и народнохозяйственных характеристик дикого северного оленя, таких, как численность, половозрастной состав, роль в вещественно-энергетических и биоценотических процессах в тундровых экосистемах, а также его охотничье-промысловое значение [8—10, 40—42].

Ввиду ее многочисленности и промыслового значения неоднократно предпринимались попытки построения математических моделей таймырской популяции [16—19], которые в значительной мере способствовали разработке научно обоснованных методов ее охраны и рационального использования. В настоящей работе предпринята попытка подойти к задаче математического моделирования таймырской популяции на основе общих, теоретически обоснованных и уже ставших парадигмальными для современной динамической экологии типов моделей и методов моделирования [11, 13, 33, 37, 47, 49, 50, 51], чтобы тем самым ввести работы по моделированию таймырской популяции в общий исследовательский поток современной системной экологии.

Систематические наблюдения за таймырской популяцией северного оленя ведутся с конца 50-х годов, в результате чего к настоящему времени накоплена большая и достоверная информация по ее основным популяционно-динамическим характеристикам [4, 7, 12, 14, 17, 18, 20, 24—28, 34, 36, 39, 43—45].

Данные о динамике суммарной численности $N(t)$ таймырской популяции дикого северного оленя за период 1959—1988 гг. обобщены нами в виде графика (рис. 2). Они получены методом авиаучета и характеризуются ошибкой не более 20 % в сторону занижения численности [1, 2, 46].

Обычно учет проводится в конце июля и отражает численность популяции примерно через месяц после отела, пик которого приходится на вторую половину июня. Там же представлены данные об интенсивности промыслового изъятия $h(t)$ (голов в год). Они показывают, что история популяции разделяется на два периода:

предпромысловый (до 1970 г. включительно), когда объемы заготовок не превосходили 10 тыс. голов в год, и промысловый (начиная с 1971 г.), когда в возрастающих масштабах стала производиться промышленная заготовка оленей. Отстрел животных

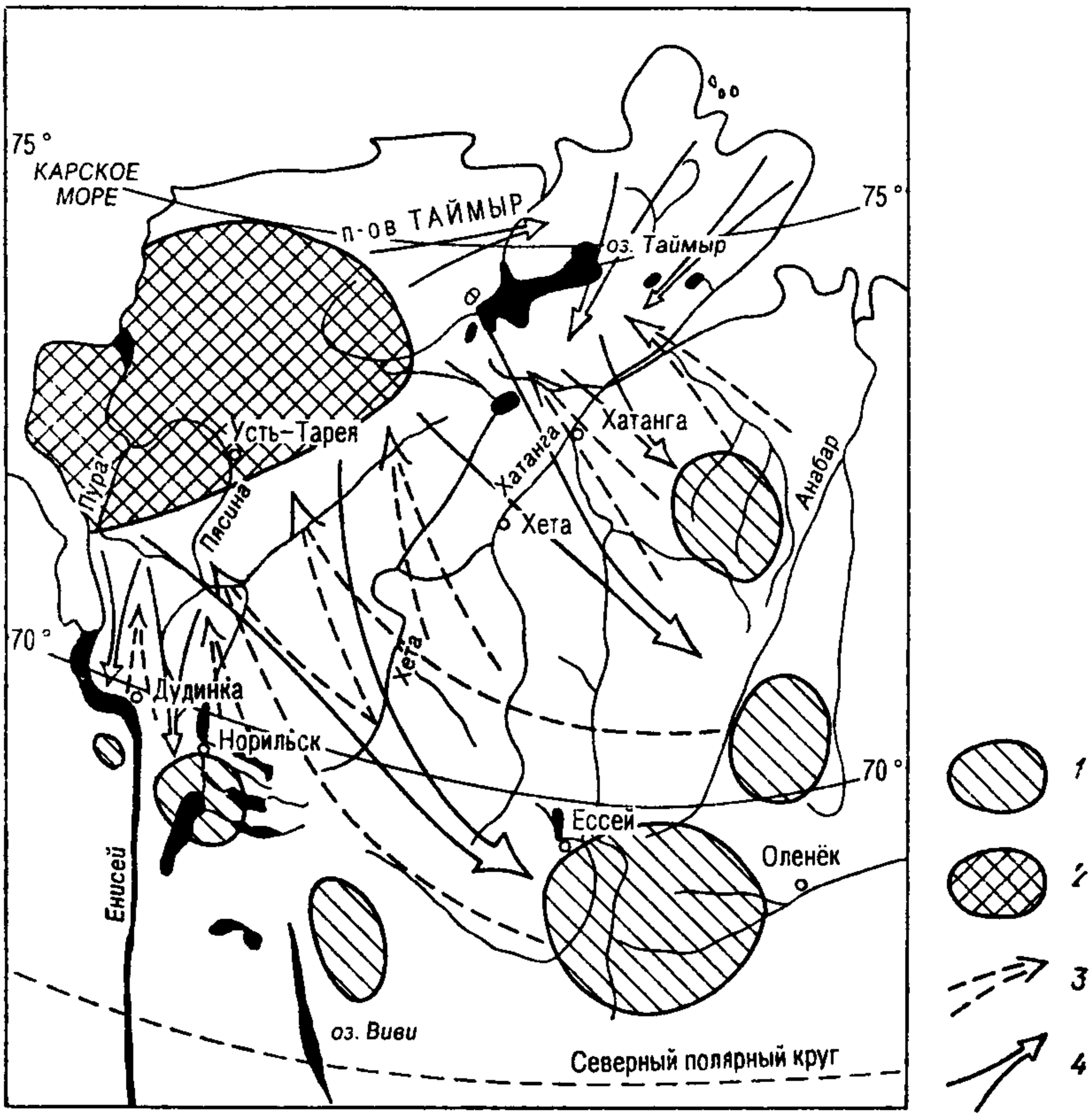


Рис. 1. Сезонное размещение и миграции диких северных оленей п-ова Таймыр.

1 — места зимовок, *2* — районы летнего размещения стад, *3* — направления весенних миграций, *4* — направления осенних миграций.

проводится с 15 августа по 15 марта, однако оптимальным сроком заготовки считается сентябрь, когда упитанность животных максимальна и шкуры мало повреждены личинками кожного овода [24].

Максимальная видовая продолжительность жизни северного оленя составляет, по-видимому, 15—20 лет [53]. Однако подавляющее большинство животных в природе не достигает максимального возраста. Основываясь на данных Б. М. Павлова и др. [7], мы приняли для таймырской популяции максимальный возраст равным $m = 12$ лет. Состояние популяции в текущий момент

времени t характеризуется n-мерным вектором-столбцом

$$\mathbf{x}(t) = (x_1(t),\ x_2(t),\ \ldots,\ x_n(t))',$$

где $n = 2m = 24$, а штрих означает операцию транспонирования. Примем, что в нечетных позициях стоят численности последовательных возрастных классов самцов, а в четных — самок. Например, $x_{2i-1}(t)$ есть численности самцов, а $x_{2i}(t)$ — численность самок i-го возрастного класса, т. е. особей с возрастом в интервале $[i-1, i]$ лет ($i = 1, 2, \ldots, 12$).

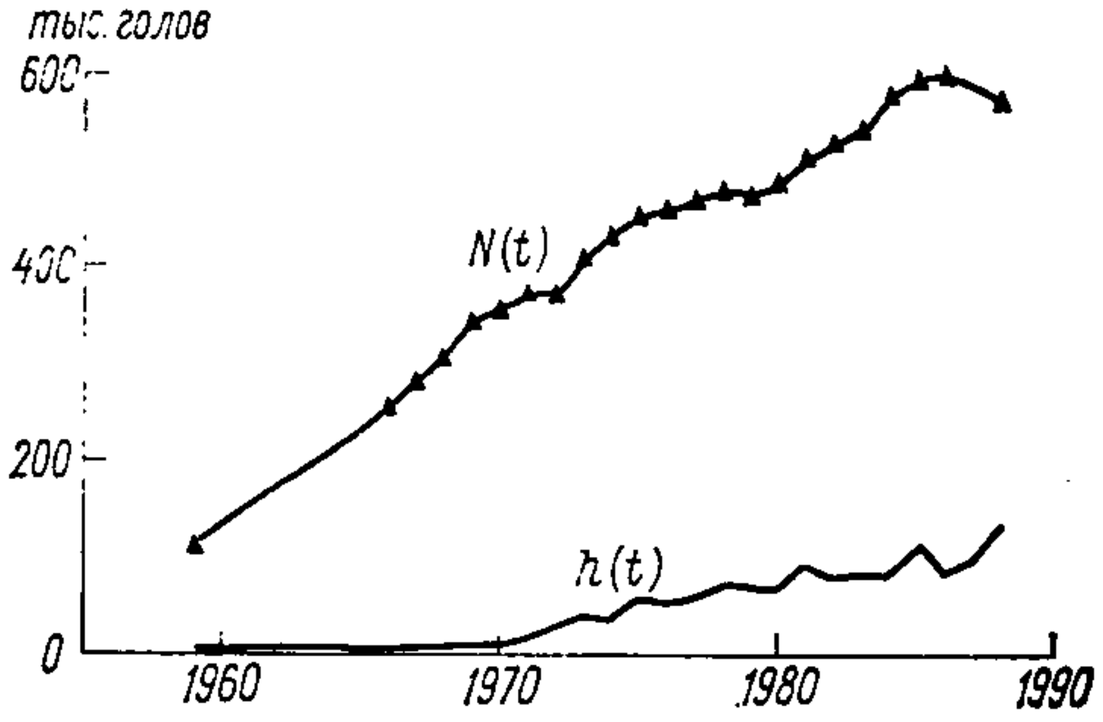


Рис. 2. Динамика суммарной численности таймырской популяции дикого северного оленя по данным авиаучетов $N(t)$ и интенсивности ее охотничье-промыслового использования $h(t)$ [10, 42].

Для построения дискретной матричной модели динамики разновозрастной популяции типа модели Лесли [50] необходимо определить возрастно-специфические коэффициенты рождаемости самцов bm_i и самок bf_i ($i = 1, 2, \ldots, 12$) и выживаемости s_i ($i = 1, 2, \ldots, 24$). В последнем случае $s_{2k-1} = sm_k$ есть выживаемость самцов k-го класса, а $s_{2k} = sf_k$ — самок k-го класса. Во избежание известных трудностей определения коэффициентов рождаемости в оригинальной форме модели Лесли, связанных с тем, что число новорожденных в следующем году определяется по числу половозрелых самок год назад, в настоящей работе нами использован следующий методический прием. В каждый год t популяция рассматривается в два непосредственно примыкающих друг к другу момента времени, например в середине июня и в конце июня, когда она описывается n-мерными вектор-столбцами $\mathbf{y}(t)$ и $\mathbf{x}(t)$ соответственно. При этом считается, что при переходе от года $(t-1)$ к году t сначала вектор $\mathbf{x}(t-1)$ преобразуется в вектор $\mathbf{y}(t)$ путем почленного умножения его компонентов на коэффициенты выживания $s_i(t-1)$, отражающие совокупное влияние всех факторов смертности и промысла в год $t-1$, после чего вектор $\mathbf{y}(t)$ преобразуется в вектор $\mathbf{x}(t)$, воспроизводя процесс появления новорожденных и возрастного перехода в старших возрастных группах. В координатной форме уравнения соответствующих преобразований имеют вид:

$$y_i(t) = s_i(t-1)\,x_i(t-1), \tag{1}$$

$$x_1(t) = bm_1 y_2(t) + bm_2 y_4(t) + bm_3 y_6(t) + \ldots + bm_m y_n(t); \tag{2}$$

$$x_2(t) = bf_1 y_2(t) + bf_2 y_4(t) + bf_3 y_6(t) + \ldots + bf_m y_n(t); \tag{3}$$

$$x_i(t) = y_{i-2}(t) \quad (i = 2,\ 3,\ \ldots,\ n). \tag{4}$$

Прямыми вычислениями по правилу умножения матрицы на вектор нетрудно убедиться, что эти уравнения в матрично-векторной форме могут быть представлены как

$$\mathbf{y}(t) = S\mathbf{x}(t-1), \tag{5}$$

$$\mathbf{x}(t) = B\mathbf{y}(t), \tag{6}$$

где $S = \mathrm{diag}\{s_1, s_2, \ldots, s_n\}$ — диагональная матрица размерности $n \times n$ с коэффициентами выживаемости на диагонали, а матрица B имеет вид

$$B = \begin{bmatrix}
0 & bm_1 & 0 & bm_2 & 0 & bm_3 & \ldots & 0 & bm_{m-1} & 0 & bm_m \\
0 & bf_1 & 0 & bf_2 & 0 & bf_3 & \ldots & 0 & bf_{m-1} & 0 & bf_m \\
1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 \\
\cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 1 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 1 & 0 & 0
\end{bmatrix}. \tag{7}$$

Таким образом, для полной идентификации модели необходимы оценки коэффициентов рождаемости bm_i, bf_i и выживаемости s_i. Для их получения обратимся к эмпирическим данным о таймырской популяции северного оленя.

Самки северного оленя на Таймыре впервые спариваются на втором году жизни и, следовательно, дают первый приплод в возрасте 2+, то есть в третьем возрастном классе [7, 21, 29]. Следовательно, $bm_1 = bm_2 = bf_1 = bf_2 = 0$. При однократном размножении в году возрастно-специфические коэффициенты рождаемости самцов и самок рассчитываются по формулам

$$bm_i = c_m f_i (1 - j_i),$$

$$bf_i = c_f f_i (1 - j_i), \tag{8}$$

где c_m и c_f — доля самцов и самок в помете, f_i — число детенышей в помете и j_i — коэффициент яловости, т. е. доля самок, которые не принесли потомства. Установлено, что для диких северных оленей Таймыра $c_m = 0{,}51$ и $c_f = 0{,}49$ [7], $f_i = 1$ [43]. Яловость молодых составляет 0,35—0,65, в наиболее продуктивном возрасте — 0,05 с последующим увеличением по мере старения [18, 20].

Коэффициенты выживаемости введены в модели по формуле, учитывающей безвыборочный промысел:

$$s_i(t) = k_i\left(1 - h(t)/N(t)\right), \tag{9}$$

где $h(t)$ — промысловое изъятие в t-м году, $N(t)$ — суммарная численность, k_i — эмпирические коэффициенты.

Для численной оценки коэффициентов j_i и k_i были использованы данные о динамике возрастного состава популяции в 1982—1988 гг., любезно предоставленные Б. М. Павловым. Они пред-

ставляют собой показатели численности следующих четырех половозрастных групп: N_1 — телята-сеголетки (самцы и самки); N_2 — молодняк возраста 1+ и 2+ (самцы и самки); N_3 — взрослые самцы (3+ и старше) и N_4 — взрослые самки (3+ и старше) (рис. 3). Первоначальное определение коэффициентов j_i и k_i ($i = 1, 2, \ldots, 12$) производилось с помощью программы минимизации многомерной нелинейной функции симплекс-методом Нельдера—Мида [38].

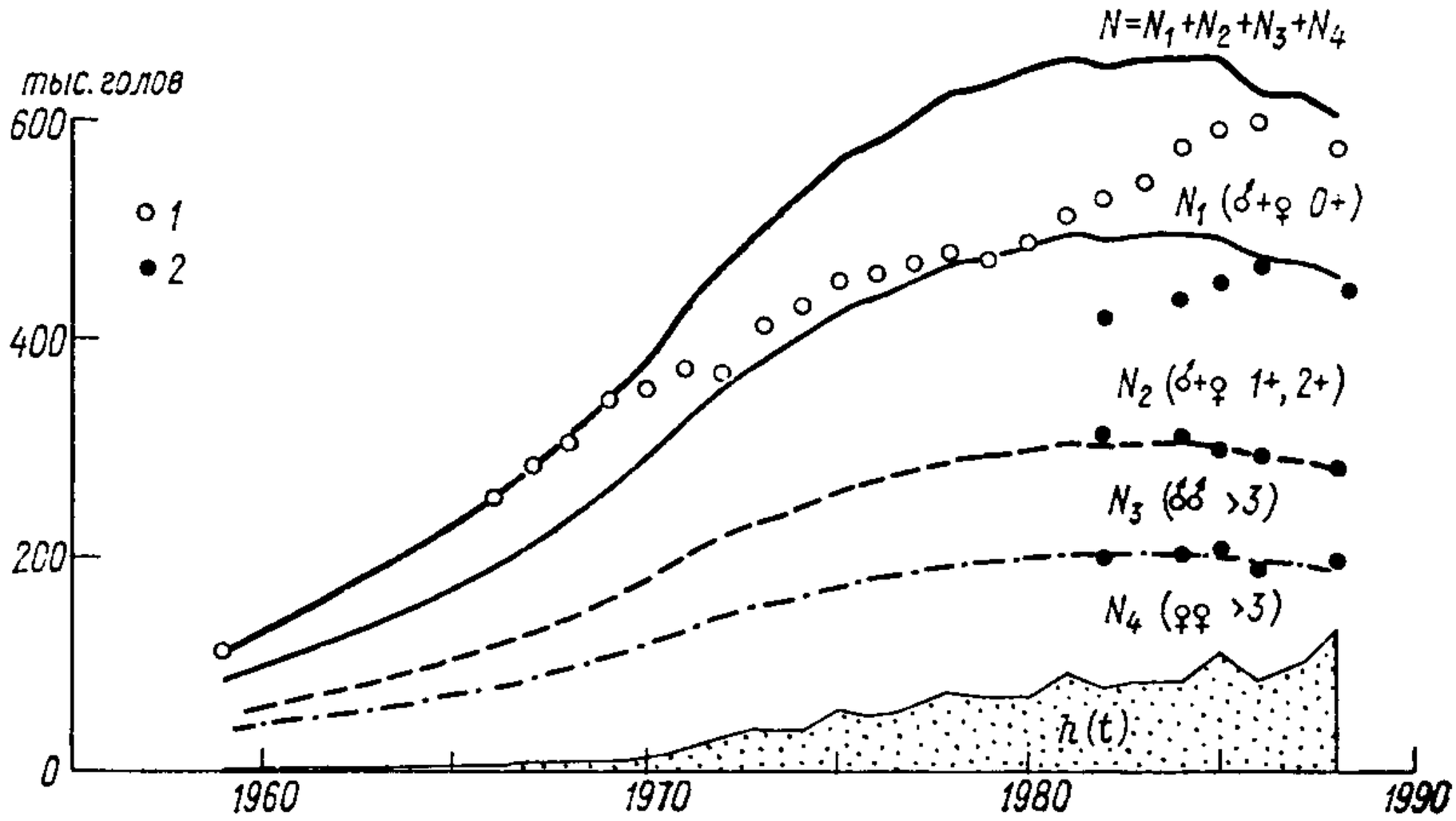


Рис. 3. Расчетная динамика суммарной численности $N(t)$ и агрегированных возрастных групп $N_1(t)$, $N_2(t)$, $N_3(t)$ и $N_4(t)$ в сопоставлении с эмпирическими данными по общей численности (*1*) и возрастному составу (*2*) таймырской популяции дикого северного оленя за 1959—1988 гг.

В качестве целевой функции использовалась сумма квадратов отклонений траекторий модели от эмпирических точек (рис. 3). Полученные таким образом оценки затем подстраивались вручную с учетом того обстоятельства, что эмпирические данные дают минимальные оценки, в особенности для первого возрастного класса, в котором смертность в течение одного- двух месяцев между рождением (середина июня) и учетом (июль — август) не является пренебрежимой величиной. Итоговые оценки параметров приводятся в табл. 1, а отвечающие им расчетные кривые динамики численности возрастных групп — на рис. 3.

Таблица 1

Эмпирические оценки параметров модели

Параметр	Возрастной класс i											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
j_i	0,00	0,00	0,50	0,05	0,05	0,06	0,09	0,15	0,20	0,30	0,40	0,50
km_i	0,75	0,70	0,87	0,93	0,93	0,91	0,86	0,78	0,72	0,70	0,68	0,00
kr_i	0,905	0,80	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,97	0,96	0,92	0,82	0,00

Как видим, динамика численности старших возрастных классов описывается моделью достаточно хорошо, причем модель «выходит» на эмпирические точки через 20 лет имитации, в течение которых интенсивность промысла $h(t)$ существенно менялась. Это дает основание использовать параметры модели для характеристики и анализа изучаемой популяции.

Прежде всего они позволяют восстановить демографическую таблицу (табл. 2, 3) популяции в предпромысловый период, ко-

Таблица 2

Демографическая таблица для самок таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) в предпромысловый период

Класс i	Рождаемость b_i	Выживаемость s_i	Функция доживания l_i	Ожидаемая продолжительность жизни e_i	Репродуктивный вклад $b_i l_i$	Взвешенный репродуктивный вклад $b_i l_i e^{-r}(i)$	Относительная репродуктивная ценность $Vr(i)/Vr(0)$
1	0,000	0,880	1,000	6,973	0,000	0,000	1,000
2	0,000	0,778	0,880	6,852	0,000	0,000	1,279
3	0,245	0,963	0,685	7,661	0,168	0,118	1,849
4	0,466	0,963	0,660	6,935	0,308	0,191	1,907
5	0,466	0,963	0,636	6,182	0,296	0,164	1,745
6	0,461	0,963	0,612	5,399	0,282	0,139	1,556
7	0,446	0,963	0,590	4,587	0,263	0,115	1,341
8	0,417	0,944	0,568	3,743	0,237	0,092	1,104
9	0,392	0,934	0,536	2,937	0,210	0,072	0,875
10	0,343	0,895	0,501	2,109	0,172	0,053	0,635
11	0,294	0,798	0,448	1,298	0,132	0,036	0,415
12	0,245	0,000	0,357	0,500	0,087	0,021	0,218
				Итого	2,153	1,000	

Таблица 3

Демографическая таблица для самцов таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в предпромысловый период

Класс	Выживаемость s_i	Функция доживания l_i	Ожидаемая продолжительность жизни e_i
1	0,730	1,000	3,914
2	0,681	0,730	4,179
3	0,846	0,497	4,902
4	0,905	0,421	4,701
5	0,905	0,381	4,144
6	0,885	0,344	3,527
7	0,837	0,305	2,919
8	0,759	0,255	2,392
9	0,700	0,194	1,993
10	0,681	0,136	1,632
11	0,662	0,092	1,162
12	0,000	0,061	0,500

торая, как известно, выступает фундаментальной популяционно-динамической характеристикой изучаемого вида в естественных условиях существования [6, 13, 37].

Исходя из возрастно-специфических коэффициентов рождаемости b_i и выживаемости s_i, приведенных в соответствующих графах табл. 2 и 3, в демографических таблицах по известным формулам (где для простоты индексы m и f опущены) вычисляются все основные популяционно-динамические показатели:

коэффициенты доживания до начала i-го класса l_i

$$l_i = l_{i-1} s_{i-1} \quad (l_i = 1, \ i = 2, \ \ldots \ n) \tag{10}$$

и до середины i-го класса L_i

$$L_i = (l_i + l_{i+1})/2 \quad (i = 1, \ \ldots, \ n-1; \ L_n = l_n/2); \tag{11}$$

средняя ожидаемая продолжительность жизни особи, дожившей до i-го возрастного класса e_i:

$$e_i = (1/l_i) \sum_{k=i}^{n} L_k \quad (i = 1, \ \ldots, \ n) \tag{12}$$

и ряд других, обсуждаемых ниже.

Как видно из табл. 2, ожидаемая продолжительность жизни новорожденных особей женского пола составляет $ef_1 = 6{,}97$ года; у доживших до третьего года она возрастает до максимального значения $ef_3 = 7{,}66$ года после чего монотонно падает в течение оставшейся жизни. У самцов продолжительность жизни в среднем несколько ниже, чем у самок: для них $em_1 = 3{,}91$ года и $em_3 = 4{,}90$ года. Эти оценки хорошо согласуются с эмпирическими данными [7] о том, что средняя продолжительность жизни самок в таймырской популяции составляет 6—7 лет, а самцов 4—5 лет.

Непосредственно по данным демографической таблицы рассчитывается такой важный итоговый динамический показатель популяционного уровня, как чистый коэффициент размножения популяции за одно поколение (чистый коэффициент воспроизводства) R_0:

$$R_0 = \sum_{i=1}^{n} b_i l_i. \tag{13}$$

Как следует из формулы, он показывает суммарное ожидаемое число новорожденных самок, производимых на свет одной самкой в течение всей ее жизни. Очевидно, популяция способна к воспроизводству и росту численности только в том случае, когда чистый коэффициент воспроизводства $R_0 > 1$. Для таймырской популяции оленей за период 1960—1970 гг. $R_0 = 2{,}15$, что согласуется с наблюдавшимся в этот период устойчивым приростом численности.

Однако в рамках теории динамики биологических популяций наиболее содержательным популяционно-динамическим показателем считается годовой темп роста численности r (год$^{-1}$) или функционально связанный с ним годовой коэффициент умножения

численности $q = e^r$. Известно, что при наличии демографической таблицы величина q может быть найдена как максимальный по абсолютной величие корень так называемого характеристического уравнения популяции, которое в рассматриваемом случае имеет вид [37]:

$$q^{12} - b_1 l_1 q^{11} - b_2 l_2 q^{10} - \ldots - b_{11} l_{11} q^1 - b_{12} l_{12} = 0. \qquad (14)$$

Проведя соответствующие расчеты для данных табл. 2, получаем $q = 1{,}126$ и $r = 0{,}118$ год$^{-1}$. Таким образом, за рассматриваемый период популяция возрастала за год примерно на 12 %. Сравнивая это значение с биотическим потенциалом представителей рода *Rangifer*, который, по литературным данным, у дикого северного оленя (*R. tarandus tarandus*) достигает $R_{max} = 0{,}29$ год$^{-1}$, а у оленя-карибу (*R. tarandus caribou*) $R_{max} = 0{,}35$ год$^{-1}$ [53], можно заключить, что размножение таймырской популяции в предпромысловый период протекало весьма успешно, хотя и ограничивалось целым рядом факторов, среди которых наиболее существенны наличие и качество кормов, прежде всего зимних [3, 23, 53], болезни [5, 22, 35, 43], хищники [4, 17, 18, 22] и, наконец, промысел, который стал приобретать значительные размеры начиная с 1971 г. [15, 20, 29—32, 44].

На базе демографической таблицы может быть определен ряд других популяционных показателей, весьма полезных при характеристике и сравнительном анализе разных популяций. Так, по известной теореме Лотки [48, 52] возрастной состав популяции, развивающейся с постоянной скоростью r, со временем (практически, как правило, достаточно быстро) приобретает стабильное распределение численностей возрастных групп $\mathbf{p} = (p_1^*, p_2^*, \ldots, p_n^*)$ параметры которого определяются

$$p_i^* = l_i e^{-ir} \Big/ \sum_{j=1}^{n} l_j e^{-jr} \quad (i = 1, 2, \ldots, n). \qquad (15)$$

Рассчитанная таким образом пирамида стабильного возрастного состава таймырской популяции в предпромысловый период изображена на рис. 4.

Следующими важными популяционными характеристиками являются функция репродуктивного вклада $Gr(i)$:

$$Gr(i) = b_i l_i \qquad (16)$$

и функция репродуктивной ценности $Vr(i)$:

$$Vr(i) = (1/l_i) e^{r(i-1)} \sum_{k=i}^{m} b_k l_k e^{-rk}. \qquad (17)$$

Обе функции описывают репродуктивное значение особей разного возраста, но в то время как функция $Gr(i)$ дает абсолютную величину ожидаемого репродуктивного вклада на i-м году жизни особи, функция $Vr(i)$ характеризует относительную ценность

суммарного будущего потомства от особи, находящейся в i-м возрастном классе, по сравнению с особью первого класса, для которой, как нетрудно проверить непосредственной подстановкой,

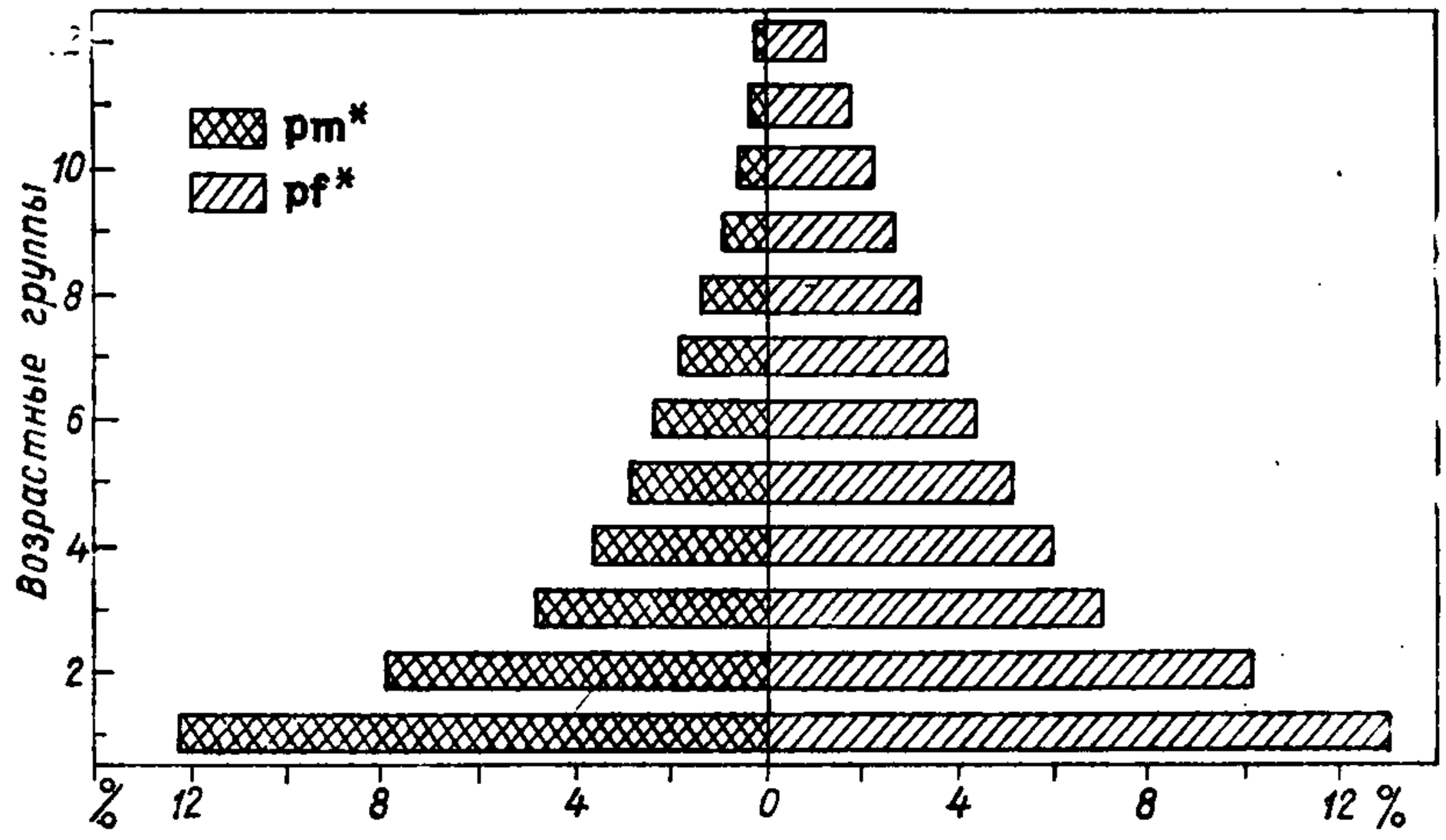


Рис. 4. Стабильный возрастной состав самцов pm* и самок pf* таймырской популяции дикого северного оленя в предпромысловый период, отвечающей относительной скорости роста $r = 0{,}118$ год $^{-1}$.

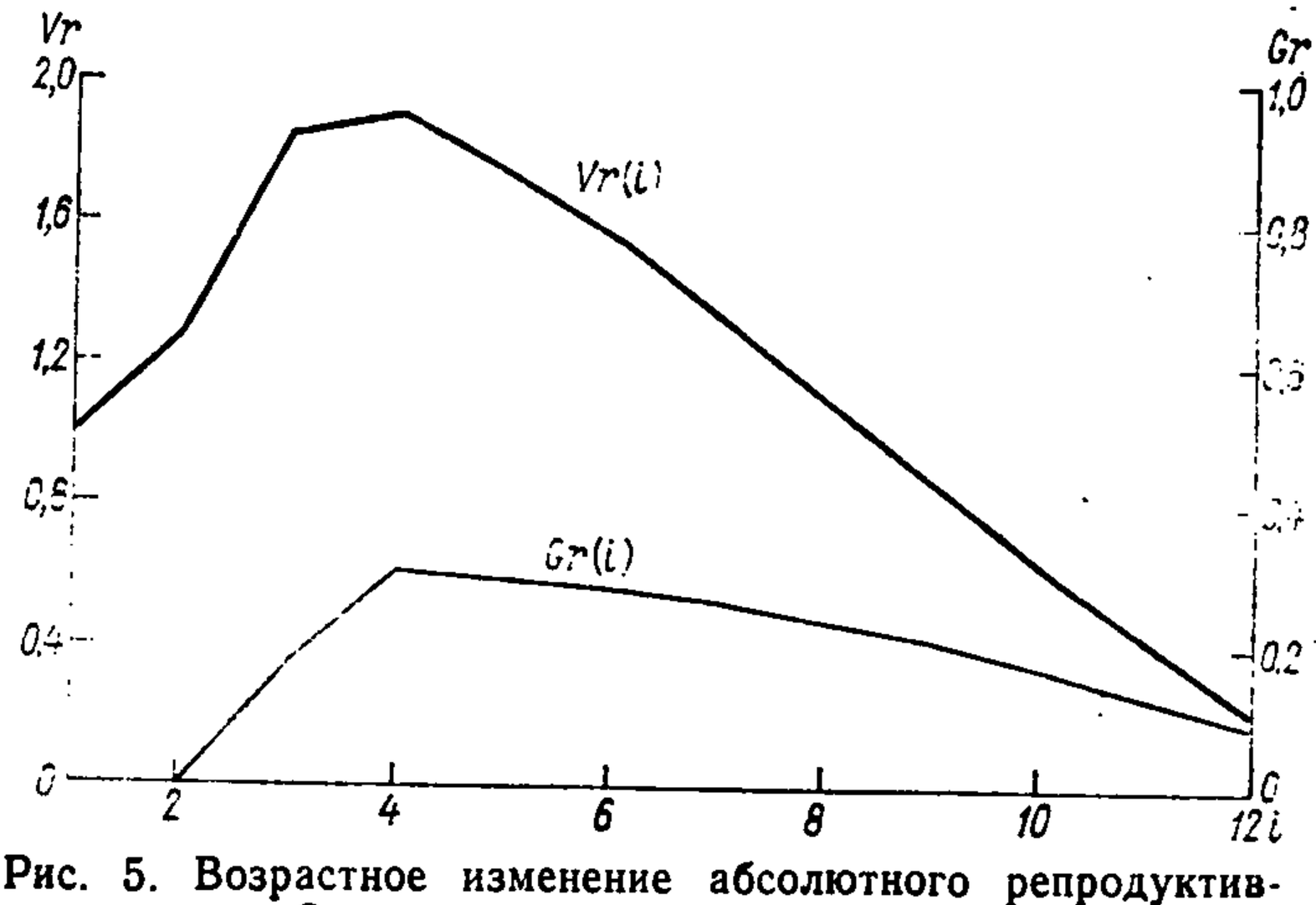


Рис. 5. Возрастное изменение абсолютного репродуктивного вклада Gr и относительной репродуктивной ценности Vr в популяции дикого северного оленя на Таймыре в предпромысловый период.

$Vr(1) = 1$. Как видно на рис. 5, относительная репродуктивная ценность Vr в популяции дикого северного оленя Таймыра с возрастом i снижается значительно круче, чем абсолютный репродуктивный вклад Gr, что объясняется достаточно высоким значением относительной скорости роста $r = 0{,}118$ год $^{-1}$.

Для рассмотрения многолетней динамики таймырской популяции в режиме эксплуатации для каждого года имитации рассчитывалась годовая матрица перехода P:

$$P = BS, \tag{18}$$

с помощью которой модель приближается к форме канонической матричной модели Лесли:

$$\mathbf{x}(t) = P\mathbf{x}(t-1). \tag{19}$$

Как известно из теории матричных популяционных моделей, при постоянной матрице P коэффициент относительного прироста r

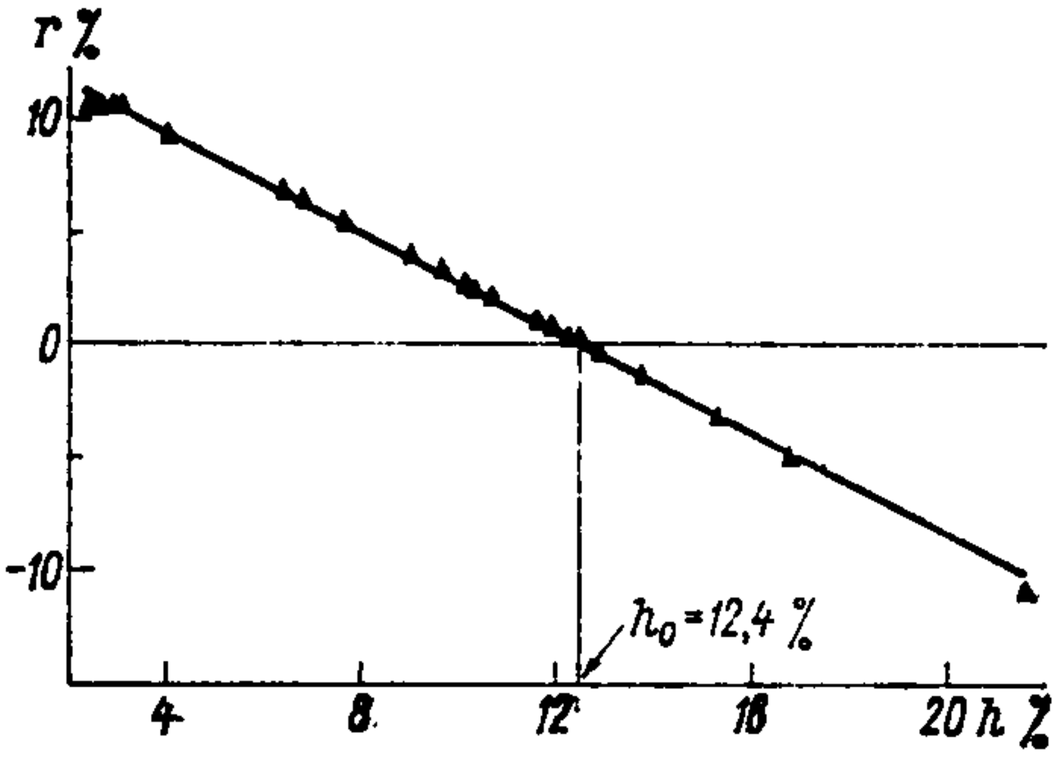


Рис. 6. Зависимость относительной скорости роста r эксплуатируемой популяции дикого северного оленя от интенсивности промысла h.

может быть найден как натуральный логарифм доминантного собственного числа q_1 матрицы P:

$$r = \ln(q_1), \tag{20}$$

причем упомянутый выше вектор стабильного возрастного состава популяции $\mathbf{p}^*$ представляет собой собственный вектор матрицы P, отвечающий именно этому собственному числу, т. е.:

$$P\mathbf{p}^* = q_1\mathbf{p}^*. \tag{21}$$

Для переменной матрицы, каковой является матрица P настоящей модели в связи с погодичной динамикой интенсивности промысла $h(t)$, сказанное выше уже строго говоря, не выполняется. Тем не менее и в этом случае вычисление логарифма доминантного собственного числа оказывается весьма полезным.

На рис. 6 рассчитанные по модели значения относительной скорости роста r, выраженные в процентах, нанесены против промысловой нагрузки h, также выраженной в процентах от численности популяции. Поскольку r представляет собой разность среднепопуляционной рождаемости и смертности:

$$r = b - d, \tag{22}$$

а в условиях эксплуатации интенсивность промысла h становится основной компонентой смертности, не удивляет отрицательная линейная связь между r и h:

$$r = 13{,}75 - 1{,}108h \quad (R^2 = 0{,}998). \qquad (23)$$

Экстраполируя это полуэмпирическое соотношение к нулевой интенсивности промысла, получаем оценку относительной скорости роста в предпромысловый период $r_0 = 13{,}75$ % за год.

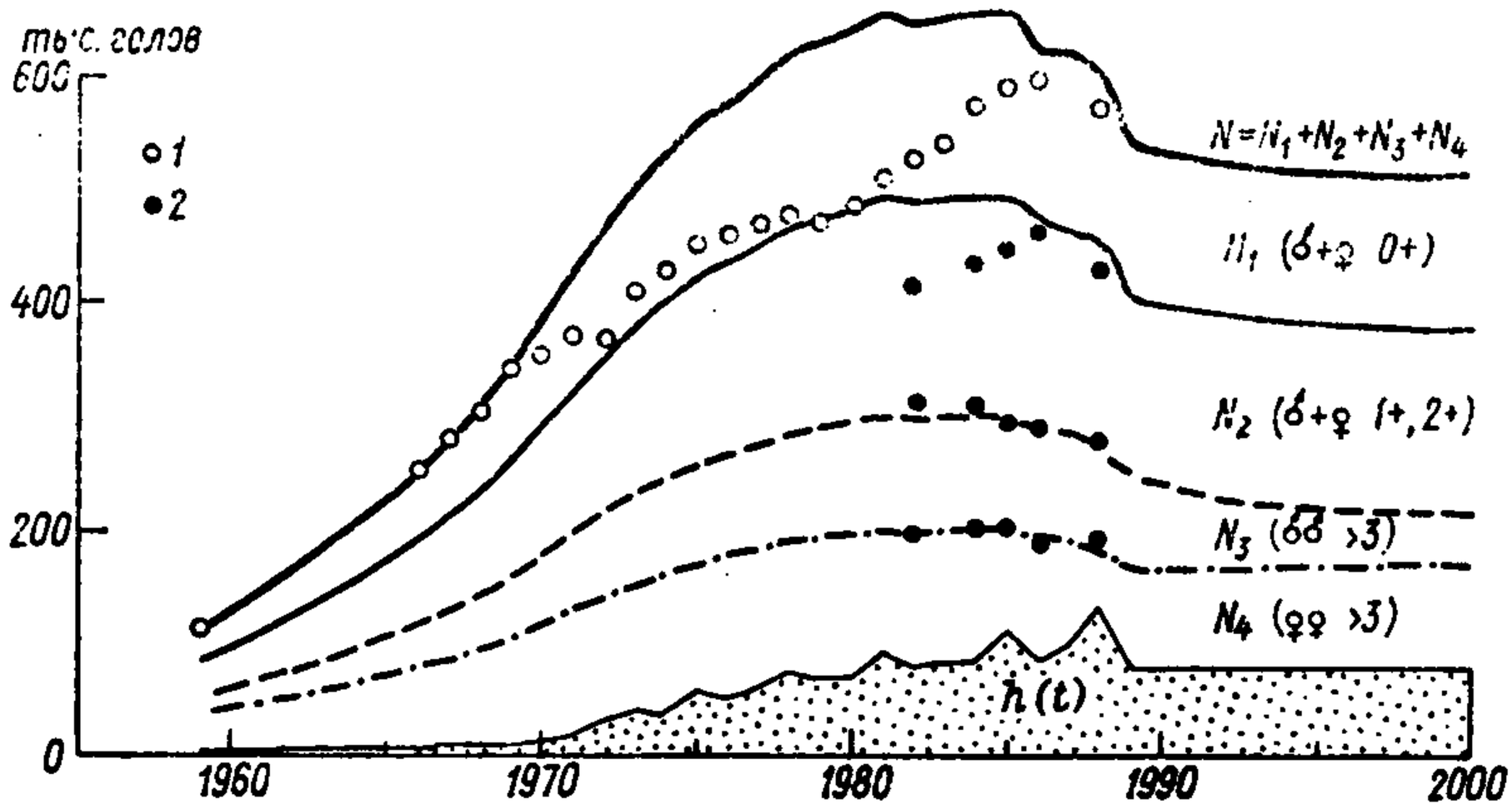


Рис. 7. Расчетная динамика численности и возрастного состава таймырской популяции дикого северного оленя при безвыборочном промысле с интенсивностью $h = 67{,}3$ тыс. голов за год в период 1989—2000 гг.

Здесь и на рис. 8—11 *1* — общая численность, *2* — возрастной состав.

Более интересно то, что это уравнение может использоваться для ориентировочной оценки интенсивности промысла, обеспечивающей постоянную численность популяции: значение $r = 0$ достигается при интенсивности промысла $h_0 = 12{,}4$ %. На рис. 7 показаны результаты численного эксперимента с моделью по уточнению оценки величины h_0, обеспечивающей поддержание с 1989 г. постоянной численности популяции на уровне 538 тыс. голов. Оказалось, что это достигается при промысловом изъятии $h_0 = 67{,}3$ тыс. голов в год, т. е. 12,5 %, что практически совпадает с полученной выше оценкой $h_0 = 12{,}4$ %.

Как показывают рис. 8 и 9, ежегодный отстрел 60 тыс. голов оленей будет способствовать дальнейшему росту популяции, которая (естественно, в предположении неизменности условий существования и безвыборочной элиминации при охоте) к 2000 г. достигнет численности 733 тыс. голов, тогда как при добыче на уровне 80 тыс. за год численность к 2000 г. упадет до 198 тыс. голов. Таким образом, предложенная модель может служить инструментом тестирования оценки отклика популяции на различные сценарии суммарной промысловой нагрузки, задаваемые как заданные функции времени $h(t)$.

Однако более важно, что модель открывает возможность исследовать влияние на популяцию не только суммарного промыс-

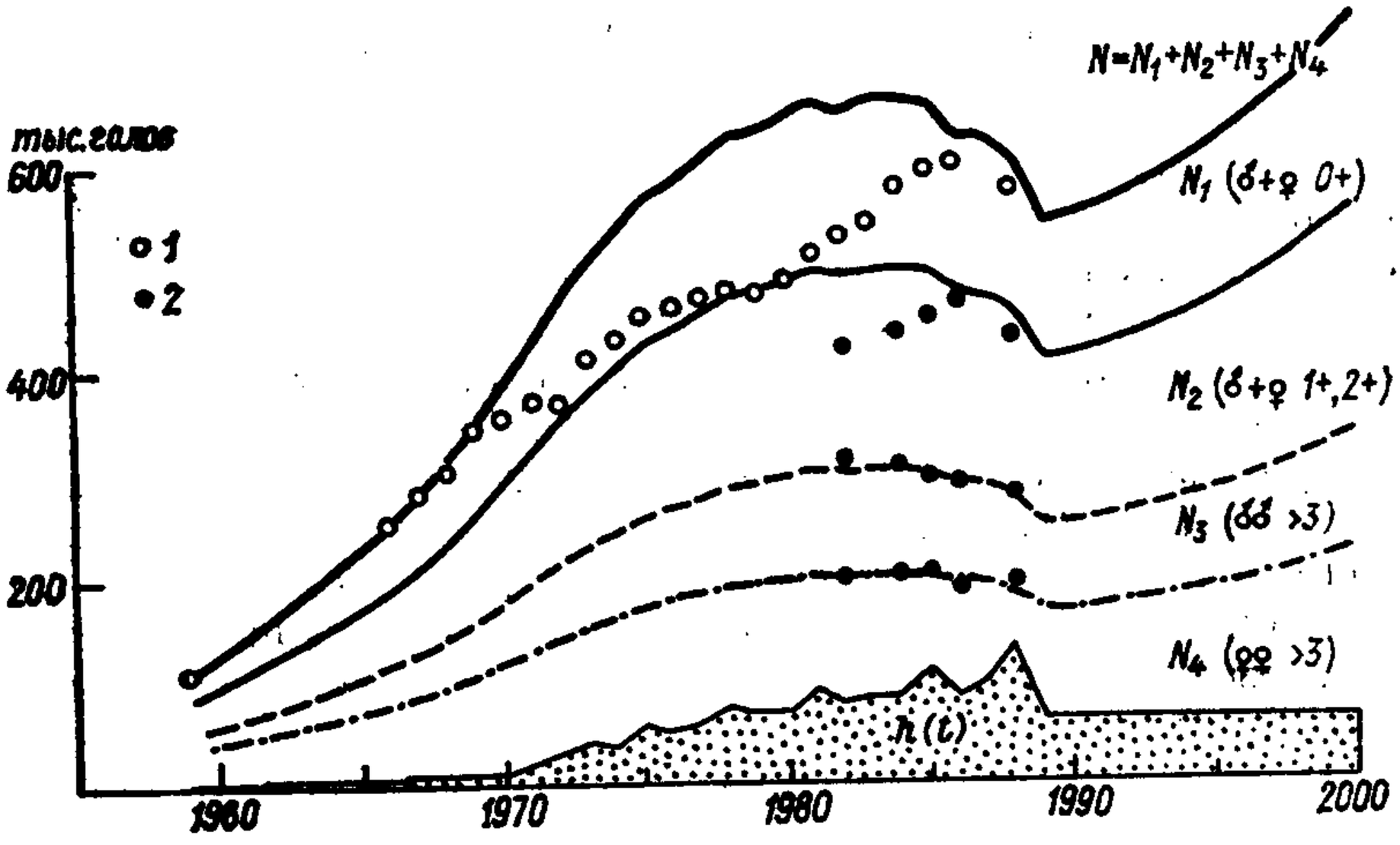


Рис. 8. Расчетная динамика численности и возрастного состава таймырской популяции дикого северного оленя при безвыборочном промысле с интенсивностью $h = 60$ тыс. голов за год в период 1989—2000 гг.

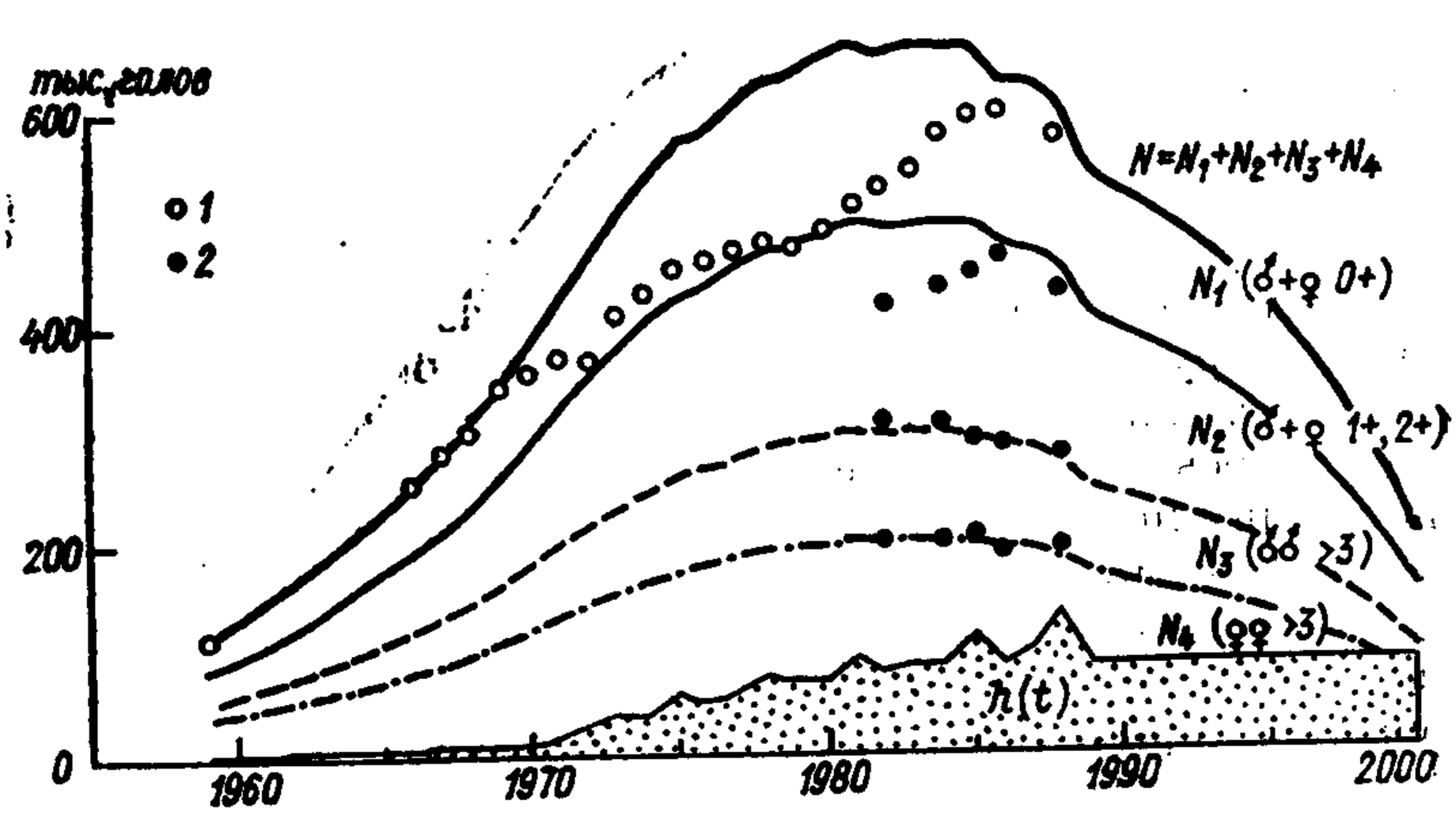


Рис. 9. Расчетная динамика численности возрастного состава таймырской популяции дикого северного оленя при безвыборочном промысле с интенсивностью $h = 80$ тыс. голов за год в период 1989—2000 гг.

лового изъятия $h(t)$, но и его возрастного состава, задаваемого вектором возрастного состава

$$\mathbf{ph} = (ph_1,\ ph_2,\ \ldots,\ ph_n) \quad \left(\sum_{i=1}^{n} ph_i = 1\right). \tag{24}$$

С учетом состава промыслового изъятия формула (9) для коэффициента выживаемости приобретает вид

$$s_i(t) = k_i\left(1 - ph_i h(t)/x_i(t-1)\right). \qquad (25)$$

По понятным причинам на практике нет возможности задавать вектор промыслового изъятия столь детально, т. е. с точностью до годовых классов. Вместо этого задается четырехмерный вектор $\mathbf{ch} = (ch_1, ch_2, ch_3, ch_4)$, в котором первый компонент задает долю в суммарной добыче сеголеток (самцов и самок), второй — долю молодняка (годовики и двухлетки, самцы и самки), третий — долю взрослых самцов и четвертый — долю взрослых самок. Используя векторы подробного и агрегированного возрастного состава $\mathbf{x}(t)$ и $\mathbf{N}(t)$, подробный вектор промысловой нагрузки $\mathbf{ph}$, необходимый для расчетов по формуле (25), может быть вычислен по заданному вектору $\mathbf{ch}$ с помощью следующих очевидных формул, выражающих пропорциональное изъятие внутри агрегированных групп:

$$\begin{gathered}
ph_1 = ch_1 x_1/N_1;\\
ph_2 = ch_1 x_2/N_1;\\
ph_3 = ch_2 x_3/N_2;\\
ph_4 = ch_2 x_4/N_2;\\
ph_5 = ch_2 x_5/N_2;\\
ph_6 = ch_2 x_5/N_2;\\
ph_{2(i-1)} = ch_3 x_{2(i-1)}/N_3 \quad (i = 4, \ldots, m);\\
ph_{2i} = ch_4 x_{2i}/N_4 \quad (i = 4, \ldots, m).
\end{gathered} \qquad (26)$$

Эксперименты с моделью показали, что изменение состава промысловой нагрузки является мощным рычагом управления динамикой ее численности с целью оптимизации промысла. Прежде всего оказалось (чего впрочем и следовало ожидать), что безвыборочная элиминация является далеко не оптимальным методом промысла. Как мы видели выше, при безвыборочной элиминации (когда, в частности, добывается достаточно много самок, поскольку велика их доля в составе) максимальная допустимая интенсивность промысла после 1989 г. составляет $h_0 = 67{,}3$ тыс. голов в год. В противоположность этому, как показывает рис. 10, при составе промыслового изъятия $\mathbf{ch} = (0{,}20,\ 0{,}30,\ 0{,}25,\ 0{,}25)$ интенсивность промысла, обеспечивающая поддержание численности популяции после 1989 г., может быть увеличена до $h = 76$ тыс. голов за год.

Более того, модель показывает, что, повысив долю изымаемых самцов до 30 % и соответственно сократив квоту добываемых самок до 20 %, можно поднять интенсивность промысла до $h = 80$ тыс. голов в год. Как видим на рис. 11, при этом суммарная численность популяции не сокращается, но доля взрослых самцов становится весьма низкой.

В настоящей версии модели не учтено влияние плотности самцов на интенсивность размножения, однако нет оснований полагать, что при чрезмерном сокращении численности взрослых сам-

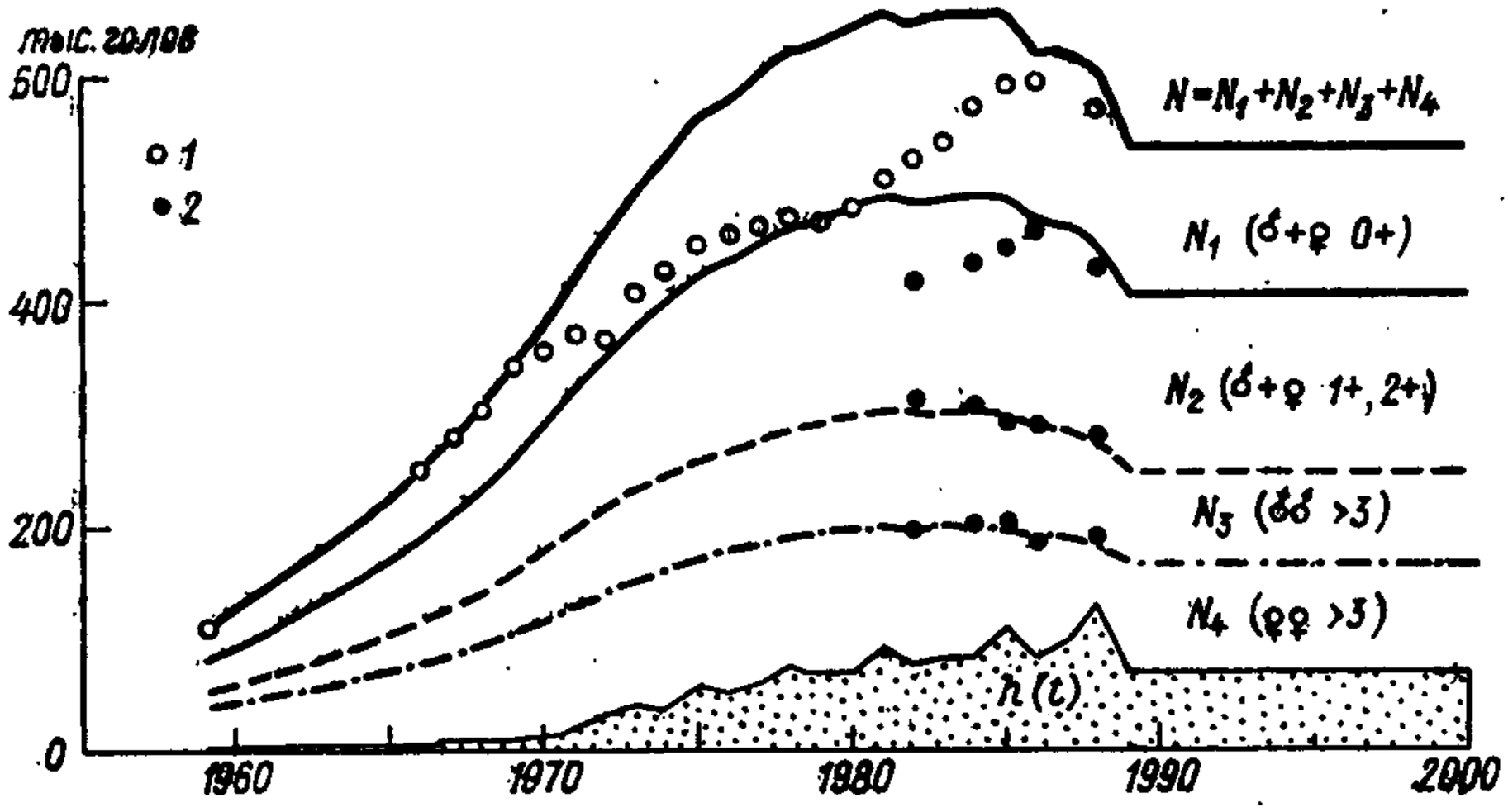


Рис. 10. Динамика популяции по данным модели при изъятии начиная с 1989 г. 76 тыс. голов в год и составе вектора промысловой нагрузки ch = (0,20, 0,30, 0,25, 0,25).

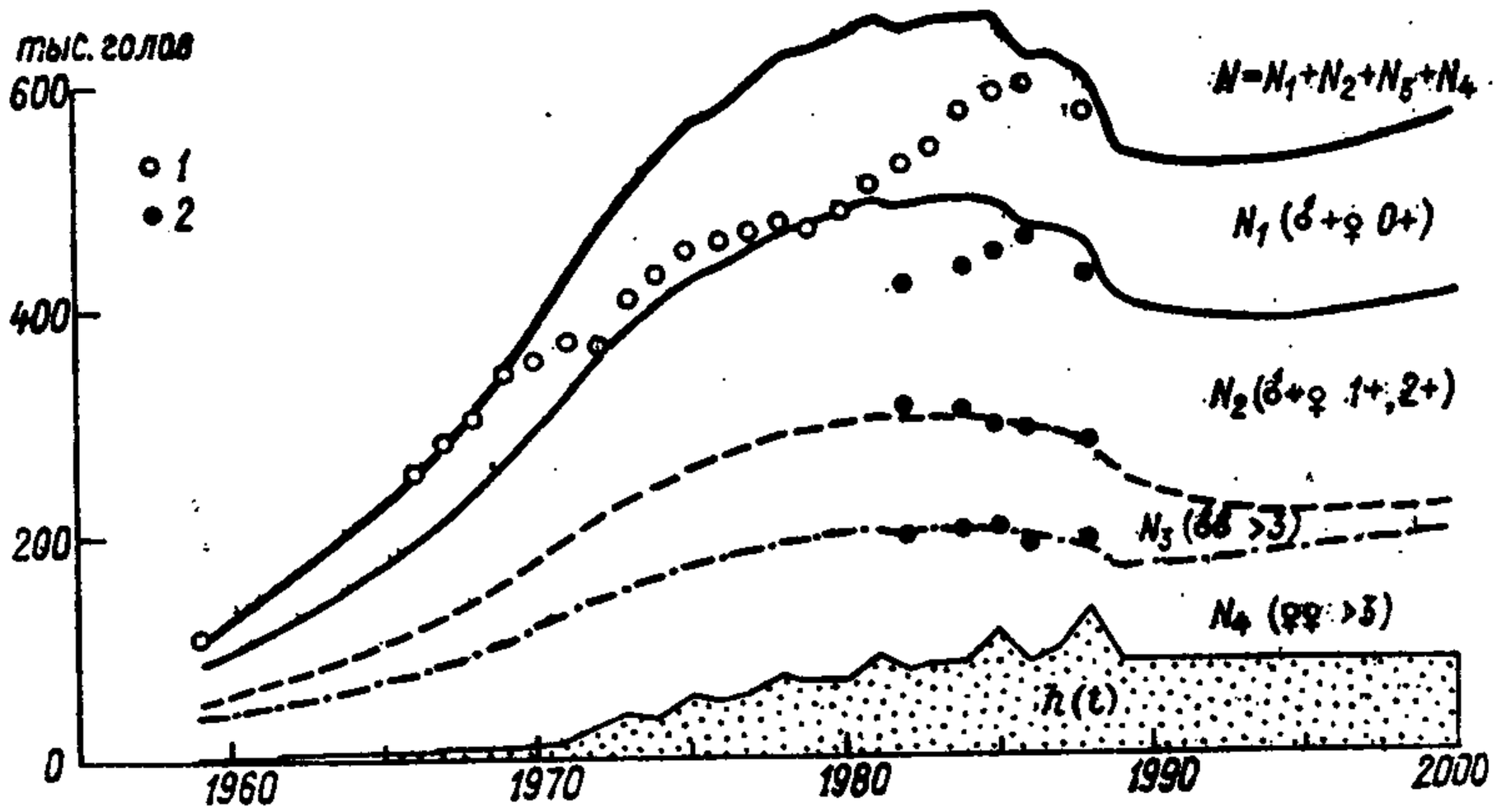


Рис. 11. Динамика популяции по данным модели при изъятии начиная с 1989 г. 80 тыс. голов в год и составе вектора промысловой нагрузки ch = (0,20, 0,30, 0,30, 0,20).

цов это не начнет отрицательно сказываться на состоянии всей популяции.

Таким образом, рассмотренная модель таймырской популяции дикого северного оленя позволяет с точностью, сопоставимой с точностью исходных данных, воспроизводить погодичную динамику численности и возрастного состава популяции и может использоваться в качестве инструмента для проведения машинных

экспериментов в целях оптимизации промысла оленей. Дальнейшее совершенствование модели возможно по крайней мере в четырех направлениях: 1) включение в модель явного описания трофологии и биоэнергетики особи с целью более адекватного описания функций рождаемости и смертности, зависимость которых от экологических факторов в значительной степени опосредуется через массу тела животного; 2) переход от годового к месячному (при необходимости — декадному) шагу по времени с целью описания сезонной динамики популяции; 3) переход от точечной (нульмерной по пространству) к одномерной и далее к двумерной по пространству модели с целью более адекватного описания сезонных миграций популяции и связанных с ними изменений кормовых и погодных условий; 4) включение модели популяции северного оленя в целостную модель тундровой экосистемы, включающую блоки метеорологии, растительности, почвы, микроорганизмов, животного населения (включая хищников и паразитов оленей), а также блок антропогенных факторов, с целью описания эмерждентных эффектов воздействия популяции оленей и режима ее использования человеком на тундровую экосистему в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авиаучет диких оленей Таймыра/М. Геллер, Б. Павлов, Б. Боржонов, В. Куксов, В. Савельев.— Охота и охотничье хозяйство. 1974, № 2, с. 19—20.

2. Андреев В. Н. Изучение численности северных оленей и путей их миграций с помощью самолета.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 1, с. 117—121.

3. Андреев В. Н. Состояние кормовой базы северного оленеводства и вопросы использования пастбищ диким северным оленем.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975, с. 68—79.

4. Баскин Л. М. Северный олень.— М.: Наука, 1970.— 152 с.

5. Биологическое обоснование хозяйственного использования диких северных оленей на севере Красноярского края/Г. Д. Якушкин, Б. М. Павлов, В. Д. Савельев, В. А. Зырянов, В. А. Куксов.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975, с. 232—235.

6. Гудман Д. Демографический подход к жестко управляемым популяциям.— В кн.: Биология охраны природы. М.: Мир, 1983, с. 198—224.

7. Демографическая структура таймырской популяции диких северных оленей/Б. М. Павлов, Н. Ф. Арсентьева, Б. Б. Боржонов, В. Д. Дорогов, В. А. Куксов.— В кн.: Экология, охраны и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск, 1985, с. 71—80.

8. Дикий северный олень.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1976, вып. 12—13.— 110 с.

9. Дикий северный олень. Научные труды ЦНИЛ Главохоты РСФСР.— М., 1983.— 172 с.

10. Дикий северный олень в СССР.— М.: Советская Россия, 1975.— 317 с.

11. Динамическая теория биологических популяций/Под ред. Р. А. Полуэктова.— М.: Наука, 1974.— 456 с.

12. Забродин В. А., Павлов Б. М. Состояние и пути рационального использования таймырской популяции диких северных оленей.— В кн.: Дикий северный олень. М., 1983, с. 60—75.

13. Коли Г. Анализ популяций позвоночника.— М.: Мир, 1979.— 364 с.

14. Колпащиков Л. А. Дикий северный олень Таймыра (особенности экологии и рациональное использование ресурсов). Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— М., 1982.— 22 с.

15. Макушкин А., Размахин А., Максичук А. Промысел оленей на Таймыре.— Охота и охотничье хозяйство, 1982, № 2, с. 8—9.

16. Михайлов В. В. Математическое моделирование популяции дикого северного оленя.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1976, вып. 12—13, с. 46—48.

17. Михайлов В. В. Имитационная модель таймырской популяции диких северных оленей.— В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука, 1982, с. 225—233.

18. Михайлов В. В. К анализу данных о таймырской популяции оленей с помощью моделей.— В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука, 1982, с. 211—224.

19. Михайлов В. В. Секторная модель таймырской популяции диких северных оленей.— В кн.: Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск, 1985, с. 63—71.

20. Мичурин Л. Н. Дикий северный олень Таймырского полуострова и рациональное использование его запасов. Автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук.— М., 1965.— 21 с.

21. Мичурин Л. Н. О размножении диких северных оленей на Таймыре.— Зоол. журн., 1967, т. 47, вып. 12, с. 1837—1841.

22. Мичурин Л. Н. Влияние волков на популяцию дикого северного оленя на севере Средней Сибири.— В кн.: Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М., 1970, с. 514—516.

23. Мичурин Л. Н., Вахтина Т. В. О зимнем питании диких северных оленей (*Rangifer tarandus* L.) в арктических тундрах Таймыра.— Зоол. журн., 1968, т. 47, № 3, с. 477—479.

24. Особенности учета, численность и структура популяции диких северных оленей Таймыра/Б. М. Павлов, Г. Д. Якушин, В. А. Зырянов, В. А. Куксов, В. Д. Савельев.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975, с. 160—163.

25. Павлов Б. М. Популяционные адаптации диких северных оленей Таймыра.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1976, вып. 12—13, с. 61—63.

26. Павлов Б. М., Боржонов Б. Б. Особенности летнего размещения и оценка численности диких северных оленей таймырской популяции.— В кн.: Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. Новосибирск, 1981, с. 13—21.

27. Павлов Б. М., Зырянов В. А. Роль промысла в регулировании качественного состава популяции диких северных оленей Таймыра.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1981, вып. 48, с. 8—12.

28. Павлов Б. М., Куксов В. А., Савельев В. Д. Рациональное использование ресурсов диких северных оленей таймырской популяции. Методические рекомендации НИИСХ Крайнего Севера.— Новосибирск, 1976.— 40 с.

29. Павлов Б. М., Михайлов В. В., Колпащиков Л. А. Комплексный анализ баланса (пополнение—отход) таймырской популяции диких северных оленей.— В кн.: Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей.— Новосибирск, 1985, с. 54—63.

30. Размахин В. Е., Макушкин А. К. Перспективы комплексных исследований по рациональному использованию дикого северного оленя таймырской популяции.— В кн.: Дикий северный олень. М., 1983, с. 80—85.

31. Саркин А. В. Охрана и использование северного оленя на Таймыре.— В кн.: Копытные фауны СССР. М., 1975, с. 250—251.

32. Саркин А. В. Итоги и перспективы деятельности таймырского госпромхоза.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1976, вып. 12—13, с. 78—80.

33. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ.— М.: Наука, 1978.— 352 с.

34. Сезонная динамика численности и биомассы основных промысловых животных в северной лесотундре Западного Таймыра/В. А. Зырянов, В. А. Куксов, Б. М. Павлов, Г. Д. Якушкин.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970, вып. 2, с. 4—6.

35. Семенов-Тянь-Шанский О. И. Северный олень.— М.: Наука, 1977.— 93 с.

36. Скробов В. Д. Человек и дикий олень на Таймыре.— Природа, 1972, № 3, с. 98—99.
37. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология.— М., 1980.— 464 с.
38. Химмельблау Д. Прикладное нелинейное программирование.— М.: Мир, 1975.— 534 с.
39. Численность и миграции диких северных оленей на Таймыре/Г. Д. Якушкин, Л. Н. Мичурин, Б. М. Павлов, В. А. Зырянов.— В кн.: Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М., 1970, с. 335—339.
40. Экология и рациональное использование наземных позвоночных севера Средней Сибири.— Новосибирск, 1983.— 139 с.
41. Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского севера. Новосибирск, 1981.— 148 с.
42. Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск, 1985.— 165 с.
43. Эколого-популяционная характеристика и задачи дальнейшего изучения диких северных оленей Таймыра/Г. Д. Якушкин, Б. М. Павлов, М. Х. Геллер, В. А. Зырянов, В. Д. Савельев, В. А. Куксов, Б. Б. Боржонов.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975, с. 53—60.
44. Якушкин Г. Д., Павлов Б. М. Современное состояние численности и промысла диких северных оленей таймырской популяции. Ресурсы диких северных оленей Енисейского севера и их использование.— Бюлл. научно-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 1981, вып. 48, с. 3—7.
45. 250 000 диких оленей на Таймыре/Т. В. Вахтина, В. А. Зырянов, Л. Н. Мичурин, Б. М. Павлов.— Природа. 1967, № 9, с. 88—90.
46. Banfield A. W. F. The plight of the barren ground caribou.— J. Fauna Preservation Society, 1957, v. 4, N 1.
47. Caswell H. Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation.— Sunderland (Mass.): Sinauer Associates Inc., 1989.
48. Dublin L. I., Lotka A. J. On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States,1920.— J. Amer. Statist. Ass., 1925, v. 20, p. 187—211.
49. Gurney W. S., Nisbet R. M., Lawton J. H. The systematic formulation of tractable single-species population models incorporation age structure.— J. Animal Ecology, 1983, v. 52, p. 479—495.
50. Leslie P. H. On the use of matrices in the population mathematics.— Biometrica, 1945, v. 33, N 3, p. 183—212.
51. Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. — Biometrika, 1948, v. 35, p. 213—245.
52. Lotka A. J. Relationship between birth rates and death rates.— Science, 1907, v. 26, N 653, p. 21—22.
53. Ungulates on arctic ranges/R. G. White, F. L. Bunnell, E. Gaare, T. Skogland, B. Hubert.— In: Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis. The International Biological Programme Publication 25. Cambridge et al.: Cambridge University Press, 1981, p. 397—483.

A MATHEMATICAL MODEL OF THE TAIMYR POPULATION OF THE WILD REINDEER (*RANGIFER TARANDUS* L.)

S. A. Bochkarev, T. G. Gilmanov

Moscow State University

A matrix model is developed for the annual dynamics of a multiage and multisex exploited population of the wild reindeer. The population parameters are identified from 1959—1988 empirical data

on the Taimyr population using the Nelder—Mead simplex method. Within the accuracy limit of the initial data, the model provides a satisfactory reproduction of both the total numbers dynamics and variations in the population age structure under conditions of increasing hunting pressure. A demographic table is produced for the pre-hunting period (prior to 1971) which shows that under natural conditions the Taimyr population grows at an average rate of $r = 12\ \%$ a year and its average generation time is 6.1 years. The use of the model as an instrument for studying the impact of the hunting load shows that to preserve the numbers at the level of 538 thousand heads (1989) under conditions of a nonselective elimination the hunting load should not exceed 67.3 thousand heads a year. If the bag consists of 20 % of underyearlings, 30 % of yearlings and two-year-old individuals, 25 % of males, and 25 % of females, the hunting load which would ensure that the population is not reduced, can be as high as 75 thousand heads a year. Finally, if the elimination vector is 20, 30, 30 and 20 %, respectively, the total numbers would not decrease after 1989 even at the hunting level of 80 thousand heads a year, though the fraction of mature males would significantly decrease by 2000.

ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ БИНАРНОГО СЛУЧАЙНОГО ПОЛЯ ВСТРЕЧАЕМОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ В ПРОСТРАНСТВЕ

С. А. Зелтынь

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

1. Введение

Одной из основных количественных характеристик растительного покрова в экологии является встречаемость вида. Смысл этого понятия интуитивно ясен, но методика определения и соответственно математическая трактовка встречаемости могут существенно отличаться в разных случаях. Классический подход описан, например, в [3]. Пробные площадки случайным образом или равномерно рассеиваются по изучаемому полигону (рис. 1), результаты наблюдений на площадках считаются независимыми друг от друга. Встречаемость вида оценивается как доля площадок, на которых его удалось обнаружить. Естественно, при данной методике встречаемость зависит от размера площадки.

Описанный подход вполне удовлетворителен во многих случаях. Чаще всего он используется на небольших и относительно однородных участках (например, на лесных полянах). Однако лежа-

щие в основе этого подхода предположения (в частности, посылка о независимости наблюдений на различных площадках) не всегда правомерны. Попытка корректно определить встречаемость видов эпифитных лишайников на основе сведений, хранящихся в базе данных лихенометрической информации LICHCLIP, привела к появлению метода, отличного от классического.

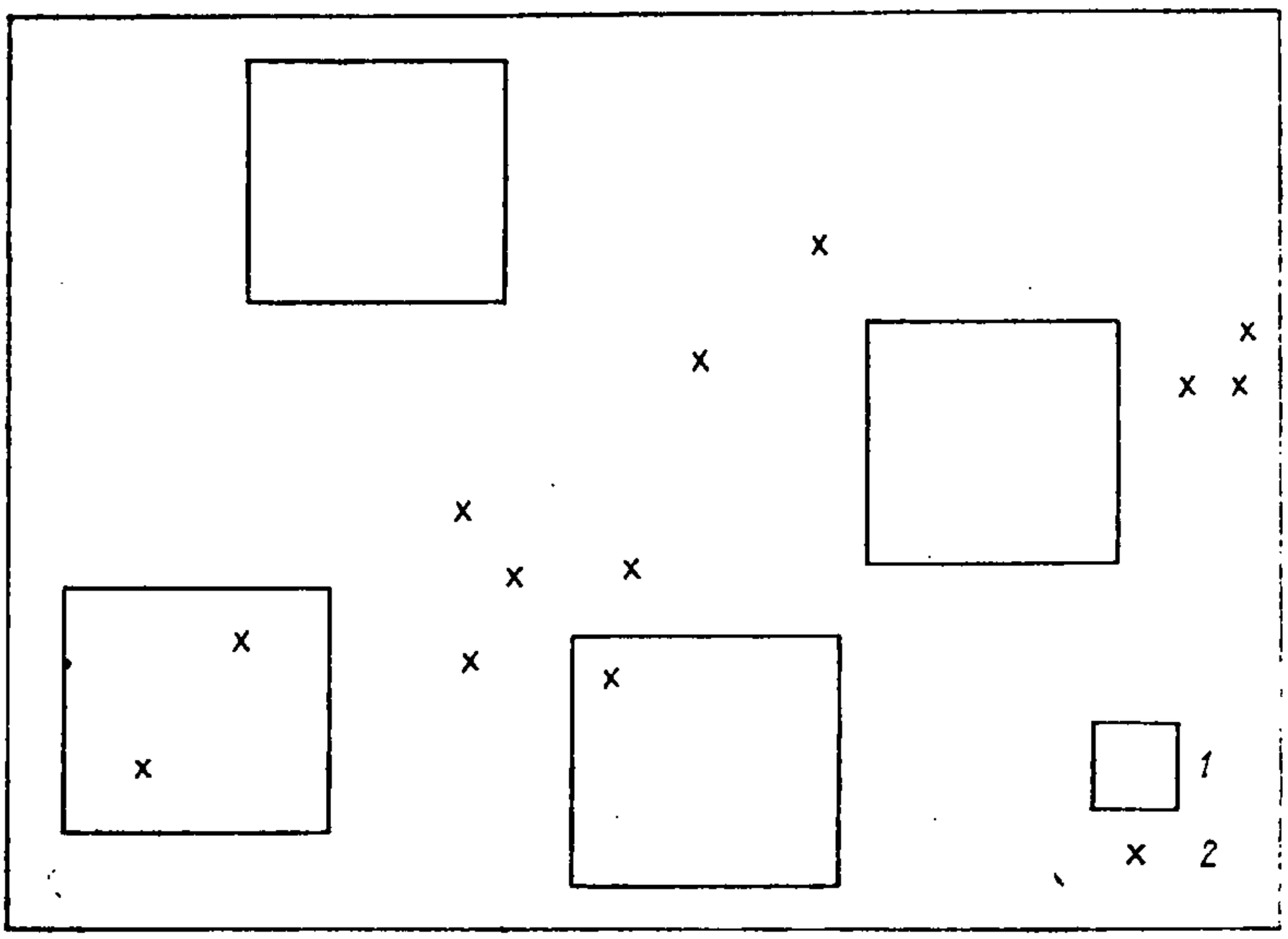


Рис. 1. Классический подход к определению встречаемости вида.

1 — расположение особей вида, *2* — пробные площадки.

База данных LICHCLIP содержит результаты обследования покрова лишайников в 27 заповедниках страны. Подробно с методами сбора, хранения и обработки лихенометрической информации можно ознакомиться по работам [4, 5, 7]. Здесь имеет смысл остановиться лишь на тех методических вопросах, которые существенны для нашей задачи.

В заповеднике выбираются пробные площадки с известными условными координатами. Расстояние между ними сильно варьирует (от сотен метров до десятков километров). Площадки не образуют никакой регулярной решетки, но случайным их расположение также не назовешь. Можно говорить о произвольном расположении площадок, зависящем от желания исследователя и природных условий заповедника. На каждой площадке выбирается несколько деревьев (их число не обязательно постоянно). Для простоты считается, что деревья с одной площадки имеют одинаковые координаты. С деревьев снимают информацию о видах произрастающих лишайников и их расположении на стволе

Внутри площадок классическое определение встречаемости работает удовлетворительно (встречаемость оценивается как доля деревьев, на которых встретился вид). Попробуем ввести понятие встречаемости вида на полигоне в целом и сформулируем основные относящиеся к этому предположения:

1) пробные площадки расположены произвольным образом;

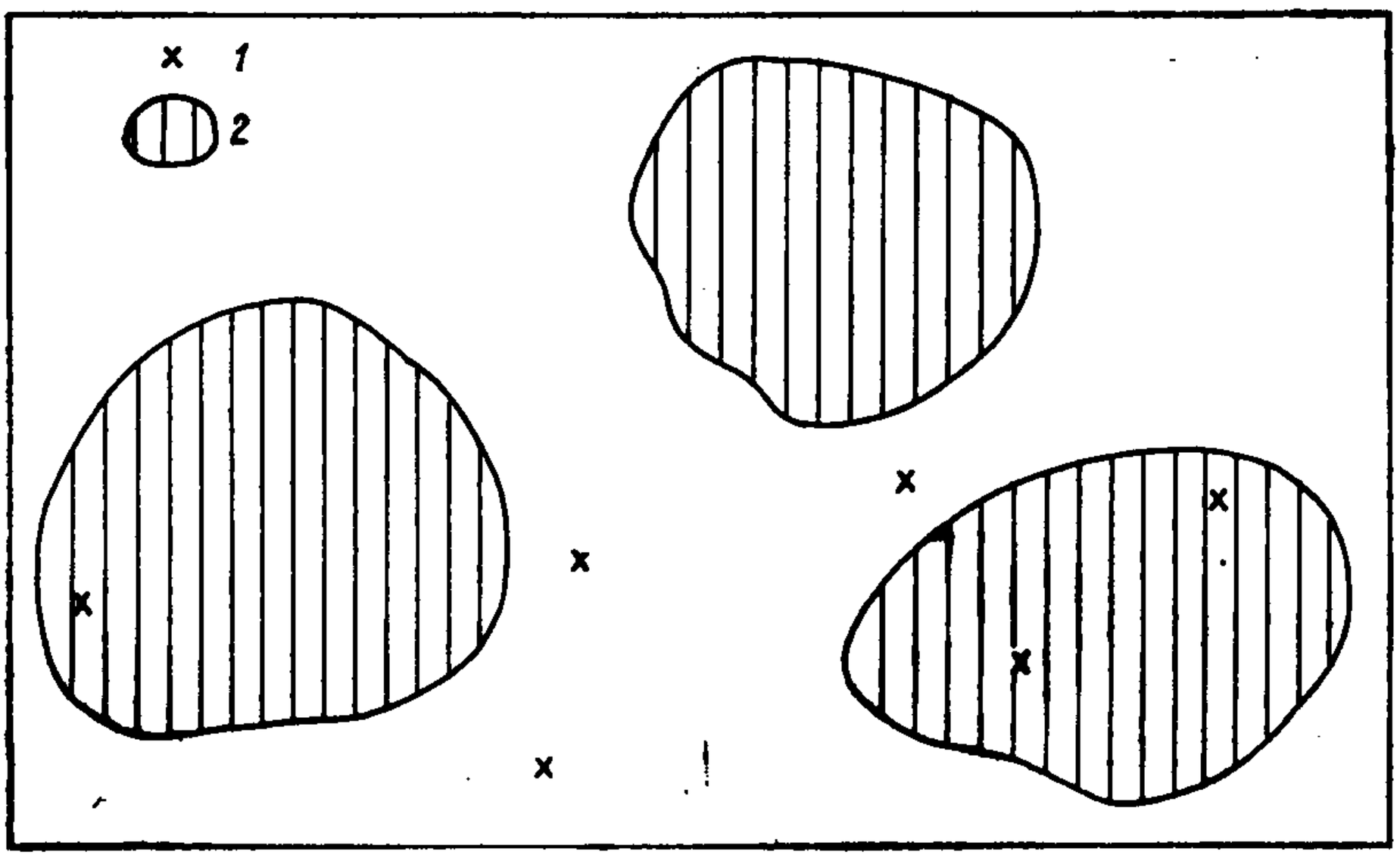


Рис. 2. Используемый в статье подход к определению встречаемости.
1 — пробные площадки, *2* — зоны встречаемости вида.

2) пробные площадки не имеют определенных размеров, известны их координаты и число деревьев на них. Единственная разумная математическая интерпретация площадок — точки на плоскости: $X = (x, y) \in R^2$;

3) в данной ситуации естественно рассматривать не отдельные особи вида, а их распределение по биотопу (рис. 2). Это связано, во-первых, с большими расстояниями между площадками, а во-вторых, с предыдущим замечанием (искать вероятность попадания точечной особи вида на точечную площадку было бы неудобно математически). Разобьем наш полигон на области, в которых можно обнаружить данный вид и которые в дальнейшем назовем зонами встречаемости, и на области, в которых этот вид отсутствует.

Факт попадания данной точки в зону встречаемости вида будем считать случайным событием, имеющим неизвестную вероятность p. Величину p назовем встречаемостью вида на полигоне.

Таким образом, наша модель в некотором смысле противоположна классической. На ней очевидным образом задается бинарное поле встречаемости $\psi(X)$:

$\psi(X)=1$, если точка X принадлежит какой-либо зоне встречаемости;

$\psi(X)=0$, если нет.

Поставим теперь вопрос: как оценить встречаемость вида по результатам измерений в нескольких точках наблюдений. Пусть

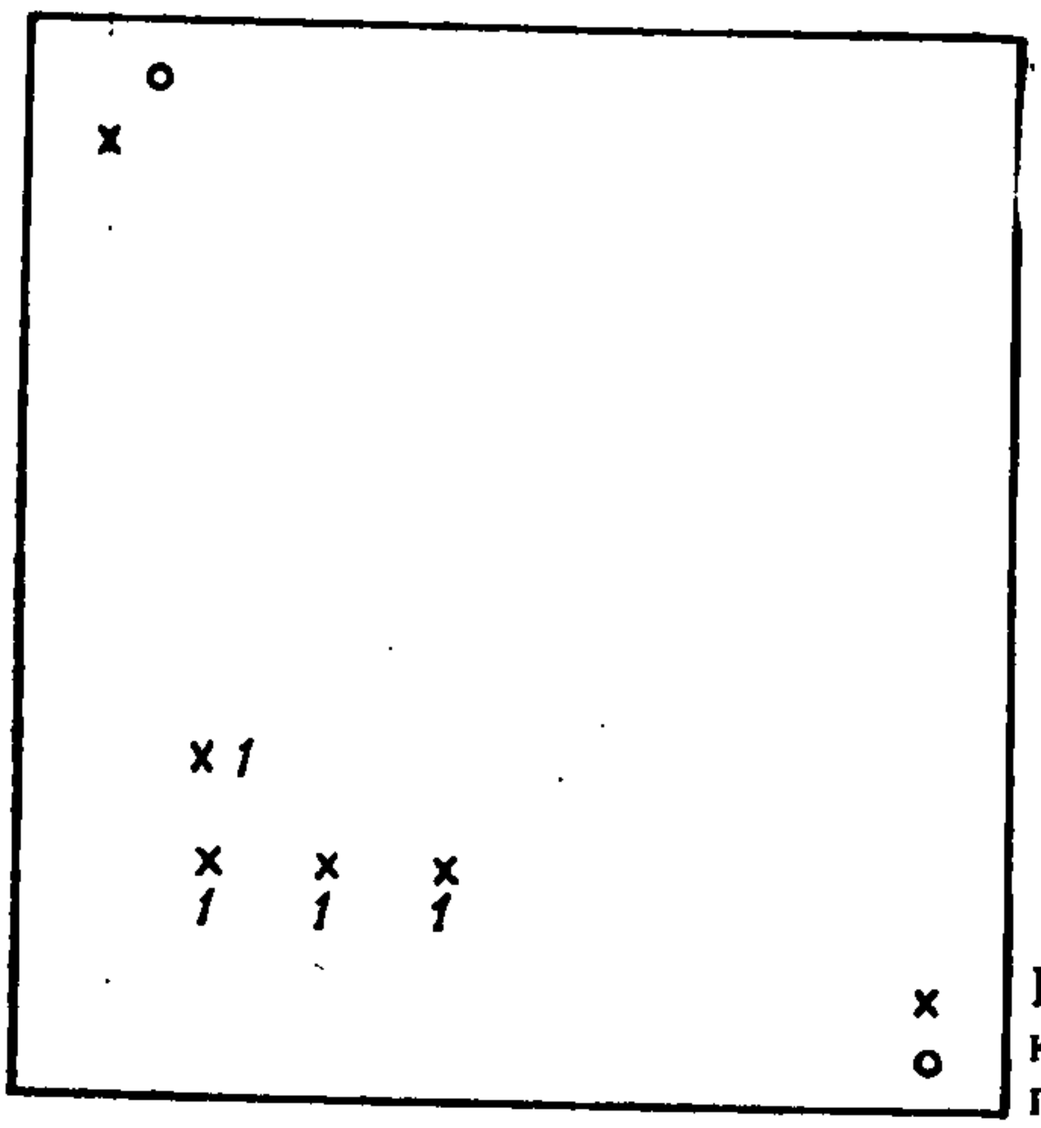


Рис. 3. Иллюстрация к двум подходам: классическая оценка встречаемости 0,67; полученная нашим методом оценка 0,40.

у нас имеются следующие результаты (рис. 3). Можно написать стандартную классическую оценку

$$\hat{P}_{\text{кл}} = M/N, \tag{1.1}$$

где N — общее число точек наблюдения, M — число точек, в которых был обнаружен вид. Однако для изображенного на рисунке случая эта оценка не слишком хороша, поскольку точки наблюдения рассеяны в пространстве неравномерно. В группе из близко расположенных точек значения поля встречаемости могут быть сильно коррелированными и их неразумно брать при оценивании с тем же весом, что и значения в изолированных точках.

В настоящей работе перед автором стояли следующие задачи.

1. Построить оценку $\hat{p}$ встречаемости, учитывающую расположение точек наблюдения в пространстве.

2. Построить оценку ковариационной функции

$$\beta(r) = P(\psi(Y)=1 \mid \psi(X)=1;\ \|X-Y\|=r)$$

или, иными словами, ответить на следующий вопрос. Если вид встретился в данной точке, то с какой вероятностью он встретится в другой точке на расстоянии r от исходной? (Заметим, что наше определение ковариационной функции, используемое в сто-

хастической геометрии, немного отличается от принятого в обычной статистике.)

Естественно, такая постановка имеет смысл только при условиях однородности и изотропности поля встречаемости данного вида.

A priori логично было бы ожидать, что функция $\beta(r)$ имеет вид, аналогичный приведенному на рис. 4 *а*.

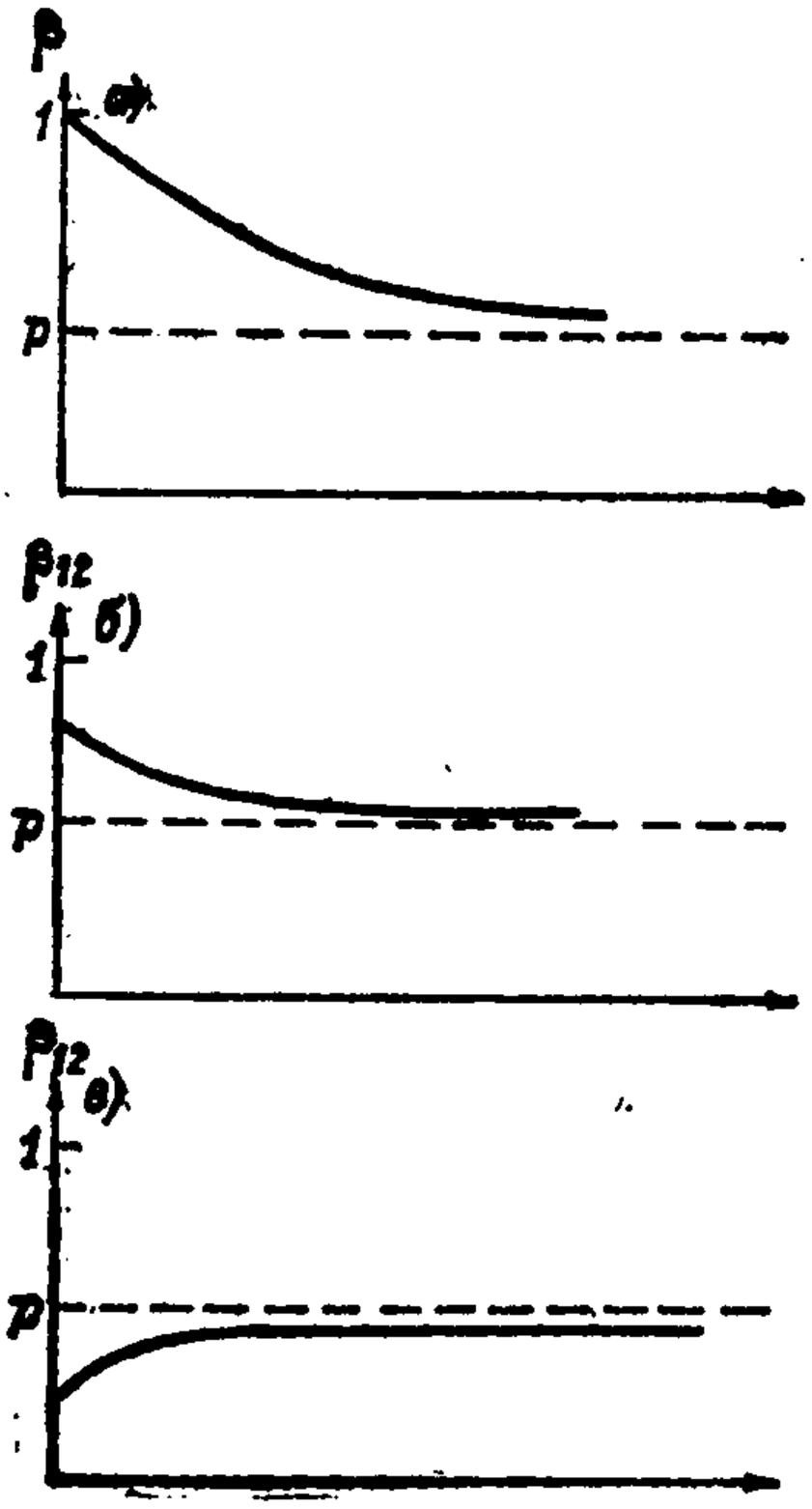


Рис. 4. Предполагаемый вид ковариационной функции.

а — для одного вида; *б*, *в* — для двух видов; *p* — встречаемость вида.

В принципе можно рассматривать случайные поля встречаемости двух видов лишайников: $\psi_1(X)$ и $\psi_2(X)$. Ковариационная функция $\beta_{12}(r) = P(\psi_2(Y) = 1/\psi_1(X) = 1;\ \|X - Y\| = r)$.

Здесь разумно предположить, что функции $\beta_{12}(r)$ могут быть двух типов. Функция, изображенная на рис. 4 *б*, соответствует ситуации, при которой благоприятные условия для произрастания обоих видов достаточно похожи. Напротив, в случае рис. 4 *в* видам требуются различные или даже противоположные условия.

Нам осталось еще договориться о том, что мы понимаем под выражением «вид встретился на пробной площадке с координатами *X*». В работе рассматриваются два случая, приводящие к двум разным постановкам задачи.

А. Вид считается встретившимся на пробной площадке тогда и только тогда, когда он обнаружен на одном из обследованных на ней деревьев.

Б. Предположим, что если пробная площадка попала в зону встречаемости вида, то на конкретном обследованном дереве вид

будет обнаружен с вероятностью ρ. Если n — число деревьев на пробной площадке, то с вероятностью $(1-\rho)^n$ обитающий на пробной площадке вид не будет обнаружен ни на одном дереве (при этом предполагается независимость соответствующих событий). Эта модель отражает тот факт, что зоны встречаемости (см. рис. 2) — это области, где вид встречается достаточно часто, но вовсе не обязательно на каждом дереве.

2. Выбор модели образования поля

Для того чтобы решить стоящую перед нами задачу, необходимо ввести модель распределения вида по биотопу. В работе будет использоваться булева модель кругов — одна из простейших, фигурирующих в теории случайных замкнутых множеств (см. [1]).

Пусть заданы:

а) стационарный пуассоновский процесс $\Phi=\{x_1, x_2,\ldots\}$ на плоскости интенсивности λ;

б) последовательность $R_1, R_2,\ldots$ кругов радиусом R с центрами в точках x_i.

Булевой моделью кругов назовем множество $\Xi=\bigcup_{i=1}^{\infty} R_i$ (точки x_i иногда именуются «ростками», а круги R_i — «зернами»).

Иными словами, она представляет из себя множество кругов одинакового радиуса, равномерно рассеянных на плоскости.

Булева модель очевидным образом индуцирует поле встречаемости $\psi(X)=1_{\Xi}(X)$; $\psi(X)=1 \Leftrightarrow X$ лежит внутри одного из кругов R_i.

Круги булевой модели будем интерпретировать как благоприятные для проживания того или иного вида области или зоны встречаемости. Встречаемость p можно понимать как долю обследованной местности, покрываемую этими кругами.

В работе [1] рассматриваются методы оценки встречаемости p и ковариационной функции $\beta(r)$ для полей более общего вида. Однако все они требуют полной информации о поле в некоторой области или хотя бы на равномерной решетке. Исключение составляет приведенная выше классическая оценка встречаемости 1.1.

3. Математическая постановка задачи

Рассмотрим бинарное случайное поле $\overline{\psi}(X)$, индуцированное булевой моделью кругов. Пусть $X_1, \ldots, X_N$ выбраны произвольным образом.

Постановка А

В точках $\{X_i\}_{i=1}^{N}$ точно измеряется бинарное случайное поле $\psi(X)$.

Постановка Б

Сопоставим точке X_i целое число m_i (число деревьев). Пусть $0 \leqslant \rho \leqslant 1$. Будем считать, что в точках X_i мы измеряем не поле $\psi(X)$, а некоторое другое бинарное случайное поле $\tilde{\psi}(X)$, связанное с $\psi(X)$ следующим образом: $\tilde{\psi}(X) = \delta(X)\psi(X)$, где $\delta(X)$ — бернуллиевская случайная величина:

$\delta(X_i) = 0$ с вероятностью $(1-\rho)^{m_i}$ (вид встречается в точке X_i, но обнаружить его не удалось);

$\delta(X_i) = 1$ с вероятностью $1-(1-\rho)^{m_i}$.

Определяющие булеву модель параметры: интенсивность двумерного пуассоновского процесса λ и радиус кругов R — нам не известны. Числа m_i из постановки Б мы знаем. Число ρ, вообще говоря, не известно, но будет оценено из других соображений.

Бернуллиевские случайные величины $\delta(X_i)$ считаем независимыми в совокупности и от пуассоновского процесса.

В обеих постановках требуется получить оценки $\hat{\lambda}$ и $\hat{R}$ параметров модели, а также оценку $\hat{p}$ встречаемости и оценку $\hat{\beta}(r)$ ковариационной функции.

Постановка А достаточно универсальна и может быть использована для работы с другими группами видов. Постановка Б «идейно универсальна», ее конкретные формулы будут зависеть от методики сбора информации.

4. Вывод формулы вероятности наблюдаемого события

Рассмотрим для начала постановку А.

Идея решения заключается в следующем. Пусть результатом наших наблюдений является булев вектор, соответствующий картине

$$\psi(X_1) = 1;\ \psi(X_2) = 1;\ \ldots;\ \psi(X_K) = 1;$$

$$\psi(X_{K+1}) = 0;\ \ldots;\ \psi(X_N) = 0$$

(для удобства X_i перенумерованы, на самом деле нули и единицы скорее всего «перемешаны»).

Выведем формулу для вычисления вероятности наблюдаемого нами события: $\gamma(\lambda, R) = P(\psi(X_1) = 1; \ldots; \psi(X_K) = 1; \ldots; \psi(X_N) = 0/\lambda, R)$, где λ, R — параметры булевой модели.

Затем на ЭВМ оптимизируем $\gamma(\lambda, R)$ по двум параметрам. $(\hat{\lambda}, \hat{R}) = \arg\max \gamma(\lambda, R)$.

Легко видеть, что мы получим оценки максимального правдоподобия.

Обозначим $S_{i_1 \ldots i_m} = S(R_{i_1} \cap R_{i_2} \ldots \cap R_{i_m})$, где S — функционал площади в R^2. Пусть $\Phi(U)$ — число точек пуассоновского процесса, попавших в область U.

Легко получить

$$p = P(\psi(X_1) = 1) = P(\Phi(R_1) > 0) =$$
$$= 1 - P(\Phi(R_1) = 0) = 1 - e^{-\lambda\pi R^2}. \qquad (4.1)$$

На самом деле, при вычислении $\gamma(\lambda, R)$ используется тот же прием, что и в этом элементарном доказательстве. Вместо неизвестной нам системы кругов булевой модели мы рассматриваем систему кругов того же радиуса с центрами в пробных площадках.

Выведем общую формулу вероятности наблюдаемого события для постановки А:

$$P(\psi(X_1) = 1;\ \psi(X_2) = 1;\ \ldots;\ \psi(X_K) = 1;\ \psi(X_{K+1}) = 0;\ \ldots;$$
$$\psi(X_N) = 0) = \sum_{r=N-K}^{N} (-1)^{r-N+K} (1-P)^r M_r, \qquad (4.2)$$

где $M_r = \sum e^{\lambda H_{i_1} \ldots i_r}$ по всем $(i_1, \ldots, i_r) : (i_1, \ldots, i_r) \subseteq$ $\subseteq (1, \ldots, N)$ и $(K+1, \ldots, N) \subseteq (i_1, \ldots, i_r)$, а в свою очередь

$$H_{i_1 \ldots i_r} = \sum (-1)^u S_{j_1 \ldots j_u} \text{ по всем } (j_1, \ldots, j_u) \subseteq$$
$$\subseteq (i_1, \ldots, i_r),\ u > 1.$$

Доказательство.

$$\gamma(\lambda, R) = P(\Phi(R_{K+1} \cup R_{K+2} \cup \ldots \cup R_N) =$$
$$= 0) - P(\psi(X_1) = 0 \vee \psi(X_2) = 0 \vee \ldots \vee \psi(X_K) = 0;$$
$$\Phi(R_{K+1} \cup R_{K+2} \cup \ldots \cup R_N)) = e^{-\lambda\theta_{K+1, \ldots, N}} -$$
$$- \sum_{l=1}^{K} e^{-\lambda\theta_{l, K+1, \ldots, N}} + \sum_{i<l;\ i, l=1}^{K} e^{-\lambda\theta_{i, l, K+1, \ldots, N}} \ldots,$$

где $$\theta_{i_1 \ldots i_r} = S(R_{i_1} \cup R_{i_2} \cup \ldots \cup R_{i_r}).$$

Осталось воспользоваться тем, что

$$e^{-\lambda\theta_{i_1 \ldots i_r}} = e^{-\lambda(G_1 - G_2 + G_3 - \ldots + (-1)^{r+1} G_r)} =$$
$$= (1-P)^r e^{\lambda(G_2 - G_3 + \ldots + (-1)^r G_r)},$$

где $G_l = \sum S_{j_1 \ldots j_l}$ по всем $(j_1, \ldots, j_l) \subseteq (i_1, \ldots, i_r)$.

Следствия.

1) $P(\psi(X_1) = 0;\ \psi(X_2) = 0) = (1-p)^2 e^{\lambda S_{12}}$;

2) $P(\psi(X_1) = 1;\ \psi(X_2) = 0) = 1 - p - (1-p)^2 e^{\lambda S_{12}}$;

3) $P(\psi(X_1) = 1;\ \psi(X_2) = 1) = 2p - 1 + (1-p)^2 e^{\lambda S_{12}}$;

4) $P(\psi(X_1) = 1;\ \psi(X_2) = 1;\ \psi(X_3) = 1) = 3p - 2 +$
$+ (1-p)^2 [e^{\lambda S_{12}} + e^{\lambda S_{13}} + e^{\lambda S_{23}}] - (1-p)^3 e^{\lambda [S_{12} + S_{13} + S_{23} - S_{123}]}$.

5. Приближенное вычисление вероятности наблюдаемого события

Нетрудно догадаться, что полученные нами в предыдущем разделе формулы непригодны для прямого вычисления на ЭВМ. Реальное число пробных площадей N изменяется от 10 до 50, и хотелось бы, чтобы вычисления были возможны при $N \leqslant 100$. Однако при подсчете вероятности наблюдаемого события мы дважды применили громоздкую формулу включений — исключений. Порядок числа членов в формуле (4.2) может достигать $\sum_{i=1}^{N} C_i^N 2^i$.

Будем считать нужную нам вероятность по рекурсивной приближенной формуле. Точная формула выглядит следующим образом:

$$P(\psi(X_1) = a_1;\ \psi(X_2) = a_2;\ \ldots;\ \psi(X_n) = a_n;\ \psi(X_{n+1}) = a_{n+1}) =$$

$$= P(\psi(X_1) = a_1;\ \ldots;\ \psi(X_n) = a_n)\, P(\psi(X_{n+1}) =$$

$$= a_{n+1} / \psi(X_1) = a_1;\ \ldots;\ \psi(X_n) = a_n), \qquad (5.1)$$

где $a_i = 0, 1$ $(i = 1, n+1)$.

Мы же будем вычислять нашу вероятность по L ближайшим точкам:

$$P(\psi(X_1) = a_1;\ \ldots;\ \psi(X_{n+1}) = a_{n+1}) = P(\psi(X_1) = a_1;\ \ldots;$$

$$\psi(X_n) = a_n)\, P(\psi(X_{n+1}) = a_{n+1} / \psi(X_{i_1}) = a_{i_1};\ \ldots;$$

$$\psi(X_{i_L}) = a_{i_L}), \qquad (5.2)$$

где $X_{i_1}, \ldots, X_{i_L}$ — L ближайших точек к X_{n+1} $1 \leqslant i_j \leqslant n$.

У этого способа имеются следующие достоинства.

а. Относительно простой вычислительный алгоритм, разумный объем вычислений при малых L.

б. Пусть N — общее число точек. Легко видеть, что при вычислениях по формуле (5.2) учитывается влияние на $\psi(X_{n+1})$ ближайших L точек при $1 \leqslant i_j \leqslant n$, а не $1 \leqslant i_j \leqslant N$. Другие близкие к X_{n+1} точки X_i $n+2 \leqslant i \leqslant N$ могут быть учтены при последующих итерациях.

Следовательно, общее число точек, влияние которых на $\psi(X_n)$ учитывает этот алгоритм, несколько больше L.

К недостаткам метода можно отнести невозможность теоретически оценить его ошибку. Остается рассчитывать на машинный эксперимент, в котором используется именно этот метод при $L = 2$.

В формуле (4.2) фигурируют $S_{i_1 \ldots i_m}$ — площади пересечения нескольких кругов одинакового радиуса R. Из вышесказанного

следует, что нам нужно уметь вычислять площади двойных и тройных пересечений. Элементарно выводится

$$S_{12} = 2R^2 \arcsin\left[\sqrt{4R^2 - r^2}/2R\right] - \frac{r\sqrt{4R^2 - r^2}}{2}, \qquad (5.3)$$

где r — расстояние между центрами окружностей, $0 \leqslant r \leqslant 2R$.

Теперь рассмотрим три окружности радиусом R. Если их пересечение непусто, то оно или совпадает с пересечением каких-либо двух окружностей, или имеет форму треугольника с сегментом, «навешанным» на каждую его сторону. Никаких принципиальных трудностей при вычислении S_{123} не возникает.

Пересечение большего числа окружностей также является объединением выпуклого многоугольника и сегментов, расположенных на его сторонах.

6. Оценка вероятности наблюдаемого события при возможности ошибок

По формуле полной вероятности можно разложить событие из постановки Б на линейную комбинацию вероятностей событий из постановки А:

$$P(\tilde{\psi}(X_1) = 1;\ \ldots;\ \tilde{\psi}(X_K) = 1;\ \tilde{\psi}(X_{K+1}) = 0;\ \ldots;\ \tilde{\psi}(X_N) = 0) =$$

$$= \prod_{i=1}^{N-K} (1 - \rho_i)\, P(\psi(X_1) = 1;\ \ldots;\ \psi(X_K) = 1;$$

$$\psi(X_{K+1}) = 0;\ \ldots;\ \psi(X_N) = 0) + \ldots + \prod_{i=1}^{N-K} \rho_i P(\psi(X_1) =$$

$$= 1;\ \ldots;\ \psi(X_K) = 1;\ \psi(X_{K+1}) = 1;\ \ldots;\ \psi(X_N) = 1).$$

Само собой разумеется, что при реальных N вычисления по этой формуле невозможны, но для приближенного алгоритма «по L ближайшим точкам» она вполне подходит (у нас $L=2$ и вычисляются вероятности не более чем тройных событий).

Осталось выяснить, как оценить ρ, из которого мы получаем ρ_i. Пусть m_i, $1 \leqslant i \leqslant N$ — число исследуемых деревьев на пробных площадках; d_i, $1 \leqslant i \leqslant N$ — число деревьев, на которых встретился данный вид. Будем пользоваться оценкой

$$\rho = \sum_{i=1}^{N} d_i \Big/ \sum_{i:\, d_i \neq 0} m_i.$$

7. Программная реализация вычисления оценок максимального правдоподобия

В программе MODCIRCLE, вычисляющей оценки максимального правдоподобия параметров булевой модели кругов, можно выделить следующие составные части (они не совпадают, вообще говоря, с разбиением программы на модули).

1. Моделирование булевого процесса кругов.

Программа MODCIRCLE предназначена в конечном счете, для работы на реальных данных, собранных в ходе полевых наблюдений. Однако дисперсию полученных оценок оценить теоретически крайне затруднительно, поэтому возникла идея смоделировать булев процесс кругов с известными параметрами и оценить экспериментально точность метода.

Естественно, при работе с реальными данными эта часть программы должна отключаться.

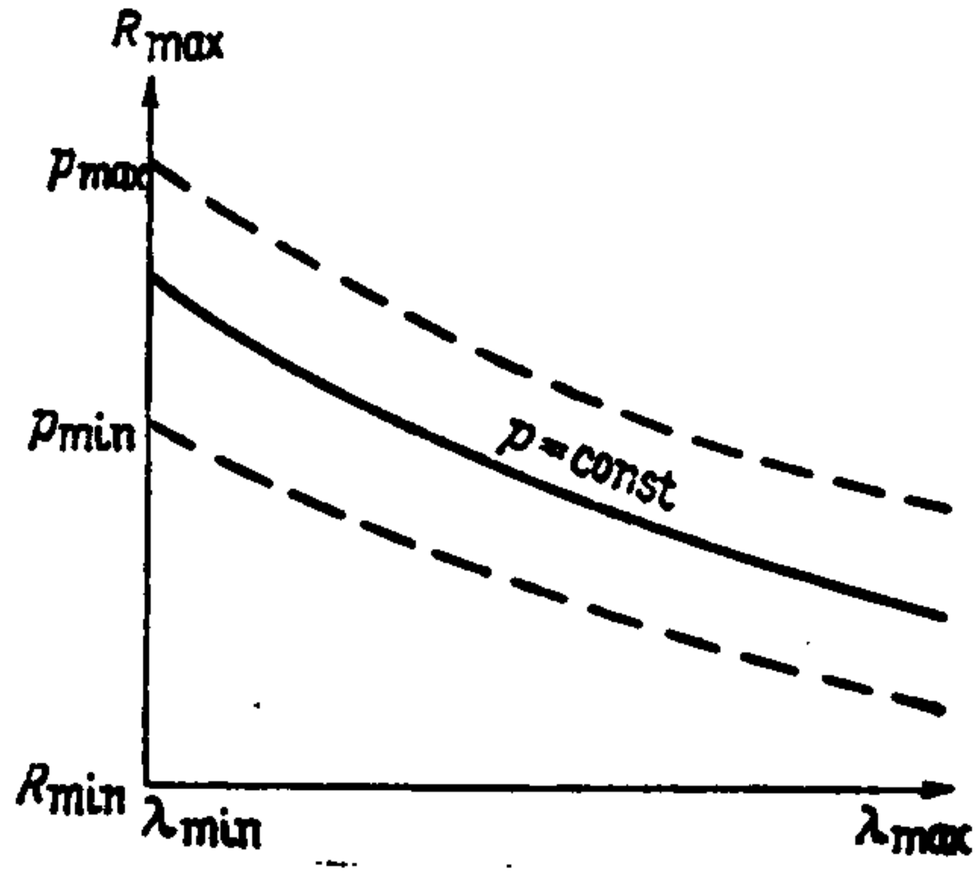


Рис. 5. Задание области оптимизации функции вероятности наблюдаемого события.

2. Оценивание функции $\gamma(\lambda, R, X_1, \ldots, X_N, \psi(X_1), \ldots, \psi(X_N))$.

Эта задача разбивается на несколько подзадач: вычисление вероятностей двойных и тройных событий, площадей геометрических фигур и т. п.

3. Оптимизация функции $\gamma(\lambda, R)$ по λ и R.

Программа MODCIRCLE может работать в двух режимах:

I) работа с реальными данными; на вход программы поступают координаты пробных площадок, информация об общем числе обследованных деревьев на площадках и о числе деревьев, на которых встретился нужный нам вид. Далее с помощью описанных выше процедур получаем требуемые оценки.

II) моделирование булевого процесса кругов; координаты пробных площадок по-прежнему фиксированы во входном файле. Значения поля встречаемости в этих точках определяются с помощью разыгрывания процесса кругов на плоскости.

Булева модель имитируется с помощью стандартного метода моделирования случайных величин, описанного, в частности в [2].

Остановимся коротко на методе нахождения $(\widehat{\lambda}, \widehat{R}) = \arg\max \gamma(\lambda, R)$. Тестирование показало, что данная функция может иметь несколько локальных максимумов. Поиск глобального максимума осуществляется последовательным перебором по решетке с постоянным шагом в пространстве (p, R). Шаг по $\lambda = -\ln(1-p)\pi R^2$ при этом становится переменным. Такой выбор параметров оптимизации обусловлен тем, что для $R_\lambda =$

$=\arg\max_R \gamma(\lambda, R)$ верно, что (λ, R_λ) лежит не слишком далеко от некоторой кривой $p=\text{const}$ (рис. 5). Этот факт установлен экспериментально, точное утверждение, к сожалению, неверно.

Пределы и шаг для p и R задаются во входном файле. Определять их для λ было бы менее удобным, поскольку значения λ не слишком ясно выглядят (обычный интервал для R есть 10,0—100,0, а для λ есть 0,00005—0,0005.

Вычислительная работа проводилась на персональной ЭВМ IBM AT. Для реализации алгоритма был выбран язык Turbo—Pascal, версия 5.0.

8. Результаты тестирования и их интерпретация

Выходными данными программы MODCIRCLE являются:
число и расположение пробных площадок;
число и расположение центров кругов, истинные значения параметров поля (для режима моделирования);
классическая оценка встречаемости по формуле (1.1);
оценки интенсивности, радиуса, встречаемости, ковариационной функции, полученные с помощью метода максимального правдоподобия.

Как правило, в режиме моделирования вычисления проводятся по формулам из постановки А, а в режиме реальных данных используется постановка Б.

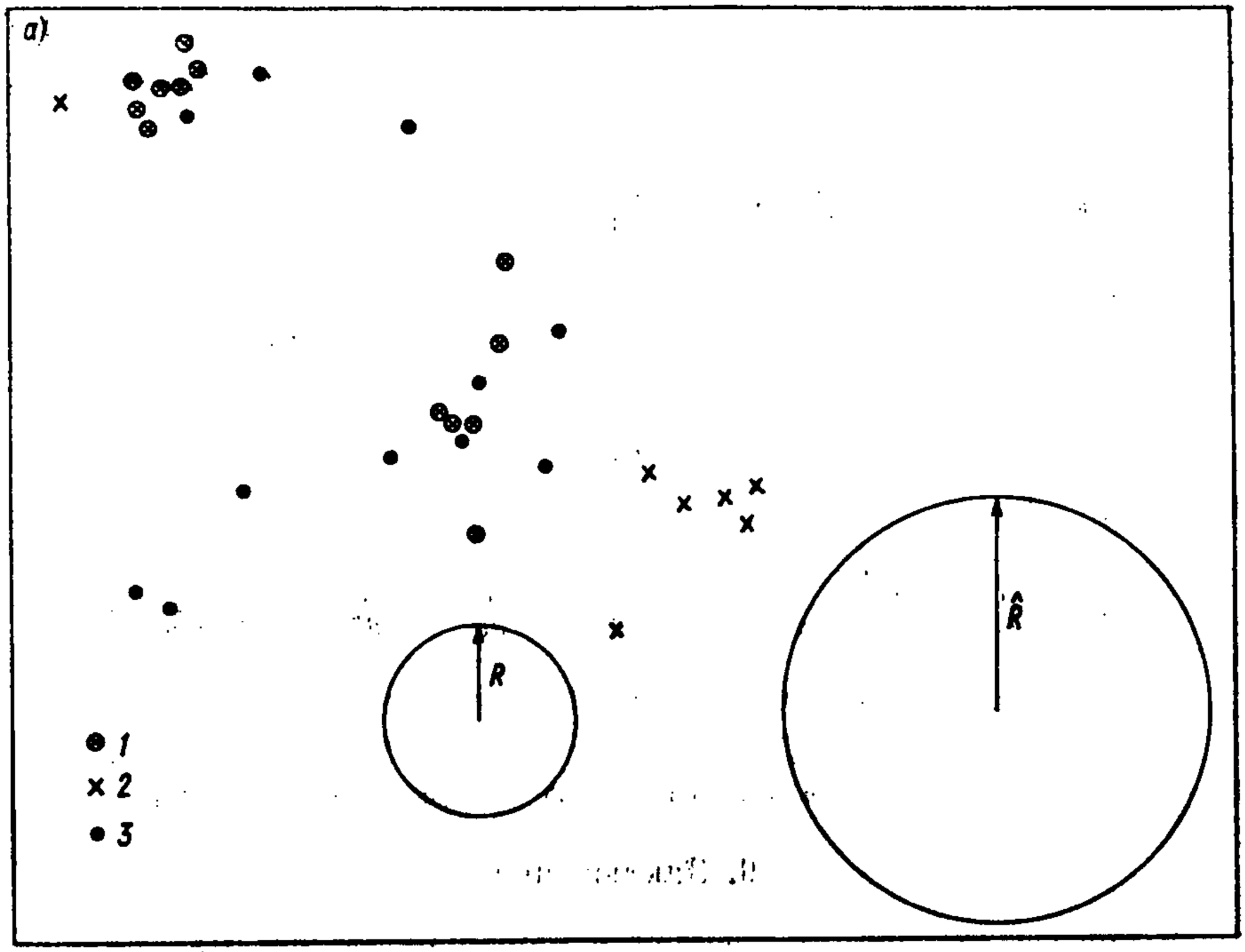
Рассмотрим результаты двух тестов.

Тест 1 иллюстрирует режим моделирования. В нем используются координаты пробных площадей Псху-Гумистинского заповедника. Среди них можно достаточно четко выделить три отдельные группы. Истинные параметры поля: $\lambda=0{,}00015$; $R=35{,}0$; $p=0{,}439$. Классическая оценка встречаемости: $\hat{p}_{кл}=0{,}667$. Оценки максимального правдоподобия: $\widehat{\lambda}=0{,}00004$; $\widehat{R}=78{,}0$; $\hat{p}=0{,}534$.

Легко видеть, что наша оценка встречаемости значительно ближе к истине, чем классическая, сильно «сглаживается» эффект покрытия одним кругом группы близко расположенных точек. Остальные оценки довольно далеки от действительности, но из рис. 6 *а* видно, что это следствие скудости исходной информации и «неудачной» реализации случайного поля. Например, оценка $\widehat{R}$, если исходить из результатов моделирования, выглядит «логичнее» истинного значения.

Следующий тест сделан для реальных данных. Масштаб расстояний 1 : 100 м.

Исходные данные теста 2 содержат сведения о встречаемости вида *Lecanora carpinea* в Центральночерноземном заповеднике в 1981 г. (рис. 7). Имеем:
классическая оценка встречаемости 0,5;
оценка интенсивности 0,00746;
оценка радиуса 6,0 (600 м);



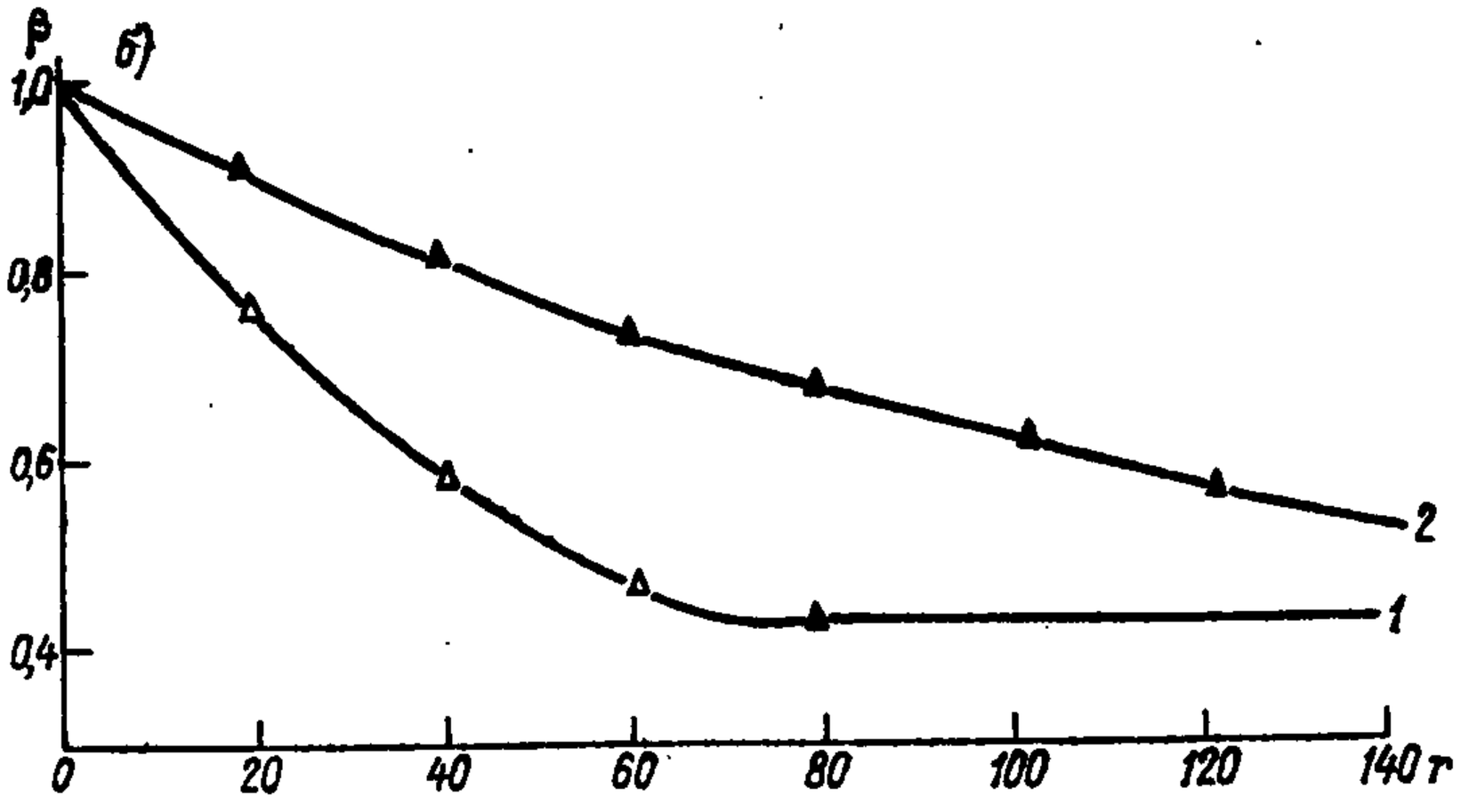


Рис. 6. Тест в режиме моделирования поля встречаемости.
а — результаты моделирования: *1* — вид обнаружен на площадке, *2* — вид не обнаружен, *3* — центры зон встречаемости; *б* — график ковариационных функций: *1* — истинная функция, *2* — оценка ковариационной функции.

оценка встречаемости 0,57.

На близких пробных площадках результаты наблюдений сильно коррелированы.

Отметим, что в данном тесте довольно велика вероятность ошибки, поэтому наблюдается увеличение $\hat{p}$ по сравнению с $\widehat{p_{кл}}$

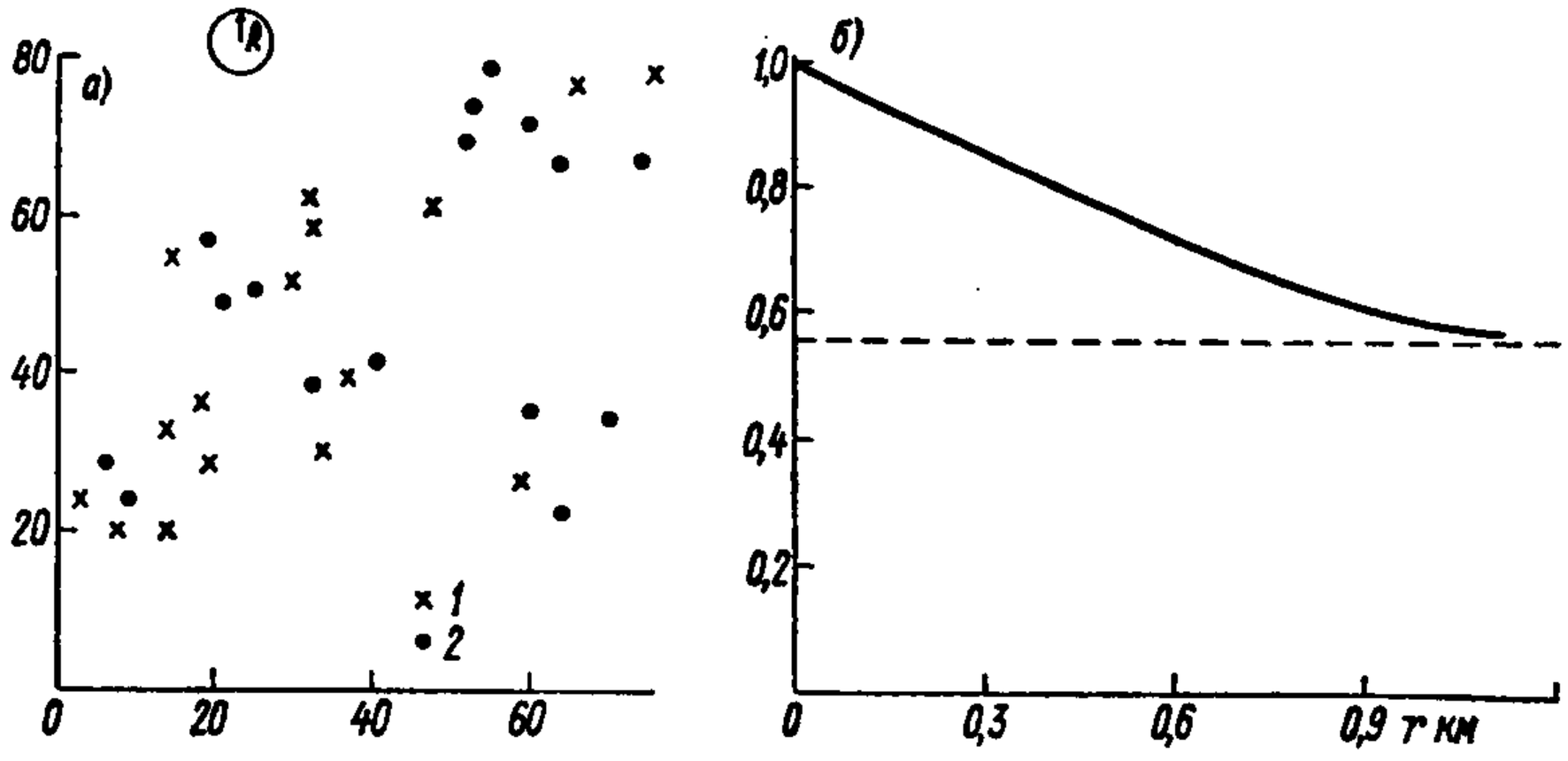


Рис. 7. Тест в режиме реальных данных.

а — данные о встречаемости *Lecanora carpinea* в Центрально-черноземном заповеднике, 1981 г. обследования; *1* — вид обнаружен на площадке, *2* — вид не обнаружен; *б* — оценка ковариационной функции, по оси ординат $\hat{\beta}$.

9. Заключение

Выше исследована и решена следующая задача математического моделирования: по значениям случайного поля известной структуры в произвольно выбранных точках оценены его параметры. Мы полагаем, что поля рассмотренного вида и близкие к нему могут встретиться в самых различных приложениях. Не всегда возможно измерить значения поля во всей исследуемой области или на некоторой решетке. Учет пространственной структуры точек измерения является достоинством данного метода.

Результаты тестирования позволяют сделать вывод, что наш метод пригоден для получения оценок параметров описанного выше случайного поля.

Имеет ли смысл применять изложенный метод для вычисления оценок параметров поля встречаемости биологических видов, в частности эпифитных лишайников? Вычисления на ЭВМ подтвердили тот факт, что во многих случаях значения поля встречаемости на близких пробных площадках сильно коррелируют. При этом условии наши оценки максимального правдоподобия оказываются полезными, поскольку позволяют оценить встречаемость вида с учетом этого фактора. Ясно, что предложенная модель носит довольно грубый характер. Однако полученные оценки могут иметь смысл и для полей встречаемости, не соответствующих булевой модели кругов. Например, оценка $\widehat{R}$ может характе-

ризовать расстояние, на котором заметно проявляется корреляция фактов встречаемости вида.

Осталось сказать несколько слов о возможностях развития идей, изложенных в данной статье. Было бы интересно аналогичным методом научиться оценивать ковариационную функцию полей встречаемости двух различных видов (функцию $\beta_{12}(r)$). Важной задачей является также построение доверительных интервалов для полученных оценок.

Автор выражает благодарность С. М. Семенову, Л. Н. Полляеву и Г. Э. Инсарову за ценные советы и внимание, проявленное к работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амбарцумян Р. В., Мекке И., Штойян Д. Введение в стохастическую геометрию.— М.: Наука, 1989.

2. Гнеденко Б. В., Коваленко И. Н. Введение в теорию массового обслуживания.— М.: Наука, 1987.

3. Грейг-Смит П. Количественная экология растений.— М.: Мир, 1967.— 360 с.

4. Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Инсаров Г. Э., Семевский Ф. Н., Семенов С. М. К проблеме оценки и прогноза изменений состояния экосистем.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 17—25.

5. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры биосферных заповедников. Центрально-Черноземный заповедник имени В. В. Алехина.— М., 1983. 56 с.

6. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Сравнение различных методов учета лишайников-эпифитов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, т. 6.

7. Ройтман А. А., Инсаров Г. Э., Семенов С. М. Система сбора, хранения и обработки лихенометрической информации.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12.

ESTIMATING THE PARAMETERS OF THE BINARY RANDOM FIELD OF BIOLOGICAL OBJECT OCCURENCE IN SPACE

S. A. Zeltyn

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

An attempt is made to determine correctly the notion of a biological species occurrence in large sites with arbitrarily distributed observation points. A model of species occurrence is introduced and occurrence field parameters are estimated based on observation data, with due regard for the spatial distribution of the observation points. The above model is used to solve the problem of the degree of interdependence of species occurrences in various observation points.

The paper presents some results of computer-based numerical experiments on modelling the occurrence field and on the application of observation data on epiphytic lichen species occurrence.

ТЕОРИЯ КОНКУРЕНЦИИ РАСТЕНИЙ ЗА СВЕТ И ВОДУ В GAP-МОДЕЛИ

М. Д. Корзухин

Гарвардский университет, США

М. Т. Тер-Микаэлян

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

1. При математическом моделировании такого сложного объекта, каким является лес, различные варианты моделей отличаются прежде всего степенью пространственного осреднения. Если исследователь готов оперировать отдельными деревьями с индивидуальными пространственными координатами, то осреднение отсутствует, однако описание трехмерной картины крон и поля света, а также разновозрастного леса с потенциально очень большим числом маленьких деревьев — очень громоздко (и до сих пор не сделано). Действительно, такие модели применялись только к одновозрастным посадкам [1, 12, 16, 17, 21]. Противоположный случай представлен классическими динамическими уравнениями популяционной экологии, где нет ни индивидуумов, ни их координат, но только плотности популяций [2, 5—7, 13, 14, 19]. Недостаток подхода — в трудности вывода адекватных уравнений; если они оказались удачными, возникают преимущества, связанные с удобством в нахождении параметров и возможными аналитическими оценками.

2. Промежуточный с точки зрения осреднения подход предложен в [11]. Идея восходит к лесным экологам, изучавшим механизмы воспроизводства в лиственных лесах. Согласно созданной экологической модели (см., например, [10, 20]), процесс рассматривается в масштабе зоны влияния кроны одного большого дерева, которое препятствует выживанию возникающих маленьких деревьев, а после отмирания создает пробел в пологе — «gap», в котором выживание облегчается. Gap зарастает новыми особями, из которых в результате конкуренции остается одно большое дерево. Эта идеализация подсказала возможность оперировать в модели деревьями, расположенными на площади gap'а и взаимодействующими только друг с другом. Небольшое число этих деревьев дало возможность индивидуального описания. Основное и чрезвычайно удачное изобретение авторов работы [11]

состоит в том, чтобы оставить отдельные деревья, но не вводить их пространственных координат, а мысленно усреднить по всем расположениям в gap'е, введя одномерное — по высоте — «самосогласованное поле» света, одинаково влияющее на каждое дерево:

$$I(h) = I_0 \exp\left(-\frac{\gamma}{\mu}\sum_i S_i\right). \qquad (1)$$

Здесь I_0 — плотность исходного потока света, h — высота; γ — коэффициент экстинкции (доля потока света, поглощаемого при прохождении слоя листвы единичной толщины), μ — площадь gap'а, S_i — листовая поверхность дерева i, а сумма берется по всем особям, чья высота больше h (кроны считаются горизонтальными и сосредоточенными на высоте дерева). Как видно, в (1) γ умножается на так называемый листовой индекс — безразмерную величину, равную числу слоев листвы над площадью gap'а.

Величина $I(h)$ затем вводится в уравнение роста каждой особи. Пренебрежение граничным эффектом, по нашему мнению, не является сильным ограничением модели, поскольку для расчета взаимодействия используется именно листовой индекс.

3. Наш подход к моделированию конкуренции заключается в явном вычислении, а не в априорном задании поля света $I(h)$ (или среднего количества почвенного ресурса) [8, 9]. Задавшись морфологией крон (корневых систем) и проведя явное осреднение по всем расположениям деревьев, можно, в случае успеха, построить теорию конкуренции в gap'е; при этом, в частности, мы получим пределы применимости формулы (1), которая пришла в экологию из физики и воспринимается как абсолют, не подлежащий сомнению и модификации.

Переходим к точному построению.

3.1. Рассматривается совокупность параллельных друг другу плоских и бесконечно тонких экранов, перпендикулярных плоскости XY и повернутых к неподвижному точечному источнику света. Угол падения света равен φ, плотность потока света — I_0. Экраны разбиты на $i = 1, \ldots, Q$ типов. Коэффициент пропускания света одним экраном равен β_i, соответственно, коэффициент экстинкции $\gamma_i = 1 - \beta_i$. Отражение и рассеяние света не рассматривается. Параметры экрана таковы. Высота равна H_i (максимальная по популяции высота $H^{\max} = H_0$), ширина на высоте t равна $V_i(t)$, площадь экрана выше уровня t обозначим через $S_i^+(t)$, координаты экрана на плоскости XY суть x_i, y_i (основание перпендикуляра, опущенного из любой точки экрана).

Пусть в некоторой области A плоскости XY находится k экранов любых типов и пусть они распределены в A независимо и равномерно (центральное предположение рассматриваемой модели конкуренции). Имея в виду приложения модели, естественно считать, что область A равна максимальной области затенения, т. е. что экран с максимальной высотой H_0, находящийся на од-

ном краю A, затеняет другой край A. Если μ_A — площадь области A, то отсюда следует, что $\sqrt{\mu_A} > H_0/\operatorname{tg}\varphi$. Задача состоит в вычислении вертикального поля света $I(h)$ (под $I(h)$ имеется в виду величина потока, падающего на единичную вертикальную площадку на высоте h; остальные параметры I введены далее), усредненного по всем расположениям k экранов в A. Ввиду неподвижности источника света, $I(h)$ ищется на краю A, противоположном источнику.

Пусть координаты единичной площадки суть $\{x, y, h\}$, а

$$I(x, y, h; \beta_1, x_1, y_1, H_1, \ldots, \beta_k, x_k, y_k, H_k) \qquad (2)$$

— количество света, падающее на эту площадку, когда параметры экранов суть β_1, x_1, y_1, H_1 и т. д. Тогда искомое среднее поле света дается выражением (через β^* обозначен вектор $\{\beta_1, \ldots, \beta_k\}$, а через H^* обозначен вектор $\{H_1, \ldots, H_k\}$),

$$I(\beta^*, H^*, \mu_A, \varphi, x, y, h) =$$

$$= I_0 \cos\varphi \int_A\int \ldots \int_A\int I(x, y, h; \beta_1, x_1, y_1, H_1, \ldots, \beta_k,$$

$$x_k, y_k, H_k) \frac{1}{\mu_A} \ldots \frac{1}{\mu_A} dx_1 dy_1 \ldots dx_k dy_k. \qquad (3)$$

Множители $1/\mu_A$ суть плотности вероятности нахождения каждого экрана в $dx_i\, dy_i$. Технология вычисления интеграла такова. Введем индикаторную функцию (см. также [3])

$$f(x, y, h, x', y', H'),$$

равную единице, если площадка $\{x, y, h\}$ затеняется экраном $\{x', y', H'\}$, и нулю в противоположном случае. Допустим, что $k=1$, тогда

$$I(x, y, h; \beta_1, x_1, y_1, H_1) = \beta_1 f(x, y, h, x_1, y_1, H_1) +$$

$$+ [1 - f(x, y, h, x_1, y_1, H_1)] = \beta_1^{f(x, y, h, x_1, y_1, H_1)}. \qquad (4)$$

Пусть k — любое. Тогда в силу независимого расположения экранов

$$I(x, y, h; \beta_1, x_1, y_1, H_1, \ldots, \beta_k, x_k, y_k, H_k) =$$

$$= \beta_1^{f(x, y, h, x_1, y_1, H_1)} \times \ldots \times \beta_k^{f(x, y, h, x_k, y_k, H_k)}. \qquad (5)$$

В силу расцепленности аргументов экранов интеграл (3) принимает вид произведения

$$I(\beta^*, H^*, \mu_A, \varphi, x, y, h) =$$

$$= I_0 \cos\varphi \prod_{i=1}^{k} \int_A\int \beta_i^{f(x, y, h, x_i, y_i, H_i)} \frac{1}{\mu_A} dx_k\, dy_k =$$

$$= I_0 \cos\varphi \prod_{i=1}^{k} I_i(\beta_i, H_i, \mu_A, x, y, h) \qquad (6)$$

и задача сводится к одноэкранной. Используя представление (4), разобьем двойной интеграл на два:

$$I_i(\beta_i, H_i, \mu_A, x, y, h) = \iint_A 1 \cdot \frac{1}{\mu_A} dx_i dy_i -$$

$$-(1-\beta_i)\iint_A \frac{1}{\mu_A} f(x, y, h, x_i, y_i, H_i)\, dx_i dy_i =$$

$$= 1 - \gamma_i \frac{1}{\mu_A} \iint_A f(x, y, h, x_i, y_i, H_i)\, dx_i dy_i.$$

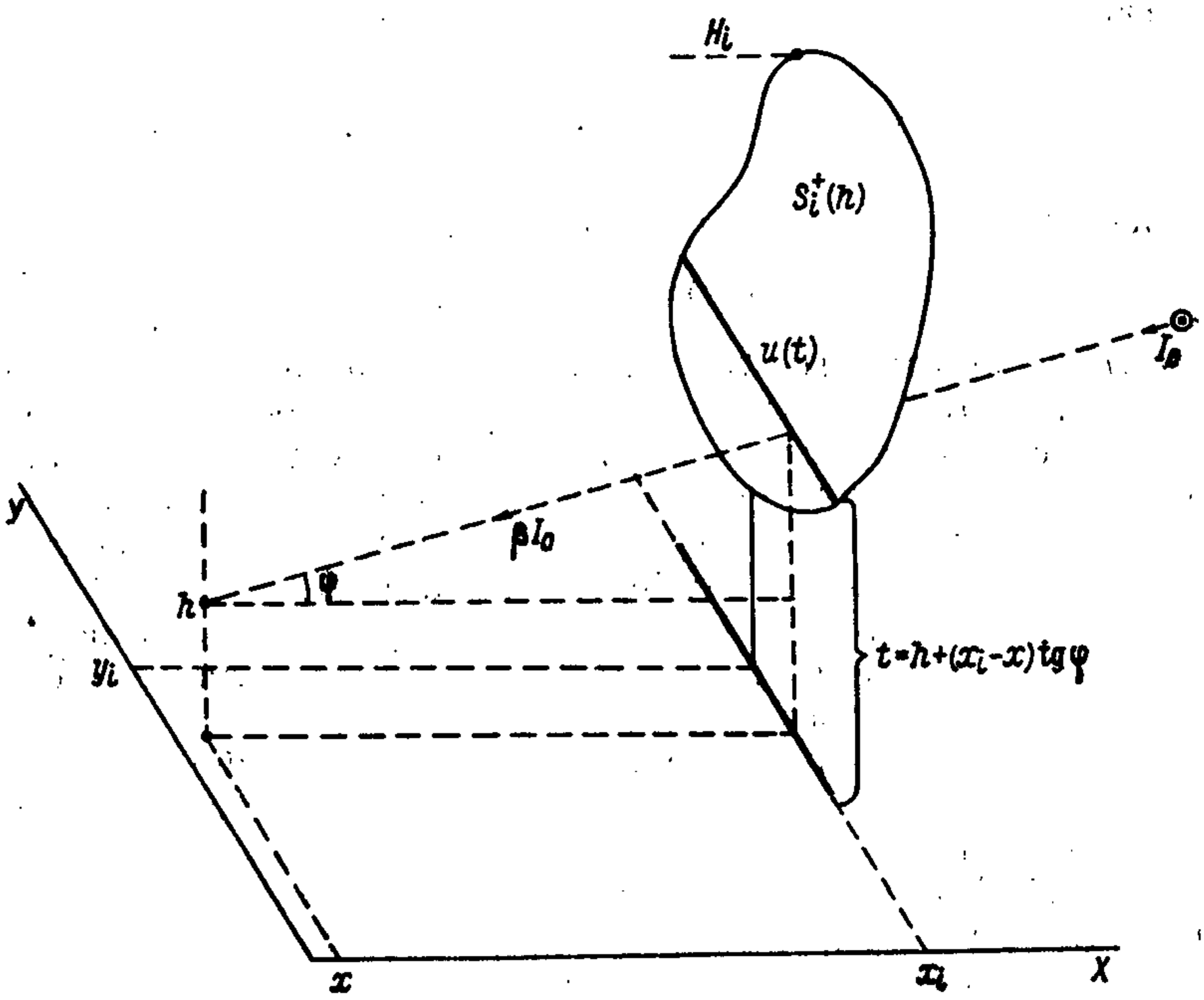


Рис. 1. Схема освещения отдельного экрана точечным источником света.

Вместо $S_i^+(h)$ следует читать $S_i^+(t)$, вместо $u(t) - V_t(t)$.

Для вычисления оставшегося интеграла обратимся к вспомогательному рис. 1. Луч света, подающий на единичную площадку $\{x, y, h\}$, проходит через экран i на высоте $th + (x_i - x)\operatorname{tg}\varphi$. На этой высоте ширина экрана равна

$$V_i[h + (x_i - x)\operatorname{tg}\varphi], \tag{7}$$

значит затенение происходит для значений y, принадлежащих отрезку длины (7). Для этих же y индикаторная функция $f(x, y, h, x_i, y_i, H_i) = 1$, для остальных равна нулю. По координате x затенение может осуществляться только при

$$x \leqslant x_i \leqslant x + (H_i - H)/\operatorname{tg}\varphi.$$

Таким образом

$$I_i(\beta_i,\ H_i,\ \mu_A,\ x,\ y,\ h) =$$

$$= 1 - \gamma_i \frac{1}{\mu_A} \int_x^{x+(H_i-H)/\operatorname{tg}\varphi} dz \int_{y \in V_i\,[h+(x_i-x)\operatorname{tg}\varphi]} dy =$$

$$= 1 - \frac{\gamma_i}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} S_i^+(h) \qquad (8)$$

по определению $S^+(h)$. Возвращаясь к (6), окончательно получаем (аргументы H^* неявно вошли в $S^+(h)$)

$$I(\gamma^*,\ \mu_A,\ \varphi,\ h) = I_0 \cos\varphi \prod_{i=1}^{k} \left[1 - \frac{\gamma_i}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} S_i^+(h)\right]. \qquad (9)$$

Этот результат не совпадает со стандартной формулой

$$I(h) = I_0 e^{-\gamma\sigma^+(h)}, \qquad (10)$$

где $\sigma^+(h)$ — суммарный листовой индекс выше уровня h. Отличие (9) от (10) возникло из-за рассмотрения дискретных деревьев вместо однородного слоя крон. По существу, эта разница основана на трактовке коэффициента экстинкции. В нашем случае — это суммарный коэффициент, после прохождения всей кроны, в случае закона Ламберта—Бэра (10),— это дифференциальный коэффициент, который по самому способу вывода формулы меньше единицы (равенству соответствовала бы бесконечная плотность светопоглощающего слоя).

Разница в действии формул (9) и (10) лучше всего видна в крайней ситуации: пусть в gap'e — одно дерево с максимальной площадью кроны $S_1(0) = \mu_A \operatorname{tg}\varphi$, и пусть крона поглощает весь свет, $\gamma_1 = 1$. Тогда формула (9) даст $I(h=0) = 0$, а формула (10) — $I(h=0) = I_0 \exp[-S_1(0)]$. Исследователи, использующие gap-модель, ошибаются, применяя дифференциальную формулу поглощения вместо дискретной; численная ошибка невелика, так как обычное значение $\gamma \sim 0{,}4$.

Очевидно, что (9) асимптотически переходит в (10) при слабом взаимодействии, т. е. при

$$\frac{\gamma_i}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} S_i^+(h) \ll 1$$

(множитель $\cos\varphi$ связан с наклоном единичной площадки относительно луча света). Тогда

$$I(\gamma^*,\ \mu_A,\ \varphi,\ h) \to I_0 \cos\varphi \exp\left[-\frac{1}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} \sum_{i=1}^{k} \gamma_i S_i^+(h)\right].$$

Если $\gamma_i = \gamma$, то $\sum S_i^+(h)/\mu_A = \sigma^+(h)$ и получаем формулу (10). Множитель $1/\operatorname{tg}\varphi$ в нашем случае возникает из-за вертикальной

ориентации экранов (крон) и описывает переход от реальной (S_i) к эффективной ($S_i/\mathrm{tg}\,\varphi$) листовой поверхности. Ясно, что при использовании стандартной формулы (10) величину σ^+ можно считать эффективной листовой поверхностью, поскольку она неявно содержит длину пути в поглощающем слое. Другой способ учесть угол источника — это считать величину γ в (10) эффективным коэффициентом экстинкции, $\gamma = \gamma/\mathrm{tg}\,\varphi$. Выбор одной из двух возможных интерпретаций — вопрос удобства, в частности — привязки к полевым измерениям.

Пусть имеется популяция из тождественных экранов, $\gamma_i = \gamma$, $S_i^+ = S^+$ и пусть площадь затенения увеличивается неограниченно с сохранением плотности n

$$k \to \infty, \quad \mu_A \to \infty, \quad \frac{k}{\mu_A} = n.$$

Тогда, согласно (9), дискретное описание вновь совпадает с моделью светопоглощающего слоя и радиационное поле в пределе дается стандартной формулой

$$I(\gamma, \varphi, n, h) = I_0 \cos\varphi \exp\left[-\frac{\gamma n S^+(h)}{\mathrm{tg}\,\varphi}\right]. \qquad (11)$$

3.2. Возможна постановка задачи, аналогичная предыдущей, но с другой морфологией крон [8]. Следуя идеализации, принятой почти во всех gap-моделях (единственное исключение — модификация [15], где взяты прямоугольные вертикальные кроны), примем, что вся листовая поверхность сосредоточена на высоте H_i дерева i и равна $S_i(H_i)$. Вычисления, весьма близкие к проведенным выше, для поля света в этом случае дают

$$I(\gamma^*, \mu_A, \varphi, h) = I_0 \sin\varphi \prod_{i=i_0}^{k} \left[1 - \frac{\gamma_i}{\mu_A} S_i(H_i)\right] \qquad (12)$$

где i_0 — тот минимальный номер, начиная с которого $H_i > h$ (считаем, что нумерация деревьев идет от низших). Для этой формулы справедливы все асимптотики, частные случаи и соображения, обсуждавшиеся выше.

3.3. Аналогично предыдущему может быть развита теория корневой конкуренции между конечным числом деревьев в некоторой области A (gap'е). Пусть единица поверхности имеет ресурс E_0. Рассмотрим совокупность плоских фигур, распределенных на плоскости XY. Каждая фигура есть модельная идеализация корневой системы дерева, причем конкуренция, как принято, происходит в одной плоскости. Фигуры распределены равномерно и непрерывно в некоторой области A (под распределением имеется в виду принадлежность области A некоторой точки каждой фигуры). Конкуренция осуществляется следующим образом. Часть фигуры, не перекрытая другими фигурами, дает особи E_0 ресурса (с единицы площади). Часть, перекрытая одной фигурой, дает $E_0/2$ ресурса, перекрытая k фигурами — $E_0/(k+1)$. Задача со-

стоит в нахождении количества ресурса, усредненного по всем расположениям фигур в A, доступного единице поверхности, расположенной в центре этой области. При этом область A считается достаточно большой по сравнению с площадями фигур, чтобы можно было пренебречь граничным эффектом покрытия фигурами полосы вокруг A.

Пусть в A, имеющей площадь μ_A, расположено k фигур $U_1, \ldots, U_k$ с площадями $S_1, \ldots, S_k$, форма фигур произвольна. Возьмем координаты $\{u, v\}$ в пределах единичной площадки G, $\mu_G = 1$, находящейся в центре A; координатами фигуры U_i — $\{x_i, y_i\}$ будем считать координаты некоторой ее точки. Введем индикаторную функцию площадки G: $f(u, v, x_i, y_i) = 1$, если точка $\{u, v\}$ покрывается фигурой U_i, и $f(u, v, x_i, y_i) = 0$, если точка ею не покрывается. Если $k = 1$, то количество ресурса, доступное площадке G при фиксированном расположении U_1, равно

$$e(x_1, y_1) = E_0 \int_G \int \left\{ [1 - f(u, v, x_1, y_1)] + \frac{1}{2} f(u, v, x_1, y_1) \right\} du\, dv. \tag{13}$$

Среднее по всем расположениям U_1 в A количество ресурса

$$E(S_1, \mu_A) = E_0 \int_A \int e(x_1, y_1) \frac{1}{\mu_A} dx_1\, dy_1, \tag{14}$$

где $1/\mu_A$ есть плотность вероятности покрытия элемента $du\, dv$ точкой, принадлежащей U_1. По определению индикаторной функции,

$$\int_A \int f(u, v, x_1, y_1)\, dx_1\, dy_1 = F(u, v) = \frac{S_1}{\mu_A}, \tag{15}$$

что дает, согласно (13), (14):

$$E(S_1, \mu_A) = E_0 \left(1 - \frac{1}{2} \frac{S_1}{\mu_A} \right). \tag{16}$$

Для общего случая k фигур в A среднее количество ресурса равно (для краткости обозначено $f(u, v, x_i, y_i) = f_i$ и $S^* = \{S_1, \ldots, S_k\}$)

$$E(S^*, \mu_A) = E_0 \left(\frac{1}{\mu_A} \right)^k \cdot \int_G \int \int_A \int \ldots \int_A \int \left\{ (1 - f_1) \times \ldots \times (1 - f_k) + \right.$$

$$+ \frac{1}{2} [f_1 (1 - f_2) \times \ldots \times (1 - f_k) + \ldots + (1 - f_1) \times \ldots \times (1 -$$

$$\left. - f_{k-1}) f_k] + \ldots + \frac{1}{k+1} f_1 \times \ldots \times f_k \right\} du\, dv\, dx_1 \ldots dx_k\, dy_k. \tag{17}$$

После перегруппировки сомножителей и интегрирования получаем

$$E(S^*,\ \mu_A) = E_0\left[1 - \frac{1}{2}\left(\frac{1}{\mu_A}\right)F_1 + \frac{1}{3}\left(\frac{1}{\mu_A}\right)^2 F_2 - \ldots + \right.$$

$$\left. + (-1)^k \frac{1}{k+1}\left(\frac{1}{\mu_A}\right)^k F_k\right] = E_0 \sum_{i=0}^{k} (-1)^i \frac{1}{i+1}\left(\frac{1}{\mu_A}\right)^i F_i, \quad (18)$$

где через F_i обозначена сумма всех произведений длины i из списка $S_1, \ldots, S_k$ с разными индексами (взято $F_0=1$), например

$$F_1 = \sum S_i,\ F_2 = S_1S_2 + \ldots + S_{k-1}S_k, \text{ и т. д.}$$

В частном случае, когда площади всех фигур одинаковы, $S_i=S$, имеем

$$F_i = C_k^i S^i$$

и соответственно

$$E(S^*,\ \mu_A) = \frac{E_0\mu_A}{S(k+1)}\left[1 - \left(1 - \frac{S}{\mu_A}\right)^{k+1}\right]. \quad (19)$$

При неограниченном увеличении ареала с сохранением плотности n

$$k \to \infty,\ \mu_A \to \infty,\ \frac{k}{\mu_A} \equiv n,$$

из (19) получаем [4]

$$E(S,\ n) = \frac{E_0}{\sigma_R}\left[1 - e^{-\sigma_R}\right], \quad (20)$$

где

$$\sigma_R = Sn \quad (21)$$

— корневая поверхность популяции на единице площади ареала, или корневой индекс.

По-видимому, возможны обобщения задачи с другими законами деления ресурса при перекрытиях корневых систем, т. е. с введением особей с разной, а не тождественной, как выше, конкурентной мощностью.

3.4. Результаты, относящиеся к вычислению доступного ресурса при попадании в gap фиксированного числа особей, пригодны для использования в динамических моделях. Для лесных моделей популяционного уровня естественно использовать количество ресурса, усредненное по популяции, т. е. по всем возможным комбинациям особей, попавших в gap. Допустим, что в gap может попасть любое число особей и что вероятности их попадания даются распределением Пуассона. Задача легко решается для случая световой конкуренции, но не сделана для общего случая корневой.

Разобьем k особей в gap'е на группы из $k_1, k_2, \ldots, k_Q$ одинаковых особей,

$$k = k_1 + \ldots + k_Q.$$

Формула для радиационного поля для случая вертикальных крон (9) примет вид

$$I(k_1, \ldots, k_Q, \gamma^*, \mu_A, \varphi, h) =$$

$$= I_0 \cos\varphi \left[1 - \frac{\gamma_1}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} S_1^+(h)\right]^{k_1} \times \ldots \times \left[1 - \frac{\gamma_Q}{\mu_A \operatorname{tg}\varphi} S_Q^+(h)\right]^{k_Q}.$$

Пусть вероятность попадания j одинаковых особей в A дается распределением Пуассона с плотностью n_j

$$P_j = \frac{(n_j\mu_A)^j}{j!} e^{-n_j\mu_A}. \qquad (22)$$

Усредненное по этим вероятностям радиационное поле в A дает

$$\bar{I}(\gamma^*, \varphi, n^*, h) = I_0 \cos\varphi \exp\left[-\frac{1}{\operatorname{tg}\varphi} \sum_{i=1}^{Q} \gamma_i n_i S_i^+(h)\right], \qquad (23)$$

т. е. наш результат из [9].

Аналогичное построение для среднепопуляционного поля света в случае горизонтальных крон дает

$$\bar{I}(\gamma^*, \varphi, n^*, h) = I_0 \sin\varphi \exp\left[-\sum_{i=i_0}^{Q} \gamma_i n_i S_i(H_i)\right]. \qquad (24)$$

Аналогично, для корневой конкуренции между тождественными особями, осреднение величины (19) по всем $k=1, \ldots,$ с пуассоновскими вероятностями (22) и плотностью n дает, как легко найти, формулу (20).

Результат (20) может быть получен прямым осреднением долей ресурса, получаемых особью с $k=1, \ldots,$ раз перекрытых частей корневой системы [4]. Действительно, с k раз перекрытой части средняя особь получает количество

$$\frac{1}{k+1} E_0 \sigma_{k+1}$$

ресурса, где σ_{k+1} — доля площади, которая подчиняется пуассоновскому распределению. Осреднение этого ресурса снова дает формулу (20).

Популяционное осреднение по $k=1, \ldots,$ величин $E(S^*, \mu_A)$ — формула (18) — в общем случае не проведено, однако численные эксперименты говорят о том, что результат (20) верен и в этом случае. Суммарную корневую поверхность единицы площади ареала следует брать в виде

$$\sigma_R = \sum n_i S_{Ri}$$

(n_i — плотность особей с площадью корневой системы S_{Ri}).

3.5. Как нам кажется, развитый выше подход к вычислению конкурентного взаимодействия деревьев методом рассмотрения отдельных особей с последующим двойным осреднением имеет ряд преимуществ перед предлагавшимися ранее подходами [2, 18]. Этих преимуществ, видимо, два. Первое состоит просто в получении новых аналитических результатов, относящихся к уровню gap'a (формулы (9), (12), (18), (19)) и к уровню популяции (20). Повсеместно применяемые формулы для описания световой конкуренции в gap'e оказываются верными только асимптотически (или при слабом взаимодействии, или при большом gap'e).

Второе носит методический характер и заключается в установлении границ применимости общепринятых формул, которые, как принято считать, вытекают из закона Ламберта—Бэра (например, (11)). Технология, оперирующая отдельными деревьями, показывает, что в среднем поглощение света этой системой дискретных объектов описывается приближением светопоглощающего слоя (11) при весьма жестких условиях. Во-первых, кроны должны быть плоскими — при взаимопроникновении крон свет будет поглощаться особями весьма сложным образом. Во-вторых, отказ от независимого расположения особей на плоскости (т. е. от распределения Пуассона) и переход к другому типу распределения, скорее всего, не даст результата типа (11), (23). Грубо говоря, экспонента в (23) есть следствие как закона светопоглощения (ослабление светового потока в фиксированное число раз после последовательного прохождения через кроны, т. е. дискретный аналог закона Ламберта—Бэра), так и следствие распределения Пуассона тонких крон.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. 1, с. 206—224.

2. Карев Г. П. О моделировании многовидовых фитоценозов.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, т. 7, с. 227—233.

3. Кендалл М., Моран П. Геометрические вероятности.— М.: Наука, 1972.— 192 с.

4. 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.

5. Корзухин М. Д., Мацкявичюс В. К., Антоновский М. Я. Периодическое поведение возрастно-распределенной популяции деревьев.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, т. 12, с. 284—310.

6. Корзухин М. Д., Седых В. Н., Тер-Микаэлян М. Т. Формулировка прогнозной модели восстановительно-возрастной динамики лесов.— Известия СО АН СССР. Сер. биол., 1987, вып. 3, № 20, с. 58—67.

7. Корзухин М. Д., Седых В. Н., Тер-Микаэлян М. Т. Применение прогнозной модели восстановительно-возрастной динамики к кедровым лесам Среднего Приобья.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1988, вып. 3, № 20, с. 34—45.

8. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости.— В кн.:

Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 242—248.

9. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Модель многовидового фитоценоза при конкуренции особей за свет.— В кн.: Исследования по математической популяционной экологии. Владивосток, 1983, с. 100—115.

10. Разумовский С. М. Закономерности динамики биогеоценозов.— М.: Наука, 1981.— 232 с.

11. Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth.— J. Ecol., 1972, v. 60, N 3, p. 849—872.

12. Ek A. R., Monserud R. A. Forest: a computer model for simulating the growth and reproduction of mixed forest stands.— Res. Report A2635. College of Agriculture and Life Sciences, University of Wisconsin, Madison, 1974.

13. Ek A. R., Monserud R. A. Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth.— Can. J. For. Res., 1979, v. 9, p. 232—244.

14. Kohyama T. Simulation of the structural development of warm temperate rain forest stands.— Ann. Bot. (London), 1989, v. 63, p. 625—634.

15. Leemans R. Description and simulation of stand structure and dynamics in some Swedish forests.— Uppsala Univ., 1989, Dr. Ph. Thesis.

16. Mitchell K. J. Simulation of the growth of even-aged stands white spruce.— School of Forestry, Yale University Bull., 1969, N 75.— 48 p.

17. Newnham R. M., Smith J. M. P. Development and testing of stand models for Douglas fir and lodgepole pine.— For. Chron., 1964, v. 40, p. 494—502.

18. Oker-Blom P. Photosynthetic radiation regime and canopy structure in modeled forest stands.— Acta Forestalia Fennica, 1986, v. 197, p. 1—44.

19. Tait D. E. The dynamics of stand development: A general stand model applied to Douglas-fir.— Can. J. For. Res., 1988, v. 18, p. 696—702.

20. Watt A. S. Pattern and process in the plant community.— J. Ecol., 1947, v. 35, p. 1—22.

21. West P. W. A model for biomass growth of individual trees in forest monoculture.— Ann. Bot. (London), 1987, v. 60, p. 571—577.

THEORY OF LIGHT AND WATER COMPETITION BETWEEN PLANTS IN A GAP-MODEL

M. D. Korzukhin

Harvard University, USA

M. T. Ter-Mikaelyan

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The paper is concerned with the developing theory of light and water competition in the population of k trees, which are independently uniformly distributed within certain area A (gap) of plane XY. 1. Tree crowns are considered as either vertical or horizontal plane screens of arbitrary form. The screens partially absorb light being lit up with point source of light. The average vertical field of light $I(h)$ is calculated for both cases of crown representation. 2. The root systems of trees are considered as plane figures of arbitrary form. These figures compete for some resource uniformly distributed on

the plane XY; overlapping figures are supposed to share equally the amount of available resource. The average amount of resource available to one square unit of A is calculated.

The results obtained are discussed with compare to descriptions of competition traditionally used in forest modelling.

МОДЕЛИРОВАНИЕ СТРАТЕГИЙ ОХРАНЫ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД В ГОРОДЕ (ОЧИСТКА СТОЧНЫХ ВОД)

Ю. Н. Перельмутер

Всесоюзный научно-исследовательский и информационный центр «Экология» Госкомприроды СССР

Постановка проблемы

Городские сточные воды (сбросы промышленных предприятий и коммунального хозяйства) наряду с поверхностным стоком с территории города являются основными источниками урбаногенного загрязнения поверхностных вод. Оптимизации очистки сточных вод посвящена многочисленная литература, где освещено большинство аспектов этой актуальной проблемы (обширная библиография приведена, например, в монографиях [3, 6]). Настоящая работа представляет собой описание системы моделей для подготовки управленческих решений в этой области. Система базируется на методах ситуационного моделирования [4] и реализована в той же программной оболочке, что и известные атмосфероохранные системы IPAC—CLAIR (МАРС) [5].

Ситуационное моделирование предусматривает многокритериальную оценку по некоторой совокупности экологических и экономических критериев как существующей ситуации $\Phi(\bar{\varphi} \in \Phi$, где $\Phi = \{\varphi^j\}$ — источник загрязнения, φ^j — его параметры), так и конечной ситуации $\lambda(\Phi)$, возникающей в результате реализации одной из природоохранных стратегий $\lambda \in \Lambda$ (Λ — множество эффективных в смысле совокупности данных критериев природоохранных стратегий). Каждый из источников загрязнения водного объекта (предприятия промышленности и жилищно-коммунального хозяйства) сбрасывает свои сточные воды через один из выпусков. Водоохранное мероприятие в данной постановке состоит в строительстве на одном из таких выпусков очистных сооружений в соответствии с некоторыми технологиями очистки сточных вод. Каждая из технологий характеризуется степенью снижения эмиссии каждого загрязняющего вещества и необходимыми затратами, поэтому ресурсы для реализации одной водоохранной стра-

тегии (совокупности мероприятий для каждого из выпусков) составляют

$$K(\lambda) = \sum_l K_l(\lambda), \tag{1}$$

$$Z(\lambda) = \sum_l Z_l(\lambda), \tag{2}$$

где $K_l(\lambda)$, $Z_l(\lambda)$ — капиталовложения и соответствующие эксплуатационные затраты, необходимые для реализации на l-м выпуске мероприятия по технологии, соответствующей стратегии λ.

Результатом решения задачи является обоснованная водоохранная стратегия, т. е. совокупность технологических схем очистки, каждая из которых должна быть реализована на определенном выпуске городских сточных вод.

Критерии оценки

В системе используются критерии состояния водного объекта в городе следующих четырех типов.

Общий экономический ущерб от загрязнения объекта сточными водами определяется в соответствии с методикой [2] по формуле

$$D = \gamma\sigma \sum_{k=1}^{p} \frac{1}{\varkappa_k} \sum_{i=1}^{n} m_{ik}, \tag{3}$$

где γ — размерный множитель, его значение указано в [2]; σ — безразмерная константа, имеющая различное значение для разных водохозяйственных участков (регионов), значения величины σ также приведены в [2]; $\varkappa_k$ — предельно допустимая концентрация k-го загрязняющего вещества; m_{ik} — масса годового сброса в воду k-го вещества i-м источником ($k=\overline{1, p}$; $i=\overline{1, n}$).

Масса сброса в водный объект загрязняющего вещества рассчитывается как

$$m_k = \sum_{i=1}^{n} m_{ik}, \tag{4}$$

где k — номер загрязняющего вещества.

Значение максимальной концентрации загрязняющего вещества в некотором контрольном створе (любой интересующий пользователя системы створ реки, например пляж, место забора воды и т. п.) может быть определено с помощью одной из достаточно развитых в настоящее время моделей (см., например, [1, 6—8]). В первой реализации системы использовалась следующая модификация «экспресс-метода ГГИ» [1]:

$$S_k^{\max}(x) = S_k^0 + \sum_{\nu=1}^{L(x)} \frac{S_k^{\nu} q_{\nu}}{Q_{\nu-1} + q_{\nu}} \left(1 + \frac{0{,}14B\sqrt{NB}}{\varphi\sqrt{H}\,(x - x_{\nu})}\right), \tag{5}$$

где S_k^0 — фоновая для рассматриваемого участка реки концентрация k-го загрязняющего вещества; $L(x)$ — количество выпусков сточных вод, находящихся выше створа с координатой x; S_k^ν — концентрация k-го вещества в сточных водах ν-го выпуска; q_ν — расход сточных вод для ν-го выпуска; $Q_{\nu-1}$ — расход реки выше ν-го выпуска ($Q_\nu = Q_{\nu-1} + q_\nu$), где Q_0 — расход реки выше рассматриваемого участка); B, H — средние ширина и глубина реки на рассматриваемом участке; φ — коэффициент извилистости участка; x_ν — координата ν-го выпуска; $N = \mu C/g$ — характеристическое число (C — скоростной коэффициент Шези, $\mu = \mu(C)$, g — ускорение свободного падения). Следует отметить, что при использовании модели (5) все загрязняющие вещества предполагаются консервативными, а это дает завышенную оценку максимальной концентрации. Более тонкий расчет концентрации в створе (плоская или пространственная задачи распространения загрязняющих веществ, учет неконсервативности веществ, кислородного режима, расположения выпусков и т. д.) может проводиться с использованием более точных моделей (например, [6] или [7]).

Общий индекс загрязнения в контрольном створе может быть рассчитан как

$$I(x) = \sum_{k:\, S_k^{\max}(x) > \varkappa_k} \frac{S_k^{\max}(x)}{\varkappa_k}. \qquad (6)$$

Алгоритм оптимизации

Типичной задачей, возникающей при разработке городских или региональных природоохранных стратегий на этапе подготовки множества альтернатив этих стратегий для дальнейшего многокритериального анализа, является их оптимизация по одному из рассматриваемой совокупности критериев (3)—(6) с ограничениями по лимитирующим ресурсам (1) или (2). Каждая стратегия представляет собой в конечном счете некоторый набор подлежащих реализации природоохранных мероприятий для конкретных источников загрязнения (или для их совокупностей, например для общих выпусков сточных вод). Эти мероприятия, как правило, могут быть взяты из конечного списка возможных мероприятий (таких, как, например, внедрение новых технологий, постройка очистных сооружений, перепрофилирование соответствующих предприятий и т. п.), что предопределяет дискретный характер обсуждаемой задачи, сложность решения которой обусловливается в реальных ситуациях значительной размерностью.

Формальная постановка задачи оптимизации в данной системе моделей имеет следующий вид. Пусть L — число выпусков городских сточных вод; M_i — число различных технологий очистки, которые могут быть реализованы на i-м выпуске ($i = \overline{1, L}$). Каждое мероприятие (технология) характеризуется вектором

$$\bar{P}_{l_i}^i = \left(E_{l_i}^i,\ K_{l_i}^i\right),$$

где $E^i_{j_i}$ — показатель эффективности j_i-го мероприятия для i-го выпуска; $K^i_{j_i}$ — необходимое для реализации этого мероприятия количество лимитирующего ресурса.

Упорядочим для каждого выпуска i мероприятия $\overline{K}^i_{j_i}$ по возрастанию $K^i_{j_i}$ и дополним список мероприятий для каждого выпуска «нулевым мероприятием», соответствующим отсутствию проведения на выпуске каких-либо природоохранных действий (строительство очистных сооружений) и характеризующимся нулевым вектором, зарезервировав для него значение индекса $j_i=0$; $\overline{P}^i_0=0$.

Задача состоит в максимизации показателя эффективности

$$\sum_i E^i_{j_i} \to \max \tag{7}$$

при ограничении

$$\sum_i K^i_{j_i} \leqslant K_{\text{LIM}}, \tag{8}$$

где K_{LIM} — лимит ресурса, выделенный на водоохранную деятельность в городе. Следует отметить, что критерии типа (6) не могут быть представлены в виде (7), поэтому в системе при минимизации индекса загрязнения в контрольном створе используется его аддитивный по выпускам аналог — сумма в (6) берется по всем загрязняющим веществам.

Представляются очевидными следующие свойства задачи (7)—(8): 1) в формировании решения от каждого выпуска i участвуют только мероприятия, для которых выполняется свойство монотонности

$$\left(E^i_{j'_i} - E^i_{j''_i}\right)\left(K^i_{j'_i} - K^i_{j''_i}\right) > 0 \qquad (j'_i,\ j''_i = \overline{0,\ M_i}); \tag{9}$$

2) пусть $J^1=\{j^1_i\}_{i=1}^L$, $J^2=\{j^2_i\}_{i=1}^L$ — два набора индексов, различающихся между собой значениями только одного из индексов:

$$j^1_k \neq j^2_k \quad \text{и} \quad j^1_s = j^2_s \quad \text{для} \quad s = \overline{1,\ L};\ s \neq k,$$

тогда из свойства монотонности следует, что если $j^1_k < j^2_k$ и $K(J^1) > K_{\text{LIM}}$, то $K(J^2) > K_{\text{LIM}}$, где $K(J)=\sum_i K^i_{j_i}$;

3) решение задачи J^* находится «рядом с границей» множества индексов $D=\{J : K(J) > K_{\text{LIM}}\}$, точнее

$$\chi(J^*,\ J) = 1 \quad (J \in \Gamma(D)),$$

где χ — расстояние Хемминга; $\Gamma(D)$ — граница множества D.

Ясно, что точное решение этой задачи в реальной постановке может быть получено с помощью достаточно эффективной модификации методов сканирования. Ниже предлагается алгоритм послойного сканирования границы множества D.

Подготовительным шагом алгоритма является процедура отсева для каждого выпуска i мероприятий, не удовлетворяющих условию монотонности (9), в ходе которой исключаются из дальнейшего рассмотрения мероприятия $\bar{P}^i_{j_i}$, для которых найдется такое мероприятие $\bar{P}^i_{j'_i}$, что

$$K^i_{j_i} > K^i_{j'_i} \quad \text{и} \quad E^i_{j_i} \leqslant E^i_{j'_i}. \tag{10}$$

Основой дальнейшего процесса оптимизации является процедура сканирования следа границы множества D на плоскости $\Pi = \Pi(j_3, j_4, \ldots, j_L)$, соответствующей вариации двух индексов j_1 и j_2, при которой остальные переменные $j_3, j_4, \ldots, j_L$ фиксированы. Процедура начинается с проверки двух условий:

1) если

$$K_{\Pi}(0, 0) > K_{\text{LIM}}, \tag{11}$$

решение задачи не лежит в плоскости П;

2) если

$$K_{\Pi}(M'_1, M'_2) \leqslant K_{\text{LIM}}, \tag{12}$$

решение задачи не лежит в плоскости П, за исключением, быть может, набора индексов $(M'_1, M'_2, j_3, j_4, \ldots, j_L)$, где $K_{\Pi}(j_1, j_2) = K(j_1, j_2, j_3, \ldots, j_L)$; M'_1, M'_2 — модифицированные после упомянутой (10) процедуры отсева значения верхних границ изменения индексов j_1, j_2. Если ни одно из условий (11)—(12) не выполнено, в П сканируется граница множества D; при этом алгоритм состоит из двух этапов:

— поиск границы — осуществляется из точки $(0, M'_2)$ последовательным увеличением j_1 (если $K_{\Pi}(0, M'_2) \leqslant K_{\text{LIM}}$) или уменьшением j_2 (если $K_{\Pi}(0, M'_2) > K_{\text{LIM}}$);

— собственно сканирование границы, если (p, q) — «приграничная» точка, проверяется до первого нарушения условие

$$K_{\Pi}(p + r, q - 1) \leqslant K_{\text{LIM}},$$

где $r = 1, 2, \ldots, M'_1 - p$.

Условие окончания сканирования в П: $j_1 = M'_1$ и $j_2 = 0$.

Генерация различных плоскостей П $(j_3, j_4, \ldots, j_L)$ осуществляется в цикле $l = \overline{0, (LS - 1)}$:

$$\begin{cases} j_k = W_k \operatorname{div} LS_{k+1}; \\ W_{k+1} = W_k \bmod LS_{k+1} \quad (k = 3, \overline{(L - 1)}), \end{cases}$$

где $LS_k = \dot{=} \prod_{m=k}^{L} (M'_m + 1)$; $LS = LS_3$; $W_3 = l$; $j_L = W_L$.

При этом поиск не проводится в плоскостях, лежащих за «динамическими барьерами», т. е. при первом выполнении условия (11) запоминается совокупность индексов $\Pi^B=\Pi(j_3^B, j_4^B, \ldots, j_L^B)$ (при выполнении (12) — $\Pi^H=\Pi(j_3^H, j_4^H, \ldots, j_L^H)$ и каждая последующая порожденная циклом по l совокупность Π проверяется на условия $j_k \geqslant j_k^B$ и $j_k \leqslant j_k^H$ для всех $k=\overline{3, L}$. Если (11) и (12) нарушаются (идет сканирование), значения Π^B и Π^H «забываются» и при необходимости формируются заново.

Программная реализация

Система моделей реализована для ПЭВМ типа IBM PC/XT/AT и совместимых с ними в виде программного продукта (CLEW—CLEan Water). Базовый вариант системы настроен на работу одновременно с 15 различными загрязняющими веществами. Исходные данные для расчетов вводятся и поддерживаются с помощью собственной базы данных и подразделяются на следующие группы:

— характеристика участка реки (название, водохозяйственный индекс, длина участка по прямой и по фарватеру, средние ширина и глубина участка, расход реки выше участка, площадь живого сечения, смачиваемый периметр ложа, признак шероховатости ложа, координата контрольного створа);

— характеристики выпусков городских сточных вод (номер и координата по длине реки);

— характеристики источников загрязнения (наименование, номер в базе, объем сточных вод, эмиссии по каждому загрязняющему веществу номер соответствующего выпуска);

— фоновые для участка реки концентрации загрязняющих веществ. В качестве технико-экономических характеристик очистных сооружений (технологические схемы, степень очистки от различных примесей, удельные капитальные и эксплуатационные затраты) в базовом варианте системы использованы данные ВНИИВО [9].

Схема использования системы состоит в оценке существующей до строительства очистных сооружений ситуации (расчете всех интересующих пользователя значений критериальных показателей (3)—(6), причем часть из них может быть представлена в различной форме: например, распределение общего экономического ущерба по отдельным выпускам или по отдельным загрязняющим веществам, распределение максимальной концентрации любого вещества по длине участка реки и т. п.), оптимизации по одному или нескольким критериям при заданном пользователем лимите капиталовложений (в ходе оптимизации пользователю предоставляется различная информация о снижении ущерба или концентрации, предлагается поварьировать лимитом ресурса и записать интересующий его оптимальный вариант в качестве конечной ситуации) и, наконец, оценке конечной ситуации (ана-

логична оценке начальной ситуации). В случае если полученный таким образом вариант инвестирования строительства очистных сооружений не удовлетворяет пользователя системы, он может вернуться на любой из предыдущих этапов и повторить весь процесс (изменив, например, лимит капиталовложений или выбрав другие критериальные показатели при оптимизации). В ходе оценки как начальной, так и конечной ситуаций могут быть выданы соответствующие листинги.

Система ориентирована на пользователя, не имеющего опыта работы с ПЭВМ, поэтому широко использует принципы работы с меню, многочисленные подсказки. Результаты расчетов выдаются на экран в качестве удобно интерпретирующихся таблиц, графиков, диаграмм и рисунков.

Возможности использования

Предложенная система может применяться как непосредственно для подготовки принятия управленческих решений ЛПР различных уровней, так и в разрабатываемой в настоящее время системе подготовки природоохранных решений для города [4]. Кроме того, ее можно использовать как средство ведения баз данных об источниках загрязнения поверхностных вод в городе, обучающее средство и т. д.

Дальнейшая модернизация CLEW проводится в направлении учета поверхностного стока с различных типов урбанизированных территорий [10] (при наличии или отсутствии ливневой канализации), усложнении топологии вредного объекта (притоки, обводные каналы), учете возможностей строительства локальных очистных сооружений на отдельных источниках или их группах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бесценная М. А. Усовершенствование экспресс-метода расчета разбавления сточных вод в реках.— Труды ГГИ, 1972, вып. 191, с. 201—208.

2. Временная типовая методика определения экономической эффективности осуществления природоохранных мероприятий и оценки экономического ущерба, причиняемого народному хозяйству загрязнением окружающей среды.— М.: Экономика, 1986.

3. Кухарь В. П., Зайцев И. Д., Сухоруков Г. А. Экотехнология. Оптимизация технологии производства и природопользования.— Киев: Наукова думка, 1989.— 264 с.

4. Литвин В. А., Перельмутер Ю. Н. Ситуационная модель управления качеством окружающей среды.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1990, т. 13.

5. Литвин В. А. Многокритериальная автоматизированная система моделирования эффективных атмосфероохранных стратегий.— М.: Гидрометеоиздат, 1988.— 228 с.

6. Мороков В. Н. Природно-экономические основы регионального планирования охраны рек от загрязнения.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987.— 286 с.

7. Паальь Л. Л. Инженерные методы расчета формирования качества воды водотоков — Таллинн, 1976, ч. 2.— 101 с.

8. Родзиллер И. Д. Прогноз качества воды водоемов — приемников сточных вод.— М.: Стройиздат, 1984.— 263 с.

9. Сухоруков Г. А. и др. Рекомендации по оценке и выбору технико-экономических характеристик сооружений очистки городских сточных вод.— Харьков, 1987.— 10 с.

10. Черногаева Г. М., Перельмутер Ю. Н. Оценка состояния загрязнения поверхностных вод региона с позиций экономического ущерба.— Труды ИПГ, 1990, вып. 76, с. 100—103.

MODELLING SURFACE WATER PROTECTION STRATEGIES IN CITIES (WASTEWATER TREATMENT)

Yu. N. Perelmuter

All-Union Research and Information Centre "Ecology", USSR State Committee for Nature Protection

The paper proposes a system of models for selecting optimum water protection strategies in cities taking into account several water body quality criteria. An algorithm is described for optimizing criteria additive by pollution sources. The system of models is realized as an IBM PC/XT/AT programme.

АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗИ ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ПО ДАННЫМ ДЕНДРОКЛИМАТОХРОНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

С. М. Семенов, М. А. Хачатуров

Институт глобального климата и экологии Госкомгидромета СССР и АН СССР

В основе дендроклиматохронологии находится гипотеза о значительной климатической обусловленности процесса формирования прироста дерева. Несмотря на ее широкое признание среди специалистов, это все же гипотеза, поскольку прямые исследования взаимосвязи климатических переменных с приростом деревьев пока не дают однозначных ответов [3, 4, 7].

Исследование этой взаимосвязи подразумевает два направления: географическое, имеющее целью выявление пространственных закономерностей, и историческое — совместный анализ многолетних рядов прироста и климатических показателей в каждой точке.

Первое направление, лежащее на стыке дендрохронологии и географии, дает возможность выделить регионы, формирование радиального прироста внутри которых определяется общим характером климатических процессов. Конечной целью такого исследо-

вания, требующего наличия достаточно регулярной сети дендрополигонов, является установление дендроклиматической зональности, которое позволило бы внутри каждой зоны «отрешиться» от фактора климата и более серьезное внимание уделить другим влияющим на прирост факторам, в том числе антропогенным.

К сожалению, такая задача, требующая обобщения значительного фактического материала, иными словами, большого количества дендрохронологических рядов, долгое время была затруднена вследствие ряда методологических и организационных причин. Однако со временем необходимость подобного сравнения становилась все более очевидна, что привело к созданию Дендрохронологического банка СССР, куда, по идее его учредителей (Банк основан на базе Каунасской Дендроклиматохронологической лаборатории), должна стекаться первичная дендрохронологическая информация (т. е. ряды радиального прироста в физических единицах длины) со всей страны; налажен выпуск серии «Дендрошкалы Советского Союза». В плане Банка — развитие регулярной сети дендрополигонов. В частности, летом 1990 г. по заказу и при финансировании Института глобального климата и экологии сотрудниками ДКХЛ был заложен профиль Архангельск—Москва, являющийся для восточной части территории страны аналогом профиля Мурманск—Карпаты, заложенного в начале 70-х годов.

Второе направление (историческое) ориентировано больше на локальный анализ, т. е. на нахождение конкретных модельных зависимостей между рядами прироста деревьев и рядами климатических данных, относящихся к какой-либо точке пространства. У этого подхода также есть свои лимитирующие факторы: нередкое отсутствие метеостанций в окрестностях дендрополигона, отсутствие непрерывности рядов наблюдений или же их недостаточная длина для получения статистически достоверных зависимостей и т. д.

Развитие этих двух направлений со временем приведет к их синтезу путем создания обширного и универсального банка дендроклиматохронологической информации.

Средства доступа и программные средства для совместной обработки всего массива данных, безусловно, позволят получить более определенные и полные результаты по проблеме климатической обусловленности процесса формирования древесного прироста.

Ниже мы проводим предварительное рассмотрение некоторых аспектов этой проблемы.

База данных

В процессе работы над этой статьей мы располагали следующими фактическими данными.

1. Данные о среднем радиальном приросте деревьев (мм/год) на пробных площадях по профилю Мурманск—Карпаты. Работа

выполнена группой специалистов под руководством Т. Т. Битвинскаса (1972 г.) по разработанной им методике [2]. Данные, описанные в табл. 1, были официально переданы Лаборатории мониторинга природной среды и климата (с 1991 г. Институт глобального климата и экологии (ИГКЭ)) Дендроклиматохронологическим банком СССР для использования.

2. Данные о среднем радиальном приросте (мм/год) деревьев на пробных площадях в сосняках (*P. silvestris*), полученные в 1988 г. в ходе совместных полевых работ с экспедицией кафедры лесоустройства Литовской сельскохозяйственной академии (ЛитСХА) № 26 и 28 в табл. 2. Камеральная обработка прове-

Таблица 1

Характеристика пробных площадей профиля Мурманск—Карпаты (сосна обыкновенная, *Pinus silvestris* L.)

№	Координаты	Местонахождение	Число деревьев на пробной площади	Тип леса	Временные границы ряда прироста, начало—конец
1	63° 36′ с. ш	Мурманская область	86	Сосняки Брусничнo-черничный	1728—1971
2	67 18	Северная Карелия	61	То же	1634—1971
3	67 18	То же	13	Сфагновый	1720—1973
4	66 00	„	10	„	1770—1973
5	66 00	„	11	Брусничнo-черничный	1730—1971
6	66 00	„	72	То же	1720—1973
7	65 24	„	13	Сфагновый	1690—1973
8	65 24	„	13	Брусничнo-черничный	1740—1973
9	65 00	Средняя Карелия	48	То же	1762—1971
10	63 36	То же	45	„	1760—1969
11	62 00	Южная Карелия	20	Черничный	1750—1968
12	62 00	То же	30	Брусничнo-черничный	1720—1968
13	61 54	„	20	Разнотравный	1720—1967
14	57 57	Новгородская область	20	Нет данных	1790—1965
15	55 12	Восточная Литва	696	Сфагновый	1859—1961
16	54 54	То же	95	Брусничный	1899—1962
17	54 36	„	43	Черничнo-брусничный	1900—1962
18	53 18	Западная Белоруссия	13	Черничнo-кисличный	1800—1971
19	52 42	То же	75	Брусничнo-черничный	1840—1971
20	52 30	„	67	То же	1812—1971
21	51 12	Западная Украина	75	„	1843—1971
22	50 00	То же	75	Черничнo-кисличный	1830—1969
23	48 36	„	37	Черничный	1920—1971
24	48 51	„	72	Буковый лет	1860—1971

Таблица 2

Характеристика точек дендрометрических измерений ЛитСХА (Л) и ИГКЭ (И)

№	Местонахождение	Учреждение	Временные границы ряда данных, начало—конец
25	Мурманская область, Кандалакшский заповедник	И	1813—1988
26	Там же	Л	1799—1988
27	Карелия, заповедник Кивач	И	1842—1988
28	Там же	Л	1847—1988
29	Литва, Национальный парк Литвы	И	1904—1988
30	Белоруссия, Беловежская Пуща	И	1905—1988

дена в ЛитСХА под руководством Р. А. Юкниса, который любезно предоставил нам для использования ее количественные результаты (ряды радиального прироста).

3. Результаты наших собственных измерений радиального прироста сосны обыкновенной (№ 25, 27, 29, 30 в табл. 2). Измерения и обработка данных проводились нами в 1988 г.

Методические подходы, использовавшиеся при описанных выше измерениях были достаточно близкими. Таким образом, полученные данные вполне сопоставимы.

Что касается климатических данных, то мы располагали рядами среднемесячных приземных температур и осадков, полученных в ходе режимных непрерывных наблюдений службами Госкомгидромета СССР на четырех станциях:

1) Пункт Беловежская пуща, 1895—1988 гг., ст. Брест, 52°05′ с. ш., 23°40′ з. д., H=135 м над ур. м.

2) Пункт Кандалакшский заповедник, 1926—1988 гг., ст. Кандалакша, 67°08′ с. ш., 32°26′ з. д., H=30 м над ур. м.

3) Пункт заповедник Кивач, 1936—1988 гг., ст. Кондопога.

4) Пункт Национальный парк Литвы, ст. Утена, 55°30′ с. ш., 25°36′ з. д., H=120 м над ур. м.

К сожалению, эти ряды существенно короче рядов радиального прироста деревьев: наиболее ранние регулярные данные о среднемесячных температуре и осадках относятся к 1926 г.

Простейшая модель для описания прироста дерева

Ряды радиального прироста деревьев — наиболее массовый тип дендрометрических данных. Измерение других параметров прироста (продуктивности, прироста биомассы или ее частей и т. д.) гораздо более трудоемки, и этих данных, естественно, существенно меньше. Вследствие этого, к сожалению, пока нельзя использовать сколько-нибудь конструктивно уравнения роста дерева, описывающие рост всех органов растения и репродукцию,— такие модели массовыми данными не обеспечены.

Простейшая эмпирическая модель, описывающая прирост дерева непосредственно по данным о радиальном приросте выглядит следующим образом:

$$Z(t) = a + bt + \xi(t);\ t_1 \leqslant t \leqslant t_2, \qquad (1)$$

где t (время, годы), Z — радиальный прирост, $\xi(t)$ — случайное отклонение текущего значения прироста от линейной зависимости, a и b — константы, t_1 и t_2 — временные границы ряда данных.

Имея какое-либо множество изученных пробных площадей 1, 2, ..., N и соответствующие ряды прироста $\{Z_i(t)\}_{t=t_{i1}}^{t_{i2}}$ для $i=1, 2, \ldots, N$, можно для каждого i обычным методом линейной регрессии выделить линейный возрастной тренд (т. е. найти коэффициенты a и b) и ряды случайных отклонений

$$\xi_i(t) = Z_i(t) - a_i - b_i t;\ t_{i1} \leqslant t \leqslant t_{i2}.$$

Для характеристики закономерностей роста дерева и случайных отклонений от нее практически все авторы используют описанный подход. Варьируют лишь переменные, характеризующие прирост (увеличение радиуса на высоте 1,3 м, увеличение площади сечения, увеличение высоты и т. д.) и принятая форма тренда (линейная, экспоненциальная, функция Митчерлиха и т. д.) [1, 6].

Локальный анализ взаимосвязи климатических переменных и показателей прироста деревьев для некоторых дендрополигонов

Используя данные о среднемесячных приземных температурах и осадках, полученные на четырех упомянутых выше станциях, мы провели вычисления корреляций отклонений $\xi(t)$ с этими метеорологическими переменными. Причем были получены оценки коэффициентов корреляции с климатическими характеристиками не только текущего года, но и предыдущего. В качестве показателя прироста использовался прирост площади сечения дерева (рассчитанный по ряду радиального прироста). Результаты вычисления сведены в табл. 3.

Сопоставляя данные табл. 3 по первым трем точкам, которые расположены довольно близко друг от друга в сходных климатических условиях (метеоданные для них — общие, полученные по данным наблюдений одной метеостанции), можно отметить их сходное и осмысленное поведение:

— древесный прирост либо стимулируется повышением среднемесячных температур, либо связь не является значимой;
— древесный прирост не обнаруживает достоверной связи с осадками мая—сентября (за исключением мая предыдущего года для площадки № 2), но достоверно подавляется повышенными осадками в период октябрь—апрель, предшествовавший вегетационному периоду.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции отклонения текущего годового прироста площади сечения дерева от среднего со среднемесячными температурами (числитель) и суммами осадков (знаменатель) предыдущего и текущего годов *

№ пробной площади и общая часть рядов	Месяцы предыдущего года					
	1	2	3	4	5	6
2 1936—1971	0,11 —0,37	—0,01 —0,48	0,07 —0,43	—0,01 —0,16	0,48 —0,26	0,37 —0,01
25 1936—1988	0,24 —0,28	0,30 —0,28	—0,03 —0,32	0,30 0,11	0,04 —0,12	0,11 —0,02
26 1936—1988	0,25 —0,46	0,25 —0,46	—0,09 —0,52	0,17 —0,10	0,17 —0,22	0,10 0,04
19 1945—1971	0,27 —0,24	0,11 —0,30	0,22 —0,17	0,08 —0,23	0,41 —0,35	—0,07 0,22
15 1951—1961	0,16 0,39	0,04 0,21	—0,04 0,12	—0,37 0,05	0,19 0,07	—0,21 0,42

№ пробной площади и общая часть рядов	Месяцы предыдущего года					
	7	8	9	10	11	12
2 1936—1971	0,17 0,12	0,19 0,04	0,15 —0,19	0,19 —0,29	0,20 —0,23	0,27 —0,37
25 1936—1988	—0,04 0,03	—0,03 0,21	0,12 —0,19	0,19 —0,33	0,05 —0,28	0,39 —0,27
26 1936—1988	0,02 —0,02	0,11 0,13	0,20 —0,21	0,13 —0,37	0,24 —0,34	0,42 —0,43
19 1945—1971	0,12 0,03	0,02 0,57	0,28 —0,23	—0,29 0,01	—0,17 —0,11	0,35 —0,10
15 1951—1961	—0,30 —0,32	—0,38 0,31	—0,21 0,51	0,35 0,18	0,05 —0,61	—0,32 0,24

* Для уровня значимости 0,95 принятые пороговые значения для заключения о достоверности корреляций составляют для первых трех точек 0,23; для четвертой — 0,32, для пятой — 0,52.

№ пробной площади и общая часть рядов	Месяцы текущего года								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2 1936—1971	0,19 —0,28	0,31 —0,31	0,14 —0,45	0,23 —0,20	0,30 0,08	0,04 0,12	0,44 —0,21	0,40 —0,13	0,16 —0,20
25 1936—1988	0,20 —0,26	0,33 —0,36	0,17 —0,37	0,45 0,05	0,16 0,06	—0,01 0,11	0,02 —0,09	0,11 0,03	0,12 —0,14
26 1936—1988	0,24 —0,37	0,29 —0,45	—0,03 —0,43	0,32 —0,10	0,26 —0,09	0,01 0,12	0,08 —0,09	0,31 —0,12	0,16 —0,16
19 1945—1971	0,23 —0,06	0,27 —0,31	0,35 —0,10	0,40 —0,18	0,37 —0,17	—0,02 0,24	0,17 —0,14	0,15 0,34	0,35 —0,16
15 1951—1961	0,35 0,37	0,28 0,02	0,20 —0,34	0,20 —0,02	—0,12 —0,30	—0,16 0,44	0,82 0,03	0,47 0,03	—0,45 —0,27

Для пробной площади № 19 первая закономерность сохраняется (хотя, по-видимому, для сентября и октября предыдущего года она в действительности нарушается, статистика в 26 лет наблюдений недостаточна для обнаружения этого факта). К осадкам деревья проявляют, напротив, значительное «равнодушие», за исключением осадков мая предыдущего года и августа текущего и предыдущего года. Майские осадки прирост подавляют, а августовские стимулируют. Таким образом, отношение древесного прироста к осадкам на пробной площади № 19 (Литва) иное, чем на пробных площадях № 2, 25 и 26 (Мурманская область, Северная Карелия).

Временно́й интервал для пробной площади № 15 (10 лет) слишком незначителен для анализа. Можно лишь отметить позитивную роль июльской температуры в формировании прироста и негативную роль осадков ноября предыдущего года.

Полученная картина укладывается в следующую общую схему: при понижении широтности температура постепенно утрачивает роль лимитирующего фактора, а осадки из фактора избыточности постепенно превращаются в лимитирующий фактор.

Пространственный масштаб процесса формирования радиального прироста деревьев

Выше было на нескольких примерах показано, что климатические аномалии оказывают влияние на процесс формирования прироста деревьев. Каков же пространственный масштаб этого явления?

Отвлекаясь от климата, попытаемся выяснить пространственный масштаб самого процесса формирования прироста деревьев. Иными словами, оценки того, как долго сохраняется сходство та-

ких процессов по мере увеличения расстояния между изучаемыми пробными площадями? Для этого сделали расчет коэффициентов корреляции рядов отклонений $\xi_i(t)$, $\xi_j(t)$

$$K_{ij} = (\overline{\xi_i \xi_j}) / [(\overline{\xi_i^2})(\overline{\xi_j^2})]^{1/2}$$

для точек № 1, 2, 3, 4, 5, 6, 25 и 26 (см. табл. 1 и 2); здесь черта означает символ среднего значения.

Эти точки выбраны, поскольку явно находятся в сходных климатических условиях.

Расчет всех элементов правой части последней формулы для каждых *i* и *j* проводился по временному интервалу, общему для этих рядов.* Результаты этого расчета, приведенные в табл. 4, не обнаружили (за редкими исключениями) никаких осмысленных зависимостей. При этом расчет проводился для собственно годичного радиального прироста и его логарифма, а также для годичного прироста площади поперечного сечения ствола (данные, рассчитанные по ряду радиального прироста) и его логарифма. В табл. 4 приведен наиболее благоприятный вариант результата из перечисленных выше.

Таблица 4

Корреляционная матрица для отклонений текущего прироста (*DZ*) площади сечения ствола дерева от среднего (пробные площади № 1—6, 25 и 26)

1	2	3	4	5	6	25	26	№ пробной площади
0,1	0,0	0,1	0,3	0,2	—0,0	—0,2	0,0	1
	1,0	0,5	0,1	0,2	0,4	0,1	0,3	2
		1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	3
			1,0	—0,0	—0,1	0,4	0,1	4
				1,0	0,2	—0,1	0,2	5
					1,0	0,2	0,3	6
						1,0	0,6	25
							1,0	26

Для матрицы корреляций, приведенной в табл. 4, среднее значение абсолютной величины недиагональных элементов примерно 0,2. Таким образом, изменчивость процесса роста дерева (отклонение от средней закономерности для каждой из пробных площадей) лишь примерно на 4 % объясняется общими для всех рассматриваемых 8 точек факторами, что слишком мало, чтобы приниматься в серьезный расчет и делать утверждение о достоверном наличии региональной составляющей в процессе формирования прироста сосны обыкновенной.

Изложенное может объясняться либо действительно отсутствием упомянутой региональной составляющей, либо чисто статистическими «помехами», возникшими в процессе проведенного

* По методическим причинам мы отступали от границ рядов на 5 лет.

выше анализа. Последнее легко себе представить в форме следующего модельного предположения.

Уклонение $\xi_i(t)$, фигурирующее в модели (1), слагается из нескольких компонентов:

$$\xi_i(t) = C(t) + C_i(t) + E_i(t), \qquad (2)$$

где $C(t)$ — региональный климатический компонент; $C_i(t)$ — локальный климатический компонент (микроклимат); $E_i(t)$ — экосистемный компонент.

Несколько упрощая ситуацию (с иллюстративной целью) можно полагать, что климатические компоненты в (2) меняются год от года существенно быстрее экосистемного, который отражает прежде всего биоценотическое условие роста деревьев. Они меняются год от года весьма мало, если отвлечься от таких импульсных факторов, как пожары, ветровал и т. д.* Экосистемный компонент, разумеется, имеет локальный характер, т. е. $(\overline{E_iE_j}) = 0$ для $i \neq j$ (напомним, что $(\overline{C_iC_j}) = 0$ при $i \neq j$ по определению).

Если теперь перейти от текущего прироста дерева к его изменению за год $DZ(t) = Z(t) - Z(t-1)$, то модель (1) трансформируется в следующую:

$$DZ(t) = b + [C(t) - C(t-1)] + [C_i(t) - C_i(t-1)] + [E_i(t) - E_i(t-1)]. \qquad (3)$$

Если в правой части уравнения (1) значительный по амплитуде экосистемный локальный компонент «маскировал» при оценке корреляций региональную составляющую $C(t)$, то, согласно сделанным выше предположениям, дисперсия $[C(t) - C(t-1)]$ близка к удвоенной дисперсии $[C(t)]$, дисперсия $[C_i(t) - C_i(t-1)]$ близка к удвоенной дисперсии $[C_i(t)]$, а дисперсия $[E_i(t) - E_i(t-1)]$ существенно меньше дисперсии $E_i(t)$. Следовательно, при переходе от модели (1) к модели (2) региональный компонент должен усилиться по сравнению с локальным.

Подтверждается ли последнее анализом фактических данных? В табл. 5 приведены результаты оценок корреляций для точек № 1, 2, 3, 4, 5, 6, 25, 26 для рядов $\{DZ_i(t)\}_{t=t_{i1+1}}^{t_{i2}}$.

Сравнивая данные табл. 4 и 5, можно обнаружить подтверждение последнего предположения — региональный компонент в процессе формирования прироста деревьев проявился в модели (3) гораздо ярче, чем в модели (1). Корреляционная матрица в табл. 5 выглядит гораздо осмысленнее по сравнению со своим аналогом в табл. 4; среднее недиагональных элементов матрицы есть 0,44, что соответствует примерно 20 % вклада региональной составляющей в изменчивость дендрометрического показателя *DZ*.

---

* Сюда же условно можно включить методические погрешности, связанные с неточным направлением бурения при взятии керна.

Таблица 5

Корреляционная матрица для отклонений изменения текущего прироста площади сечения ствола дерева (*DZ*) от среднего (пробные площади № 1—6, 25 и 26)

1	2	3	4	5	6	25	26	№ пробной площади
1,0	0,6	0,5	0,3	0,5	0,5	0,3	0,5	1
	1,0	0,6	0,3	0,5	0,5	0,4	0,6	2
		1,0	0,3	0,5	0,5	0,4	0,6	3
			1,0	0,4	0,3	0,2	0,3	4
				1,0	0,6	0,3	0,5	5
					1,0	0,3	0,5	6
						1,0	0,5	25
							1,0	26

Почему мы отождествляем упомянутую региональную составляющую с климатической? Рассмотрим, например, точки № 3 и 26. Показатели DZ_3 и DZ_{26} коррелируют с коэффициентом 0,5 (см. табл. 5), т. е. имеют общий фактор, определяющий 25 % их изменчивости. Этого достаточно для достоверности существования этого фактора. Что же может быть общего между колебаниями среды в точках № 3 и 26, расстояние между которыми по меридиану почти 2° (т. е. более 200 км)? Здравый смысл говорит о том, что этот фактор — климат.

Климатическое зонирование и региональные закономерности формирования прироста деревьев

Данные дендрохронологического профиля Мурманск—Карпаты (см. табл. 1) послужили отправной точкой исследования географических закономерностей формирования радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в регионах, прилегающих к западной границе страны.

Схема расположения точек профиля была сопоставлена с картой климатических зон по классификации Б. П. Алисова. Выбор данной классификации не случаен. Напомним, что климатические классификации принято разделять на две большие группы: по принципу подхода к классификации — генетические, основанные на особенностях общей атмосферной циркуляции (сюда относятся классификации Хетнера, Воейкова, Флона и др.) — и эффективные, опирающиеся на «эффект», т. е. на проявление влияния климата на различные элементы биосферы — растительность, почву, водный баланс и т. д. (классификации Кёппена, Тролля, Савы—Ковача и др.).

Очевидно, что использование классификаций эффективной группы в нашем случае нежелательно, поскольку они имеют в своей основе не причину, а следствие; тогда как классификация Б. П. Алисова является генетической (и, что немаловажно, одной из наиболее авторитетных в нашей стране).

Согласно этой классификации, профиль Мурманск—Карпаты пересекает две климатические зоны умеренного пояса: атлантико-арктическую (№ 8) и атлантико-континентальную европейскую (№ 9).

По нумерации табл. 1 к атлантико-антарктической зоне относятся точки № 1—13, а к атлантико-континентальной — точки № 14—24. Был проведен кросскорреляционный анализ этих рядов с использованием показателя *DZ* для прироста площади поперечного сечения дерева, который дал следующие результаты (табл. 6).

Корреляции для точек, относящихся к одной климатической зоне, оказываются, как правило, достаточно заметными, хотя сами эти точки могут быть удалены друг от друга на сотни километров (точки 1 и 13 ($K_{1,13}$=0,3), например, удалены друг от друга на расстоянии более 700 км).

Средний коэффициент корреляции для всех точек атлантико-арктической зоны составил 0,31, а для восьми точек атлантико-континентальной европейской — 0,37.

Ряды № 9 и 18 из дальнейшего анализа были исключены, так как коэффициенты их корреляции со всеми без исключения остальными рядами находятся на уровне фона ($\pm$0,2). Причиной этого, по всей вероятности, стало нарушение синхронизации рядов.

Далее, внутри каждой из зон выделяется группа точек, отличающихся высокими значениями коэффициентов корреляции даже на фоне зональных, что подтверждает наличие региональных закономерностей в формировании прироста деревьев. Для атлантико-антарктической зоны это группа точек, характеризующих регион юга Мурманской области — севера Карельской АССР (точки № 1—9). Девять точек этого региона группируются со средним коэффициентом корреляций 0,43. Точки, не относящиеся к региону Средней и Южной Карелии (точки № 10—13), наличия заметных связей между собой не обнаружили — средний коэффициент корреляции внутри этой группы на уровне (($\pm$0,1) — — ($\pm$0,2)).

Для атлантико-континентальной европейской зоны хорошую скоррелированность многолетних рядов радиального прироста демонстрируют точки региона Восточная Литва — Западная Белоруссия (точки № 15 — 20); среднегрупповой коэффициент корреляции 0,44. При этом четыре точки из Литвы — наиболее дендрохронологически изученного района страны — коррелируют друг с другом со средним коэффициентом 0,57.

Особого разговора заслуживают точки, представляющие регион Западной Украины (предгорья Карпат, точки № 21—24). Анализ корреляционных связей этих рядов с другими рядами профиля наглядно демонстрирует действие фактора высотной поясности — точки этого региона оказываются более связанными с северными, карельскими, точками, чем со своими южными «соседями» из Белоруссии. В то же время между собой западноукраинские точки рассматриваемого профиля скоррелированы достаточно вы-

Таблица 6

Кросскорреляционная матрица для рядов прироста деревьев (показатель *DZ*, профиль Мурманск—Карпаты; *N* — номер дендрополигона)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	*N*
1,0	0,6	0,5	0,3	0,5	0,5	0,4	0,3	0,0	0,3	0,1	0,1	—0,3	0,2	0,0	—0,0	—0,0	—0,1	0,1	—0,1	0,0	0,0	0,1	0,3	1
	1,0	0,6	0,3	0,5	0,5	0,4	0,3	—0,1	0,3	0,1	0,0	—0,3	0,2	—0,2	—0,0	—0,1	—0,0	0,1	—0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	2
		1,0	0,3	0,5	0,5	0,4	0,4	—0,1	0,3	—0,1	0,2	—0,3	0,2	—0,1	0,1	0,0	0,0	0,2	—0,1	0,0	0,0	0,2	0,3	3
			1,0	0,4	0,3	0,4	0,3	—0,1	0,2	0,2	—0,1	—0,2	0,1	0,0	0,1	—0,0	0,1	—0,0	0,0	—0,0	0,2	—0,2	0,2	4
				1,0	0,6	0,4	0,5	—0,2	0,4	0,1	0,1	—0,3	0,3	—0,0	0,1	—0,1	—0,0	0,2	—0,1	—0,0	0,1	0,1	0,2	5
					1,0	0,5	0,4	—0,2	0,5	0,2	0,1	—0,2	0,2	—0,0	0,2	0,1	—0,0	0,2	0,0	—0,2	0,1	0,0	0,1	6
						1,0	0,4	—0,2	0,4	0,2	0,2	—0,1	0,2	—0,1	—0,0	—0,1	—0,0	0,1	—0,1	—0,0	0,0	0,0	0,1	7
							1,0	—0,1	0,4	0,1	0,2	—0,3	0,2	0,1	0,2	0,3	—0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,3	0,3	8
								1,0	—0,3	—0,0	0,0	0,1	—0,1	—0,2	—0,3	—0,3	0,1	—0,3	—0,2	0,1	0,2	—0,1	—0,2	9
									1,0	0,3	0,1	—0,1	0,2	0,2	0,4	0,3	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	10
										1,0	—0,1	—0,1	0,0	0,2	0,4	0,2	—0,0	0,1	—0,1	—0,0	0,0	—0,1	0,0	11
											1,0	0,0	0,1	0,2	—0,0	0,0	0,1	—0,0	—0,1	0,1	—0,1	0,3	0,2	12
												1,0	—0,2	0,1	—0,1	0,0	0,1	0,0	—0,0	—0,0	0,1	—0,1	0,2	13
													1,0	0,2	0,4	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2	0,0	0,1	0,1	14
														1,0	0,5	0,5	0,1	0,4	0,2	0,1	—0,1	0,0	0,1	15
															1,0	0,8	—0,1	0,6	0,5	0,4	0,2	0,1	0,1	16
																1,0	—0,1	0,6	0,5	0,3	0,0	0,2	0,1	17
																	1,0	—0,1	—0,0	—0,0	0,3	—0,1	—0,0	18
																		1,0	0,4	0,3	—0,1	0,2	0,0	19
																			1,0	0,3	—0,1	0,2	0,0	20
																				1,0	—0,0	0,2	0,4	21
																					1,0	—0,1	—0,1	22
																						1,0	0,5	23
																							1,0	24

соко — средний коэффициент по четырем точкам 0,29, а за исключением одной «выпадающей» (№ 22) — 0,40.

В целом же значение «межзональных» коэффициентов (т. е. коэффициентов корреляции между точками из разных климатических зон) остаются на уровне корреляционного фона и не превышают в абсолютных значениях 0,2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антанайтис В. В., Загреев В. В. Прирост леса.— М.: Лесная промышленность, 1981.— 200 с.

2. Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования.— Л.: Гидрометеоиздат, 1974.— 172 с.

3. Влияние климатических факторов на радиальный прирост сосны (по исследованиям в БССР)/Е. Г. Петров, В. С. Романов, О. А. Атрощенко и др.— В кн.: Ботаника: исследования Минск, 1983, вып. 25, с. 14—23.

4. Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного формирования годичных слоев в связи с климатическими условиями.— В кн.: Дендроклиматология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 27—31.

5. Ступнева А. В. Пространственно-временная изменчивость основных дендрорядов профиля Мурманск—Карпаты.— В кн.: Пространственные изменения климата и годичные кольца деревьев. Каунас, 1981, с. 98—100.

6. Юкнис Р. А. Рост и продуктивность одновозрастных сосняков в условиях загрязненной природной среды. Автореф. дисс. на соискание учен. степени д-ра биол. наук.— Каунас, 1990.

7. Fritts H. C. The climate-growth response.— In: Climate From Tree Rings. Cambridge, 1982, p. 33—38.

ANALYSIS OF THE RELATIONSHIP BETWEEN TREE GROWTH AND CLIMATIC FACTORS BASED ON DENDROCLIMATOCHRONOLOGICAL OBSERVATION DATA

S. M. Semenov, M. A. Khachaturov

Institute of Global Climate and Ecology, USSR State Committee for Hydrometeorology/USSR Academy of Sciences

The paper studies some aspects of the relationship between climatic factors and the growth of a Scotch pine. Comparison of dendrochronological data and climate zone maps allows to establish unambiguous relationships between climate and pine growth in 4 experimental sites adjacent to ETU western border. Four groups of points were selected to carry out a thorough analysis of the long-term impact of meteorological index series on growth series.

Труды совещания

Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем

Том XIV

Редактор О. Д. Рейнгеверц. Художественный редактор Е. Н. Чукаева. Технический редактор Н. И. Перлович. Корректор И. А. Динабург.

Н/К

Сдано в набор 16.08.91. Подписано в печать 26.12.91. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага книжная. Литературная гарнитура. Печать высокая. Печ. л. 16,5. Кр.-отт. 16,5. Уч.-изд. л. 18,65. Тираж 1900 экз. Индекс МОЛ-51. Заказ № 166. Цена 1 р. 70 к. Заказное.
Гидрометеоиздат. 199226. Санкт-Петербург, ул. Беринга, 38.

Типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой. 190000, Санкт-Петербург, Прачечный переулок, 6.



УДК 551.583 : 555.588.7

Биоклиматология и актуальные проблемы оценки последствий глобального изменения климата для экосистем суши. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Хачатуров М. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 8—20.

Описано современное состояние проблемы экологических последствий парникового эффекта. Рассмотрены потенциальные экологические эффекты глобального потепления, а также соответствующие направления биоклиматологических исследований — экспериментальные, натурные, модельные. Обоснована необходимость выработки методик комплексной оценки состояния экосистем с целью ранней диагностики климатически обусловленных экологических изменений.
Библ. 68.

УДК 632.954.024

Влияние способа внесения гербицида группы 2,4-Д на популяционную динамику почвообитающих коллембол. Балабина И. П. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992. т. 14, с. 21—31.

В лабораторных условиях проводили исследования по влиянию гербицида 2,4-Д аминной соли на рост популяции модельного вида коллембол *Folsomia candida*. Гербицид в производственных и десятикратных концентрациях вносили на субстрат с последующей подсадкой ногохвосток, в других вариантах обрабатывали препаратом пищу, которую единожды использовали в качестве корма, или наносили гербицид на покровы взрослых особей с дальнейшим содержанием их на чистом субстрате и кормлением неотравленными пекарскими дрожжами. Все варианты опыта сравнивали с контрольными сериями. В качестве показателей популяционной динамики учитывали время появления первых яйцекладок, продолжительность эмбрионального периода, выживаемость яиц, изменения численности популяции через контрольные промежутки времени: через 1, 1,5, 2 и 3 месяца. Полученные результаты свидетельствуют о том, что применение стандартных и повышенных концентраций препарата имеет общую тенденцию сдерживания роста популяции *F. candida*. Во всех вариантах опыта отмечены задержка первых яйцекладок, нарушения в способах кладки, увеличение сроков развития яиц, снижение их выживаемости. Нарастание численности популяции при разных способах внесения 2,4-Д неодинаковое: спустя месяц в опытных модельных популяциях число особей осталось неизменным, тогда как в контроле произошло 16-кратное увеличение численности. При контакте ногохвосток с обработанным гербицидом субстратом рост популяции начался только через 50—55 дней, что на 33—38 дней позже, чем в контроле. Торможение роста численности отмечено после вылупления особей второй генерации в варианте с поступлением 2,4-Д через покровы. При кормлении коллембол отравленной пищей только спустя 2 месяца наблюдалось интенсивное нарастание численности популяции. Через три месяца ни одна из опытных популяций не достигла уровня контрольной, наименьшая численность коллембол отмечена в варианте с поступлением гербицида через покровы. Таким образом, в ходе эксперимента установлено, что рост численности популяции зависит от способов попадания гербицида в организм ногохвосток. Отклонения динамики численности от модельных контрольных популяций обусловлены нарушениями яйцепродукции, развития ювенильных особей, снижением выживаемости яиц.
Табл. 1. Илл. 3. Библ. 21.

УДК 551.586

Тенденции изменений параметров климата и продуктивности растительности на территории СССР за последние 40 лет. Колосов П. А., Минин А. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 31—40.

Обсуждается проблема изменений продуктивности растительного покрова в связи с колебаниями климата. Получена связь первичной надземной годичной продукции с испарением с водной поверхности по данным водноиспарительной сети СССР и литературным материалам по продуктивности. На основании достоверно наблюденных трендов испарения с 1951 по 1987 г. выявлены районы с предполагаемым падением, ростом и стабильным многолетним режимом годичной продукции растительности и построены соответствующие карты трендов продуктивности.

Илл. 5. Библ. 12.

УДК 631.4

Исследование почвенного раствора в целях экологического мониторинга. Малинина М. С., Мотузова Г. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 40—49.

Приведен опыт получения почвенных растворов методом вакуумной экстракции. Разобраны преимущества и недостатки различных методов получения почвенных растворов. Показана необходимость исследования почвенных растворов в целях экологического мониторинга, а также создания банка данных по химическому составу и свойствам почвенных растворов в связи с малым количеством информации о них.

Табл. 4. Библ. 6.

УДК 557.4./9—154.3

Пространственно-временна́я изменчивость дат наступления некоторых фенофаз у березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) на Русской равнине. *Минин А. А.* Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 49—57.

Обсуждаются статистические закономерности многолетних распределений дат наступления и сроков протекания фенофаз у березы бородавчатой и особенности пространственного распределения значений изменчивости за среднестатистический 20-летний период на Русской равнине. Наиболее вариабельно начало пожелтения листвы (среднее значение амплитуды равно 33,0 сут), а наиболее стабильно — начало облиственния (25,9 сут). В целом фенофазы у березы наиболее стабильно протекают в зоне между 50 и 60° с. ш., в которой распространены экосистемы южной тайги, подтаежных и широколиственных лесов. К северу и югу от этой зоны амплитуда изменчивости возрастает. Это обусловлено вероятностью затока в переходные периоды года на Русскую равнину арктических воздушных масс на севере и средиземноморских циклонов на юге и особенно юго-западе региона, а влияние их на центральные области равнины не столь существенно.

Илл. 6. Библ. 11.

631.416.9

Уровни и природа варьирования содержаний микроэлементов в почвах лесных биогеоценозов. *Мотузова Г. В.* Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 57—68.

Приведены уровни варьирования Cu, Zn, Mn, Cd, Pb, As в почвах Сихотэ-Алинского и Центрального лесного заповедников, а также сделан обзор литературных данных об уровнях варьирования в лесных биогеоценозах почвенных свойств, в том числе микроэлементного состава. В качестве источников пространственного варьирования рассматривается влияние почвообразующих пород, рельефа, растительности, биоты, площадей опробывания. Временно́е варьирование рассматривается как результат сезонной изменчивости температурного и водно-воздушного режима.

Табл. 4. Илл. 1. Библ. 18.

:577.49 : 595.713+632.954

Изменения биологии почвенных ногохвосток под влиянием гербицидов. Пономарева О. Н. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 68—78.

Изложены результаты исследования влияния гербицидов эптама, триаллата и базаграна, поступающих по пищевым цепям на почвообитающие виды ногохвосток в лабораторных условиях. Установлено, что однократные дозы препаратов вызывают гибель половозрелых животных, отодвигают сроки яйцекладок, снижают плодовитость коллембол. Только у вида *C. denticulata* эптам вызвал стимуляцию яйцепродукции, но жизнеспособность эмбрионов резко снижается. Последействие гербицидов сказалось не только на выживаемости эмбрионов, но и молодых особей 2-го и даже 3-го поколений. Самое жесткое действие на все стадии жизненного цикла оказал базагран.

Табл. 1. Илл. 2. Библ. 25.

:УДК 574.2.24+612.3.323

Мониторинг состояния антропоэкологического напряжения у коренного населения Крайнего Севера. Седов К. Р., Смирнова Е. В., Кулинский А. В., Полонская М. Г., Большакова Т. Д. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 78—87.

С помощью метода корреляционной адаптометрии измеряется уровень антропоэкологического напряжения трех коренных народностей Крайнего Севера — эвенков, эвенов и якутов. Исследуются показатели состояния желудочно-кишечного тракта как одной из систем, реагирующих на изменение традиционного образа жизни и типа питания. Делаются некоторые предположения о связи между социально-экономическими условиями проживания и уровнем антропоэкологического напряжения, а также о связи структуры патологии и процесса адаптации.

Табл. 4. Илл. 3. Библ. 11.

УДК 631.41

О варьировании некоторых показателей кислотно-основных свойств подзолистых почв в связи с задачами почвенно-химического мониторинга. Соколова Т. А., Дронова Т. Я., Коробова Н. Л. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 87—103.

На основании экспериментальных материалов авторов и анализа литературных данных установлено, что в верхних горизонтах подзолистых почв пространственное варьирование значений pH и содержания обменных катионов характеризуется следующими коэффициентами вариации 1—20 и 20—140 % соответственно. Основными факторами пространственного варьирования этих показателей являются пестрота растительного покрова, в ряде случаев связанная с изменчивостью условий дренажа, и ветровалами. Колебания pH в течение одного вегетационного сезона могут достигать двух единиц, для содержания обменных катионов они соизмеримы с пространственной изменчивостью.
Табл. 7. Илл. 1. Библ. 26.

УДК 543.53

Исследование миграции ртути и кадмия в системе атмосфера—растение—почва с использованием изотопно-трассерных экспериментов в многоотсековых экостатах. Фомин Б. Н., Николишин И. Я., Воронская Г. Н. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 103—118.

Представлены результаты экспериментальных исследований процессов миграции ртути и кадмия в наземных экосистемах. Рассмотрено поведение ионообменных форм ртути и кадмия в системе почва—растение и процессы внекорневого массообмена этих элементов между растением и атмосферой.
Табл. 4. Илл. 4. Библ. 6.

УДК 595.70+504.064.36

Структура энтомокомплексов ксилофагов заповедника «Кивач». Чемерис М. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 119—125.

Определен состав и проведен сравнительный анализ комплексов ксилофагов в основных типах хвойных лесов. Оценена относительная встречаемость 31 вида ксилофагов в различных типах леса и выделены доминантные и содоминантные виды. Впервые для «Кивача» отмечено 17 видов ксилофагов, из них 5 — для Карелии. Приведены рекомендации по лесоэнтомологическому мониторингу и наблюдению за санитарным состоянием лесонасаждений.

Табл. 2. Илл. 2. Библ. 6.

УДК 630.561.24

Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала. Шиятов С. Г., Мазепа В. С., Фриттс Г. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 125—134.

Целью исследования являлся статистический анализ влияния элементов климата на годичный радиальный прирост деревьев Полярного, Приполярного, Северного и Южного Урала. Оценена роль термического режима и фактора влажности на рост деревьев. Определены виды, пригодные для реконструкции элементов климата.

Табл. 1. Илл. 3. Библ. 8.

УДК 517.9.

Динамика размеров популяций в трофических цепях. Аджабян Н. А., Логофет Д. О. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 135—153.

Рассмотрены решения систем дифференциальных уравнений, моделирующих трофические цепи. Трофические цепи рассматриваются как структуры экосистем, в которых виды взаимодействуют по типу хищник—жертва, а перенос при преобразовании отмершей биомассы в ресурс не учитывается. Определены условия, при которых в цепи возникают колебания, не приводящие к разрушению цепи. Ограниченные колебания биомасс популяций, соответствующие почти периодическим решениям модели, и решения из области устойчивости равновесия трофической цепи определяют область ее стабилкьности. Стабильность трофической цепи исследуется методом оценки устойчивости по Лагранжу. Показана возможность сосуществования видов на трофических уровнях при изменениях параметров в больших пределах.
Илл. 4. Библ. 15.

УДК 577.4

Статистический анализ данных по глобальному индексу вегетации. Антоновский М. Я., Бухштабер В. М., Векслер Л. С., Малингро Ж. П. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992, т. 14, с. 153—172.

Посвящена исследованию информативности NDVI как обобщенной характеристики активности растительной биомассы. Основные задачи:

— найти признаки годовых реализаций кривых NDVI, для которых упорядочение по шкале значений этих признаков согласуется с качественной информацией об активности биомассы;

— выявить и оценить пространственно-временну́ю динамику кривых NDVI и связать ее со структурными изменениями в наблюдаемых экосистемах.

Табл. 1. Илл. 9. Библ. 9.

УДК 577.48

Математические модели многовидовых водорослевых комплексов. Багоцкий С. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 173—187.

Для анализа структуры и динамики многовидовых водорослевых комплексов использована модель гиперцикла, предложенная Эйгеном. Модель предполагает, что каждый вид, входящий в состав водорослевого комплекса, выделяет экзометаболит, стимулирующий размножение другого вида. Приводится несколько моделей, описывающих 2-, 3- и 5-видовые водорослевые комплексы в водоемах разной трофности. Проиллюстрированные различные механизмы упрощения многовидовых водорослевых комплексов при эвтрофировании водоемов: непропорциональное нарастание биомассы одного из видов, попеременное доминирование, вселение вида-индивидуалиста. Рассмотрены модели конкуренции водорослевых комплексов. Показано, что относительная конкурентоспособность водорослевого комплекса может зависеть от трофности водоема. При изменении внешних условий смена водорослевых комплексов может происходить с большим запаздыванием. Продемонстрирована возможность сосуществования двух водорослевых комплексов при лимитировании двумя биогенными элементами.

Табл. 12. Илл. 2. Библ. 17.

УДК 599.735.3 : 591.553.001.57

Математическая модель таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.). Бочкарев С. А., Гильманов Т. Г. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 188—205.

Построена матричная модель погодовой динамики разновозрастной разнополой эксплуатируемой популяции диких северных оленей, параметры которой идентифицированы по эмпирическим данным для Таймырской популяции за период 1959—1988 гг. с применением симплекс-метода Нельдера—Мида. В пределах точности исходных данных модель удовлетворительно воспроизводит как динамику общей численности, так и изменение возрастного состава популяции в условиях возрастающего промыслового давления. Для предпромыслового периода (до 1971 г.) составлена демографическая таблица, показывающая, что в естественных условиях Таймыра популяция растет со средней скоростью $r = 12\ \%$ в год и имеет среднее время генерации 6,1 года. Использование модели как инструмента изучения влияния промысловой нагрузки показывает, что при безвыборочной элиминации для сохранения численности на уровне 538 тыс. голов (1989 г.) промысловая нагрузка не должна превышать 67,3 тыс. голов за год; при составе добычи 20 % сеголеток, 30 % одно- и двухлеток, 25 % самцов и 25 % самок промысловая нагрузка, обеспечивающая неубывание популяции, может достигнуть 76 тыс. голов за год; наконец, при составе вектора элиминации 20, 30, 30 и 20 % общая численность не будет убывать после 1989 г. даже при промысле 80 тыс. голов за год, но при этом к 2000 г. существенно падает доля взрослых самцов.

Табл. 3. Илл. 11. Библ. 53.

УДК 57.026

Оценка параметров бинарного случайного поля встречаемости биологических объектов в пространстве. Зелтынь С. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992, т. 14, с. 205—220.

Сделана попытка корректно определить понятие встречаемости биологического вида для значительных по размеру полигонов с произвольно рассеянными по ним точками наблюдения. Вводится модель явления встречаемости вида и на основании опытных данных оцениваются параметры поля встречаемости. При этом учитывается расположение точек наблюдения в пространстве. На основании упомянутой модели решается вопрос о степени взаимной зависимости фактов встречаемости вида в различных точках наблюдения.

Изложены некоторые результаты численных экспериментов на ЭВМ в режиме моделирования поля встречаемости и в режиме использования опытных данных о встречаемости видов эпифитных лишайников.

Илл. 7. Библ. 7.

УДК 577.4

Теория конкуренции растений за свет и воду в gap-модели. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 220—231.

Развивается теория конкуренции за свет и воду в популяции k деревьев, независимо равномерно распределенных в некоторой области A (gap) плоскости XY. 1. Рассматриваются два способа представления крон деревьев — вертикальными и горизонтальными плоскими экранами произвольной формы. Экраны освещены точечным источником света и частично поглощают его. В обоих случаях рассчитывается среднее вертикальное поле света $I(h)$. 2. Рассматривается представление корневых систем деревьев плоскими фигурами произвольной формы, конкурирующими за некоторый равномерно распределенный на плоскости XY ресурс. Для случая равномощной конкуренции за ресурс (в области пересечения фигур ресурс делится между ними поровну) рассчитывается среднее количество ресурса, доступное единице поверхности A.

Обсуждается связь полученных результатов с традиционно используемыми в лесном моделировании способами описания конкуренции.

Илл. 1. Библ. 21.

УДК 504.06.201(35)

Моделирование стратегий охраны поверхностных вод в городе (очистка сточных вод). Перельмутер Ю. Н. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992, т. 14, с. 231—238.

Предлагается система моделей для выбора оптимальных водоохранных стратегий в городе с учетом нескольких критериев качества водного объекта; описан алгоритм оптимизации аддитивных по источникам загрязнения критериев. Система моделей реализована в виде программного продукта для ПЭВМ IBM PC/XT/AT.

Библ. 10.

УДК 504.75

Анализ взаимосвязи прироста деревьев и климатических факторов по данным дендроклиматохронологических наблюдений. Семенов С. М., Хачатуров М. А. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1992, т. 14, с. 238—250.

Исследованы некоторые аспекты связи климатических факторов и прироста сосны обыкновенной. На основе сопоставления дендрохронологических данных и карт климатической зональности выявлены некоторые климатические закономерности формирования прироста сосны на 24 пробных площадях, прилегающих к западной границе европейской части страны. По четырем выделенным группам точек проведен подробный анализ влияния метеорологических показателей на прирост.

Табл. 6. Библ. 7.