ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ
И МОНИТОРИНГУ
ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ ГЛОБАЛЬНОГО КЛИМАТА И ЭКОЛОГИИ

# ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА И МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ

## Том XVI

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ 1996

FEDERAL SERVICE OF
THE RUSSIAN FEDERATION
ON HYDROMETEOROLOGY AND
ENVIRONMENTAL MONITORING

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

INSTITUTE OF GLOBAL CLIMATE AND ECOLOGY

# PROBLEMS OF ECOLOGICAL MONITORING AND ECOSYSTEM MODELLING

## Volume XVI

ST PETERSBURG GIDROMETEOIZDAT 1996

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение влияния глобальных антропогенных факторов на экосистемы суши является одним из приоритетных направлений исследований на стыке экологии, географии и физики атмосферы. В настоящее время в качестве таких факторов химической и физической природы рассматриваются в основном:

— глобальные изменения содержания $SO_2$, $O_3$, $NO_x$ и $CO_2$ в нижней атмосфере вследствие антропогенной эмиссии этих веществ или их химических предшественников;

— изменения глобального климата вследствие антропогенной эмиссии парниковых газов;

— усиление приземного потока ультрафиолетовой радиации в области Б (УФ-Б), вызванное истончением стратосферного озонного слоя (УФ-Б-фильтра) вследствие антропогенной эмиссии газов, разрушающих озон.

К этой группе факторов близко примыкают антропогенные изменения содержания тяжелых металлов, пестицидов и радионуклидов в природных средах.

Важнейшими ответными реакциями экосистем суши на упомянутые выше глобальные воздействия являются:

— нарушения процессов роста и воспроизводства растений;

— изменения продукционно-деструкционного цикла;

— изменения потоков вещества и энергии в системе атмосфера—почва—растительность;

— сукцессионные изменения;

— сдвиг границ растительных зон;

— изменения биоразнообразия.

Каждая из этих реакций может быть вызвана любым из упомянутых воздействий, т. е. является принципиально интегральной и требующей комплексной оценки.

Последние исследования со всей определенностью выявили необходимость такого комплексного подхода. Изучая важнейшие экологические мишени глобальных факторов и механизмы формирования ответных реакций, анализируя эффекты количественно, следует также создавать полифакторные модели для выполнения интегральных оценок. Без этого проработка реалистичных глобальных сценариев будет весьма проблематичной.

Осознание исключительной важности идеи полифакторности ответной реакции экосистем на антропогенные воздействия требует также модернизации концепции мониторинга и развития новых методологических подходов. Необходимо сконцентрировать усилия на наблюдениях:

а) за экологически и экономически важными переменными состояния экосистем, такими, как показатели продуктивности, роста, воспроизводства и географического распределения растений;

б) за целевыми группами биоиндикаторов определенных типов воздействия.

Первый тип наблюдений позволит выделить неспецифические реакции экосистем на весь комплекс глобальных воздействий по экологически и экономически важным показателям. Второй тип наблюдений будет способствовать диагностике основных причин наступивших изменений, а также их раннему обнаружению.

Разумеется, высокая стоимость станций мониторинга и некоторых видов наблюдений препятствует организации «густых» сетей мониторинга. Интерполяция результатов наблюдений с «разреженных» сетей на пространственный континуум не обеспечивает высокой точности оценок. Это означает, что нужно уделять большее внимание развитию моделирования полей воздействий и откликов экосистем. В будущем, по-видимому, технология энвайронментальных оценок будет представлена следующей схемой: инвентаризация источников антропогенных воздействий — расчет пространственных полей воздействия — трансформация последних в поля откликов экосистем с помощью моделей «воздействие — отклик» — интегрирование полей откликов для построения обобщенных оценок.

Перечисленные выше и смежные проблемы обсуждались в ходе работы семинара «Мониторинг состояния биосферы и математические методы в экологии», который проходил в 1993—1994 гг. в Институте глобального климата и экологии. Настоящая книга подготовлена по материалам работы этого семинара и является продолжением одноименных публикаций 1978—1993 гг.

Публикация настоящего выпуска стала возможной благодаря финансовой поддержке Программы ООН по окружающей среде.

# ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ УФ-РАДИАЦИИ В ОБЛАСТИ Б НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СУШИ

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

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

Ультрафиолетовым излучением в зоне Б (сокращенно УФ-Б) называется часть солнечного излучения, соответствующая диапазону длины волны 280—320 нм. УФ-Б обладает сильным биологическим действием. Интенсивность УФ-Б радиации, достигающей земной поверхности, непосредственно зависит от содержания озона в атмосфере, так как озон поглощает УФ излучение. Особенно эффективно играет роль УФ-Б фильтра так называемый озонный слой — довольно узкая по высоте часть стратосферы, где концентрация озона весьма велика. Возрастание потока УФ-Б излучения может иметь антропогенный характер, поскольку существуют антропогенные факторы, уменьшающие содержание $O_3$ в атмосфере, в частности, разрушающие озонный слой. Потенциально это может иметь самые драматические последствия как для здоровья населения, так и для биологических объектов (ряд негативных эффектов выявлен при лабораторных исследованиях). Если медицинским аспектам этой проблемы в мире уделяется значительное внимание, то в отношении эффектов на растения, в частности, существующая база знаний все еще недостаточна. Целью данной работы является введение в проблему и выявление тех специфических трудностей фотобиологии, которые препятствуют получению достаточно определенной картины опасности возрастания УФ-Б для растительности.

## Поглощение УФ-Б в атмосфере и проблема озонного слоя

Ультрафиолетовое излучение условно делится на три диапазона: УФ-С (200—280 нм), УФ-Б (280—320 нм), УФ-А (320—400 нм). Диапазон 400—700 нм принадлежит фотосинтетически активной радиации (ФАР). Ультрафиолетовое излучение с длиной волны 200—400 нм называется биологически активным, так как на этот интервал приходится наибольшая биологическая реакция на единицу энергии излучения [3]. Солнечное излучение с длиной волны меньше 200 нм практически полностью поглощается молекулами $O_2$. Излучение с длиной волны 200—240 нм поглощается молекулами $O_2$ и $O_3$; УФ в диапазоне 240—320 нм эф-

фективно поглощается в основном за счет $O_3$, который имеет высокий коэффициент поглощения в области от 200 до 320 нм с максимумом на 255 нм [3, 17, 25].

В интервале от 200 до 400 нм величина коэффициента поглощения $O_3$ изменяется как систематически (снижается при увеличении длины волны), так и волнообразно (коэффициенты поглощения для соседних длин волн могут существенно отличаться). Например, при уменьшении содержания озона в стратосфере на 10 % интенсивность достигающего поверхности излучения с длиной волны 288 нм вырастет в 50 раз, с длиной волны 293 нм — в 6 раз, 302 нм — в 1,6 раза [1, 3].

Для количественной характеристики этого явления употребляется RAF — radiation amplification factor. RAF характеризует относительное изменение приземного потока солнечной радиации по длинам волн, соответствующее заданному изменению толщины $H$ озонного слоя:

$$I(\lambda) = \mathrm{RAF}(\Delta H, \lambda)\, i(\lambda),$$

где $\lambda$ — длина волны, $I(\lambda)$ и $i(\lambda)$ — возмущенный и невозмущенный потоки излучения с длиной волны $\lambda$ соответственно. Считается, что RAF мало зависит от высоты Солнца и облачности, поскольку отражает изменение потоков в относительных единицах.

Озон образуется в верхней стратосфере при фотодиссоциации молекулярного кислорода. Основное количество озона распределено на высотах 15—45 км, максимальная плотность приходится на высоты от 15 до 25 км [2]. Общее количество озона в столбе атмосферы единичного сечения удобно выражать в единицах Добсона (е. Д.) (1 е. Д. = 0,001 см озона при нормальном давлении и температуре). По мнению А. Д. Данилова и И. Л. Кароля [3], среднее (в течение года по всему земному шару) общее количество озона составляет 290 е. Д.; в зависимости от сезона и широты общее количество озона меняется в широких пределах — от 120 до 760 е. Д. Изменения носят регулярный характер. Наибольший сезонный контраст наблюдается в высоких широтах (70—80° с. ш.), представляющих полярную зону, где общее количество озона в марте составляет в среднем 450 е. Д., а в сентябре 280 е. Д. С уменьшением широты амплитуда сезонных вариаций уменьшается. Так, в области 40—43° с. ш. (среднеширотная зона) общее количество озона весной составляет 370 е. Д., а осенью 280 е. Д. На широтах, меньших 30° (тропическая зона), сезонные изменения практически отсутствуют, а изменения от месяца к месяцу не превышают 20 е. Д. Картина распределения и изменения общего количества озона в южном полушарии практически симметрична, но амплитуда сезонных изменений меньше, чем в северном полушарии. (Например, в области 40—50° ю. ш. общее количество озона изменяется от 300 до 370 е. Д.).

На озонный слой влияют поступающие из тропосферы «малые» газы (метан, озон, закись азота, галогеноуглеводороды (фреоны) и пр.), имеющие, кроме стратосферного озона, как естественное

(извержение вулканов), так и антропогенное происхождение [5]. Ключевыми катализаторами деструкции озона на свету являются окислы азота, водорода, хлор и бромсодержащие соединения. Реакции с последними соединениями могут происходить и в темноте [17].

Основными антропогенными процессами, приводящими к эмиссии веществ, разрушающих озонный слой, являются: работа холодильных и аэрозольных установок (фреоны), разложение минеральных удобрений (закись азота), полеты высотных самолетов (выбросы окислов азота и паров воды), ядерные взрывы (окислы азота). Наблюдается проникновение в стратосферу некоторых соединений хлора антропогенного происхождения ($CH_3CO_3$, $CCl_4$, $CH_3Cl$) [2]. В связи с этим представляется важной оценка глобального уровня и изменения малых газовых составляющих атмосферы, влияющих на содержание озона. Некоторые оценки их уровней и трендов приведены в табл. 1 (по [1]).

К сожалению, общепризнанной модели расчета изменения содержания озона в связи с увеличением содержания упомянутых малых газов до сих пор не существует.

Проведенные в 1987 г. модельные расчеты указывают на 1 %-ное снижение количества стратосферного озона за счет уже имеющихся в атмосфере фреонов [2]. Однако в настоящее время возможности мониторинга содержания озона недостаточны для уверенного выделения трендов его концентрации в стратосфере. По мнению С. Соломона [30], возможно 5 %-ное уменьшение озонового слоя к середине XXI в. В обзоре [25] снижение озонового слоя над Северной Америкой оценивается в 1—3 %. В монографии [2] делается вывод о том, что с 1970 г. общее изменение содержания озона, которое можно отнести на счет антропогенных воздействий, составляет не более 2 %. Это значение лежит ниже предела уверенного обнаружения.

*Таблица 1*

**Среднее содержание и скорость изменения некоторых атмосферных составляющих (северное полушарие), по [1]**

| Газ | Период измерения | Содержание в 1990 г. (млрд$^{-1}$) | Тренд (%/год) |
|---|---|---|---|
| $N_2O$ (тропосфера) | 1980—1987 | 308 | 0,25 |
| NO, $NO_2$ (тропосфера) | 1975—1986 | 0,1—1 | 1(?) |
| NO, $NO_2$ (стратосфера) | 1975—1986 | 1—10 | 0(?) |
| $CCl_2F_2$ (тропосфера) | 1979—1988 | 0,43 | 3,6 |
| $CFCl_3$ (тропосфера) | 1979—1988 | 0,25 | 3,8 |
| $CCl_4$ (тропосфера) | 1979—1988 | 0,13 | 1,4 |
| $CH_3Cl$ (тропосфера) | 1979—1988 | 0,60 | 1,4 |
| $CH_3CCl_3$ (тропосфера) | 1979—1988 | 0,15 | 4,5 |
| $CHClF_2$ (тропосфера) | 1985—1987 | 0,10 | 7.1 |
| $CCl_2FCClF_2$ (тропосфера) | 1984—1987 | 0,03—0,04 | 11,3 |
| $CBrF_2$ (тропосфера) | 1985—1987 | 0,002 | 15 |
| $CBrClF_2$ (тропосфера) | 1985—1987 | 0,002 | 12 |

Оценки содержания и трендов основных катализаторов деструкции озона, приведенные в обзоре R. Cicerone [17] и в монографии И. Л. Кароля [5], несколько отличаются от значений, приведенных в табл. 1.

## Мишени действия УФ-Б в фотосинтезирующей клетке и методы количественной оценки эффектов

Действие УФ-Б на конкретную мишень (tar) в растительной клетке сильно зависит от длины волны. Эффекты монохроматиче-

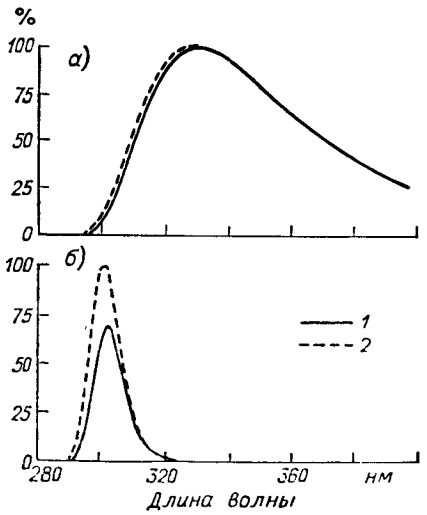



Рис. 1. BAF для фотоингибирования изолированных хлоропластов (*а*) и для ДНК (*б*), по [12].

*1* — для нормальной толщины озонного слоя, *2* — для сценария 16 %-ного уменьшения толщины озонного слоя.

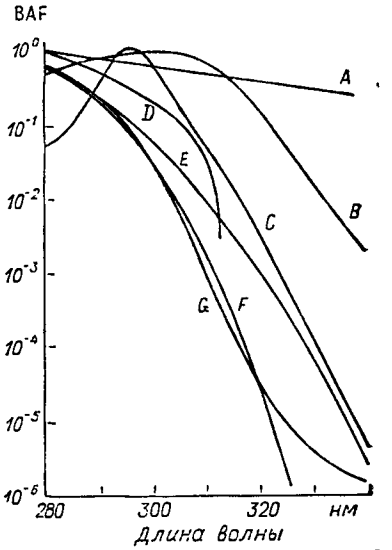



Рис. 2. Количественные характеристики action spectra (*BAF*), по [29].

*A* — для фотоингибирования изолированных хлоропластов, *B* — для измерителя Робертсона—Бергера, *C* — для эритемы человека, *D* и *E* — для общего повреждения растения, *F* — общий биологический ущерб, *G* — для ДНК.

ского излучения единичной интенсивности, выраженные количественно в одинаковых единицах измерения для различных длин волн, составляют так называемый спектр действия (action spectrum). Он позволяет оценить избирательное по длине волны усиление или же ослабление эффекта излучения одинаковой интенсивности. В связи с этим употребляется также термин BAF — biological amplification factor. BAF (tar, λ) зависит от типа мишени (tar) и от длины волны λ. На рис. 1 и 2 (из работ [12, 29]) даны примеры таких зависимостей. Суммарный эффект $E$ (tar) потока излучения $J = \int I(\lambda)\, d\lambda$ можно оценить следующим образом:

$$E\,(\text{tar}) = \int \text{BAF}\,(\text{tar},\, \lambda)\, I\,(\lambda)\, d\lambda,$$

где $I(\lambda)$ — составляющая потока излучения, соответствующая длине волны $\lambda$.

Мишени УФ-Б в фотосинтезирующей клетке многообразны. УФ-Б вызывает деструкцию нуклеиновых кислот, фитогормонов, некоторых мембранных белков, абсцизовой кислоты, может влиять на фотосинтез, рост и морфогенез высших растений. Нуклеиновые кислоты имеют пик абсорбции в области УФ-С (254 нм) за счет пиримидиновых оснований, образующих под влиянием УФ пиримидиновые димеры. Действие УФ-Б тоже приводит к образованию димеров, но менее эффективно. Рибонуклеиновые кислоты (РНК) и белки менее чувствительны к УФ-Б, чем дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК). Перечисленные хромофоры (соединения, абсорбирующие УФ-Б радиацию) играют ключевую роль в структуре и функции растительных клеток. УФ-индуцированные изменения их состояния могут повлечь за собой серьезные последствия. Однако механизм прямого влияния УФ-Б на фотореакции у высших растений еще недостаточно изучен [12, 16]. Показано также, что УФ-Б радиация затрагивает физиологические и биохимические механизмы функционирования фотосистемы 2 (ФС-2), темнового дыхания, устьичной проводимости, а также может повлечь за собой изменения состава растительных тканей.

Все упомянутые выше мишени УФ-Б, как и относительная биологическая эффективность (action spectrum) различных участков диапазона 280—320 нм, выявлены в экспериментах, выполненных *in vitro* на биохимическом и клеточном уровнях.

До сих пор неясно, что является наиболее важной мишенью действия УФ-Б у интактных растений. Известно, что ФС-2 и относящаяся к ней цепь транспорта электронов очень чувствительны к действию УФ-Б, однако action spectrum для ФС-2, определенный *in vitro*, существенно отличается от спектра, приводящего к ингибированию на интактном уровне [18].

То же можно сказать и о ДНК высших растений, которая защищена от воздействия УФ намного лучше, чем ДНК бактерий или водорослей. Например, летальная доза ДНК-инактивирующей радиации (254 нм) для самых чувствительных высших растений в 4 раза больше, чем для толерантных видов водорослей [12]. Кроме того, до сих пор неизвестно, является ли УФ-повреждение ДНК у интактных растений фактором, существенно влияющим на их рост и развитие.

Показано также, что под действием УФ-Б происходит увеличение уровня свободных радикалов в клетке, обсуждается их роль в повреждении мембран, однако по существу их значение в УФ-Б поражении растений пока не оценено [18].

## Влияние УФ-Б на морфологию, физиологию и рост растений

Наиболее характерными морфологическими и физиологическими изменениями, происходящими под влиянием повышения уровня УФ-Б радиации у чувствительных к ней растений, являются

уменьшение площади листовой поверхности и размера междоузлий, нарушение апикального роста, что связано с изменениями скорости деления и/или элонгации клеток [42]. У ряда видов УФ-Б индуцированные морфологические изменения не приводят к снижению продуктивности [8, 9, 34]. Наиболее чувствительной стадией развития является конец вегетативной фазы и репродуктивная фаза [42]. Изменения в распределении биомассы обычно происходят в пользу усиления вегетативного роста и ослабления репродуктивного роста, что соответствующим образом отражается на урожае.

Показано отрицательное влияние УФ на процесс прорастания пыльцы [20, 21, 23, 33, 41, 42], качество семян [27]. Известно, что пыльца, находящаяся в пыльнике, хорошо защищена от влияния УФ-Б (стенки пыльника задерживают до 98 % потока УФ-Б). Кроме того, в самой пыльце содержатся УФ-абсорбирующие компоненты [42]. Поэтому отрицательное влияние УФ-Б и сказывается только в период прорастания пыльцы. К сожалению, это явление изучено только *in vitro*.

Подавляющее большинство исследований влияния УФ-Б радиации на высшие растения проведено в лабораторных условиях на экономически важных видах сельскохозяйственных растений. Большая часть исследованных видов и культур чувствительна к повышенному уровню УФ-Б радиации. Наиболее чувствительны представители семейств бобовых, тыквенных и крестоцветных [34, 42]. Чувствительность к повышенной УФ-Б радиации продемонстрирована и на дикорастущих видах. В целом *С*3-растения более чувствительны к действию УФ, чем *С*4-растения [9]. По мнению А. Терамуры, эта чувствительность ассоциируется со значительным снижением активности реакции Хилла [33].

Из исследованных видов хвойных деревьев (около 15) наибольшая чувствительность к УФ-Б показана для сосны ладанной (*Pinus taeda*), сосны смолистой (*P. resinosa*) и сосны скрученной широкохвойной (*P. contorta*) [31]. Ниже (табл. 2) приведены данные по чувствительности исследованных в этой работе деревьев.

Большинство исследователей отмечает широкий спектр внутривидовой чувствительности к повышению УФ-Б радиации. Лабораторные исследования, проведенные на 16 сортах риса (из 7 различных географических регионов), подтверждают это положение. У одной трети исследованных сортов под влиянием УФ-Б происходило статистически значимое снижение прироста биомассы, у одного сорта — статистически значимое повышение [38]. Обобщение результатов лабораторных исследований, проведенных несколькими исследовательскими группами на 50 сортах сои, показало, что две трети из них чувствительны к УФ-Б [35]. Значительная внутривидовая вариация чувствительности к усилению потока УФ радиации продемонстрирована на двух сортах сои (измерялся урожай растений) на протяжении 6-летних полевых экспериментов. Авторы полагают также, что степень выраженности эффекта

*Таблица 2*

**Чувствительность хвойных деревьев к повышенному уровню УФ-Б радиации, по [31]**
**(по изменениям в аккумуляции биомассы и в высоте)**

| Реакция | | |
|---|---|---|
| отрицательная* | нейтральная** | положительная*** |
| *Abies procera* | *Picea glauca* | *Abies concolor* |
| *Pinus contorta* | *Pinus edulus* | *Abies fraseri* |
| *Pinus elliottii* | *Pinus nigra* | *Picea engelmannii* |
| *Pinus ponderosa* | *Pinus strobus* | |
| *Pinus resinosa* | *Pseudotsuga menziesii* | |
| *Pinus sylvestris* | | |
| *Pinus taeda* | | |

* Снижение превышает 5 % контроля.
** Изменения не превышают 5 % контроля.
*** Повышение превышает 5 % контроля.

от действия УФ-Б в значительной степени зависит от микроклиматических факторов [35, 36].

В обзоре С. Крупа [25] представлены обширные сводные таблицы относительной чувствительности сельскохозяйственных культур, дикорастущих полевых видов и деревьев по результатам исследований, в которых показателем эффекта служила аккумуляция биомассы. При рассмотрении этих таблиц также становится совершенно ясно, что один и тот же вид в разных исследованиях дает разную реакцию на повышение уровня УФ-Б. Это можно объяснить как внутривидовыми колебаниями чувствительности, так и методическими особенностями эксперимента: использованием различных источников УФ-Б, способом постановки эксперимента (в полевых условиях отрицательный эффект действия УФ-Б чаще всего снижается), различной длительностью опытов и изменчивостью прочих составляющих среды в полевых условиях.

Вообще говоря, следует отметить, что большая часть исследований влияния УФ-Б радиации на растения проведена в лабораторных условиях. Полученные результаты зачастую несопоставимы друг с другом, так как реакция растений в сильной степени зависит от типа используемых камер, ламп, фильтров [15, 25], от интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР); ФАР стимулирует фоторепаративные процессы, снижающие степень аккумуляции повреждений растительных тканей. Воздействие УФ-Б без одновременного освещения ФАР различной интенсивности (например, опыты проведены в камерах закрытого типа) чаще приводит к более выраженному негативному эффекту, чем воздействие УФ-Б в полевых условиях (на фоне естественного освещения). Кроме того, некоторые лабораторные источники УФ-Б имеют спектральные характеристики, вызывающие резко

негативную реакцию растений даже при реалистичных значениях ФАР, а особенно в условиях отсутствия или недостаточной интенсивности ФАР. Использование ксеноновых ламп с соответствующими светофильтрами в некоторой степени восполняет этот недостаток (воспроизводится УФ-Б, УФ-А и видимый спектр). Однако излучаемый этими лампами спектр в видимой области отличается от естественного. Таким образом, повышение ФАР снижает негативное действие УФ-Б и на фоне естественного уровня ФАР многие перечисленные выше отрицательные последствия влияния УФ-Б не выявляются [4, 12, 16, 19, 25, 29, 44].

В ряде исследований показано, что при неблагоприятных (стрессовых) внешних условиях (дефицит влаги, минеральных веществ) происходит снижение чувствительности растений к действию УФ-Б и нивелировка отрицательного влияния УФ-Б радиации [26, 32, 40, 42].

Результатом упомянутых различий в постановке экспериментов является плохая воспроизводимость полученных в лабораторных условиях данных, отсутствие ясного эффекта действия УФ-Б. Например, частичное ингибирование фотосинтеза, происходящее за счет действия УФ-Б на реакционные центры ФС-2, в лабораторных условиях показано для многих видов. В коротких экспериментах показано даже, что естественный уровень УФ-Б в умеренных широтах может снижать интенсивность фотосинтеза и рост гипокотилей. Однако сообщения такого рода очень редки в отношении полевых экспериментов, проводимых в течение всего вегетационного сезона [1, 25, 39].

Выявившиеся к настоящему времени приоритеты исследователей-экспериментаторов можно обнаружить в работе [25]. В этом обзоре приведена обширная таблица, в которой перечислены исследования, касающиеся влияния УФ-Б на фотосинтез (58 ссылок), на темновое дыхание (5 ссылок), на устьичную проводимость (22 ссылки), на площадь листьев (53 ссылки) и специфический вес листьев (10 ссылок), на появление симптомов видимого повреждения листьев (33 ссылки), на пыльцу и способность к репродукции (9 ссылок), на рост проростков (49 ссылок), на продуктивность и распределение ассимилятов (57 ссылок), на урожай, включая его качество (18 ссылок). Изучались также взаимодействия УФ — видимый свет (фоторепарация) — 37 ссылок, УФ — водный стресс (15 ссылок), УФ — минеральное питание — (10 ссылок). Восемьдесят работ посвящены сравнению чувствительности различных видов и сортов растений. При этом очень мало работ, посвященных исследованию совместного действия УФ-Б и загрязняющих атмосферу веществ, действию УФ-Б на фоне болезней растений, повышенной температуры. Мало известно о реакции естественных сообществ дикорастущих видов на повышение уровня УФ-Б радиации.

Исследования, посвященные совместному действию повышенных концентраций $CO_2$ и УФ-Б, показывают видоспецифичность реакции. Так, у риса, горошка, томата и у астр индуцируемое

$CO_2$ увеличение интенсивности фотосинтеза и продуктивности нивелируется при одновременном действии повышенной УФ-Б радиации, а у пшеницы и сои — нет [28, 37]. В исследовании [44], выполненном на двух сортах риса, показано, что при действии УФ, интенсивность которого соответствует 25 %-ному снижению озона в стратосфере, у одного сорта (IR-36) происходит полная нивелировка действия $CO_2$ на биомассу и урожай, а у другого (Fujiyama-5) — частичная. В той же работе показано, что под влиянием 660 млн$^{-1}$ $CO_2$ у чувствительного к УФ-Б сорта (IR-36) происходит усиленный синтез УФ-абсорбирующих компонентов — флавоноидов, а повышение уровня УФ не влияет на этот процесс. У Fujiyama-5 показано и $CO_2$ и УФ-Б индуцируемое повышение синтеза флавоноидов, причем совместное действие этих факторов дает синергидный эффект.

## Механизмы защиты растений и их адаптация к УФ-Б

В фотосинтезирующие ткани листьев проникает небольшая часть потока УФ-Б радиации, достигающего их поверхности. В среднем поверхность листьев отражает около 5 % приходящей УФ-Б радиации (степень отражения прямо зависит от оптических свойств листовой поверхности и является видоспецифическим признаком). Около 90 % потока УФ-Б радиации абсорбируется клетками эпидермиса и не проникает в мезофилл. Листья, покрытые пушком или кутикулярными восками, отражают до 40 % потока УФ-Б радиации, хвоя сосны — до 70 %. Действие УФ-Б приводит к изменениям в биосинтезе восков и в их структуре. При этом меняется и степень отражения и рассеивания света [4, 42].

Основную часть УФ-абсорбирующих компонентов эпидермиса составляют флавоноиды — водорастворимые пигменты, основной структурной единицей которых является скелет флавона. К ним относятся антоцианы, флавоны, флавонолы и т. д. Флавоноиды локализованы в основном в вакуолях верхнего эпидермального слоя клеток. Растительные клетки в норме содержат некоторое количество флавоноидов независимо от интенсивности УФ-Б воздействия. Однако экспериментально показано, что УФ-специфическая индукция синтеза флавоноидов может играть важную роль при повышении УФ-Б радиации [12, 14, 22, 27, 34, 42, 43]. В полевых экспериментах, проведенных на *Vicia faba*, продемонстрировано УФ-индуцированное увеличение содержания флавоноидов в листьях на 12 % [22].

Авторы исследования [6] считают, что значительная аккумуляция УФ-абсорбирующих пигментов при повышенном уровне УФ-Б радиации на фоне естественного солнечного освещения характерна только для видов, растущих в высоких широтах. Хотя известно, что высокогорные растения более устойчивы к влиянию УФ-Б радиации, защита от УФ-Б поражения у большей части экваториальных альпийских видов не связана с аккумуляцией пигментов [6, 13]. Показано, что флора низких широт содержит не более

20 % чувствительных к УФ видов, тогда как флора средних широт — более 50 % [15].

При увеличении уровня УФ, кроме усиления синтеза флавоноидов и других специфических пигментов в верхних эпидермальных клетках листьев, могут интенсифицироваться и световые и темновые репаративные процессы. Однако физиологические и генетические основы различной чувствительности растений к повышению УФ-Б радиации пока не выявлены [10]. У многих видов под действием дополнительного УФ-Б излучения происходит адаптивное увеличение плотности листьев (их утолщение) [4].

Под влиянием УФ-Б в естественных растительных сообществах могут быть нарушены сложившиеся конкурентные отношения. Это происходит не только в случае снижения продуктивности одного из видов, но и при различной выраженности морфологических изменений [7, 11, 24]. Серия полевых экспериментов, проведенная на пшенице и диком овсе, показала, что УФ-зависимый сдвиг конкурентного статуса в пользу пшеницы происходил только в течение тех лет, когда выпадало достаточное количество осадков [7]. Эти результаты вполне согласуются с выводом о нивелировке отрицательного действия УФ-Б в неблагоприятных условиях.

При экстраполяции данных, полученных на монокультурах, необходимо учитывать, что при парном культивировании количественная оценка эффекта УФ-Б может сильно меняться за счет подвижности конкурентных отношений [24].

## Заключение

Ультрафиолетовое (УФ) излучение обладает сильным биологическим действием. Ультрафиолетовое излучение Солнца с длиной волны меньше 280 нм надежно экранируется атмосферным кислородом. Его исходное содержание настолько велико, что возможные вариации не могут этому воспрепятствовать. Ультрафиолетовое излучение с длиной волны больше 320 нм практически не оказывает негативных эффектов на растения. Ультрафиолетовое излучение в диапазоне 280—320 нм (УФ-Б) поглощается в основном за счет атмосферного озонного слоя, который весьма подвержен антропогенному влиянию. Антропогенная эмиссия ряда газов (прежде всего фреонов) потенциально может привести к заметной редукции озонного слоя. Следствием этого явится усиление потока УФ-Б, достигающего поверхности Земли. В ответ на определенное уменьшение толщины озонного слоя $\Delta H$ это усиление будет неодинаковым для составляющих УФ-Б излучения с разной длиной волны $\lambda$. Коэффициент усиления RAF ($\Delta H$, $\lambda$) — radiation amplification factor — существенно зависит от $\lambda$. Это является источником потенциальной опасности для растений, поскольку многие ультраструктурные элементы растительной клетки имеют высокие коэффициенты абсорбции излучения в диапазоне УФ-Б. Для расчета RAF уже существует ряд эффективных моделей.

Основными ультраструктурными мишенями УФ-Б являются ДНК, РНК, белки, фитогормоны. Излучение одинаковой интенсивности, но разной длины волны приводит к неодинаковым эффектам на заданную мишень. Таким образом, наблюдается спектр откликов (action spectrum). Если для данной мишени tar принять эффект, соответствующий какой-либо длине волны, за единичный, то коэффициент его усиления (или ослабления) для других длин волн называется BAF (tar, $\lambda$) — biological amplification factor. Суммарный эффект $E$ (tar) уменьшения толщины озонного слоя $H$ удобно выражается через RAF и BAF:

$$E\,(\mathrm{tar}) = \int \mathrm{BAF}\,(\mathrm{tar},\,\lambda)\,\mathrm{RAF}\,(\Delta H,\,\lambda)\,i\,(\lambda)\,d\lambda,$$

где $i(\lambda)$ — невозмущенный поток УФ-Б на длине волны $\lambda$.

УФ-Б оказывает влияние на фотосинтез, затрагивает биохимические и физиологические механизмы функционирования фотосистемы-2. Продемонстрированы также эффекты действия УФ-Б на темновое дыхание, на устьичную проводимость, на биосинтез восков, на состав растительных тканей. Влияние УФ-Б на рост и морфогенез высших растений сказывается прежде всего в уменьшении листовой поверхности и размера междоузлий, в нарушении апикального роста. Наблюдается также усиление вегетативного роста за счет репродуктивного.

Основными механизмами защиты растения от УФ-Б являются отражение потока УФ-Б листовой поверхностью и абсорбция клетками эпидермиса, в которой основную роль играют водорастворимые пигменты — флавоноиды.

Эффекты УФ-Б на высшие растения весьма неоднозначны. Наблюдается их существенная межвидовая и внутривидовая изменчивость, сильная зависимость от прочих факторов среды, от условий опыта и особенностей используемого оборудования. Поэтому результаты, полученные в закрытых камерах, практически не подлежат экстраполяции на естественные условия произрастания. По наблюдениям многих исследователей выраженность эффекта УФ-Б в полевых условиях ниже, чем в лабораторных.

Особенно осторожно следует относиться к опытам с монохроматическими источниками. Их использование исключает светозависимые репаративные процессы, которые в естественных условиях играют большую роль в ослаблении негативных последствий абсорбции УФ-Б излучения. Это порождает серьезные сомнения в применимости традиционной методологии оценки эффектов для УФ-Б по схеме монохроматические эксперименты — суммирование эффектов. Эксперименты такого рода стоят весьма дорого и вряд ли являются эффективными.

Последнее ставит под сомнение наметившийся сейчас в мире подход к мониторингу потока УФ-Б, основанный на использовании спектрофотометров (взамен прибора Робертсона—Бергера, который дает слишком интегральную информацию). Эти очень дорогие приборы позволяют выделять составляющие УФ потока, со-

ответствующие весьма узким субдиапазонам, т. е. практически разлагать УФ-Б поток на монохроматические составляющие. Однако, как уже было сказано выше, проблема суммирования эффектов этих составляющих наталкивается на принципиальные трудности. Все это означает, что для оценки и мониторинга УФ потоков нужна новая, нетрадиционная методология.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Александров Э. Л., Израэль Ю. А., Кароль И. Л., Хргиан А. Х. Озонный щит Земли и его изменения. — СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. — 288 с.

2. Борзенкова И. И. и др. Антропогенные изменения климата. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — 406 с.

3. Данилов А. Д., Кароль И. Л. Атмосферный озон — сенсации и реальность. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1991. — 119 с.

4. Калевич А. Е. Экологические аспекты действия ультрафиолетового излучения на растения. — Пушино, 1991. — 23 с.

5. Кароль И. Л. Введение в динамику климата Земли. — Ленинград, Гидрометеоиздат, 1988. — 215 с.

6. Barnes P. W., Flint S. D., Caldwell M. M. Photosynthesis damage and protective piments in plants from a latitudinal arctic / alpine gradient exposed to supplemental UV-B radiation in the field. — Arctic and Alpine Res., 1987, vol. 19, N 1, p. 21—27.

7. Barnes P. W. et al. Competition, morphology and canopy structure in wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) exposed to enhanced ultraviolet-B radiation. — Funct. Ecology, 1988, vol. 2, p. 319—330.

8. Barnes P. W., Flint S. D., Caldwell M. M. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. — Amer. J. Bot., 1990, vol. 77, p. 1354—1360.

9. Basiouny F. M. Sensitivity of corn, oats, peanuts, rice, rye, sorghum, soybean and tobacco to UV-B radiation under growth chamber conditions. — J. Agron. Crop. Sci., 1986, vol. 157, N 1, p. 31—35.

10. Beggs C. J., Schnewider-Ziebert U., Wellmann E. UV-B radiation and adaptive mechanisms in plants. — In: Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Springer-Verlag, Berlin, 1986, p. 235—250.

11. Beyschlag W. et al. Enhanced UV-B irradiation has no effect on photosynthetic characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) under greenhouse and field condition. — Photosynth., 1988, vol. 22, p. 516—525.

12. Caldwell M. M. Plant response to solar ultraviolet radiation. — In: Encyclopedia of Plant Physiology, New Ser., vol. 12A, 1981, p. 170—197.

13. Caldwell M. M. et al. Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic-alpine life zone. — Arctic and Alpine Res., 1982, vol. 14, p. 195—202.

14. Caldwell M. M., Robberecht R., Flint S. D. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. — Phys. Plant., 1983, vol. 58, N 3, p. 445—450.

15. Caldwell M. M. et al. Action spectra and their key role in assessing biological consequences of solar UV-B radiation change. — In: Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Springer-Verlag, Berlin — Heidelberg, 1986, p. 87—111.

16. Caldwell M. M., Teramura A. H., Tevini M. The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants. — Trends in Ecology and Evolution, 1989, vol. 4, N 12, p. 363—367.

17. Cicerone R. J. Changes in stratospheric ozone. — Science, 1987, vol. 237, N 4810, p. 35—42.

18. Effects of increased ultraviolet radiation on biological systems. — Proceedings of a workshop arranged by the SCOPE, IUPAB, UNEP, ECC, 1992. — 40 p.
19. Effects of increased ultraviolet radiation on global ecosystems. — Proceedings of a workshop arranged by the SCOPE, CEC, UNEP, US EPA, 1992. — 47 p.
20. Feder W. A., Shrier R. Combination of U. V.-B and ozone reduces pollen tube growth more than either stress alone. — Env. Exp. Bot., 1990, vol. 30, N 4, p. 451—454.
21. Flint S. D., Caldwell M. M. Partial inhibition of in vitro pollen germination by simulated solar ultraviolet-B radiation. — Ecology, 1984, vol. 65, p. 792—795.
22. Flint S. D., Jordan P. W., Caldwell M. M. Plant protective response to enhanced UV-B radiation under field conditions: leaf optical properties and photosynthesis. — Photochem. Photobiol., 1985, vol. 41, p. 95—99.
23. Flint S. D., Caldwell M. M. Comparative sensitivity of binucleate and trinucleate pollen to ultraviolet radiation: a theoretical perspective. In: Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Springer-Verlag, Berlin — Heidelberg, 1986, p. 211—222.
24. Gold W. G., Caldwell M. M. The effects of ultraviolet-B radiation on plant competition in terrestrial ecosystems. — Phys. Plant., 1983, vol. 58, N 3, p. 435—444.
25. Krupa S. V., Kickert R. N. The greenhouse effect: impacts of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide ($CO_2$), and ozone ($O_3$) on vegetation. — Env. Poll., 1989, vol. 61, p. 263—293.
26. Murali N. S., Teramura A. H. Effectiveness of UV-B radiation on the growth and physiology of field-grown soybean modified by water stress. — Photochem. Photobiol., 1986, vol. 44, p. 215—220.
27. Robberecht R., Caldwell M. M. Leaf UV optical properties of *Rumex patientia* L. and *Rumex obtusifolius* L. in regard to a protective mechanism against solar UV-B radiation injury. — In: Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Springer-Verlag, Berlin — Heidelberg, 1986, p. 251—259.
28. Rosema J., Lenssen G. M., van de Staaij J. W. M. The combined effect of increased atmospheric $CO_2$ and UV-B radiation on some agricultural and salt marsh species. — In: The greenhouse effect and primary productivity in European ecosystems, eds: Goudriann J., H. van Keulen, H. H. van Laar. Wageningen Press, Amsterdam, 1990, p. 68—71.
29. Rundel R. D. Action spectra and estimation of biological effective UV radiation. — Physiol. Plant., 1983, vol. 58, N 3, p. 360—366.
30. Solomon S. Progress towards a quantitative understanding of Antarctic ozone depletion. — Nature, 1990, vol. 347, N 6291, p. 347—3547.
31. Sullivan J. H., Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B irradiation on seedling growth in the pinaceae. — Amer. J. Bot., 1988, vol. 75, p. 225—230.
32. Sullivan J. H., Teramura A. H. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. — Plant. Phys., 1990, vol. 92, N 1, p. 141—146.
33. Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B irradiances on soybean. — Plant. Phys., 1983, vol. 65, p. 483—488.
34. Teramura A. H. Implications of stratospheric ozone depletion upon plant production. — Hort. Sci., 1990, vol. 25, N 12, p. 1557—1560.
35. Teramura A. H., Sullivan J. H., Lydon J. Effects of UV-radiation on soybean yield and seed quality: a 6-years field study. — Phys. Plant., 1990, vol. 80, N 1, p. 5—11.
36. Teramura A. H., Sullivan J. H. Potential impacts of increased solar UV-B on global plant productivity. — In: Photobiology, Plenum Press, 1991, p. 625—634.
37. Teramura A. H., Sullivan J. H., Ziska L. H. Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and $CO_2$ on productivity and photosynthetic cha-

racteristics in wheat, rice and soybean. — Plant Phys., 1990, vol. 94, N 2, p. 470—475.
38. Teramura A. H., Ziska L. H., Sztein A. E. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. — Physiol. Plant., 1991, vol. 83, N 3, p. 373—380.
39. Tevini M., Iwanzik W. Inhibition of photosynthetic activity by UV-B radiation in radish seedlings. — Phys. Plant., 1983, vol. 58, N 3, p. 395—400.
40. Tevini M., Iwanzik W., Teramura A. H. Effects of UV-B radiation on plant during mild water stress. II. Effects on growth, protein and flavonoid content.— Z. Pflanzenphys., 1983, Bd 110, S. 459—467.
41. Tevini M., Thoma U., Iwanzik W. Effects of enhanced UV-B radiation on germination, seeding growth, leaf anatomy and pigments of some crop plants. — Z. Pflanzenphys., 1983, Bd 109, S. 435—448.
42. Tevini M., Teramura A. H. UV-effects on terrestrial plants. — Photochem. Photobiol., 1989, vol. 50, p. 479—487.
43. Tevini M., Braun J., Fieser G. The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against UV-B radiation. — Photochem. Photobiol., 1991, vol. 53, p. 329—334.
44. Ziska L. H., Teramura A. H. $CO_2$ enhancement of growth and photosynthesis in rice (*Oryza sativa*). Modification by increased ultraviolet-B radiation. — Plant Phys., 1992, vol. 99, p. 473—481.

## ULTRAVIOLET-B EFFECTS ON TERRESTRIAL PLANTS

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

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

One of the most important issues of environmental science is anthropogenic change of ground-level ultraviolet-B flux due to stratospheric ozone depletion and it's ecological consequences. Radiation amplification factor (RAF) is strongly variable within the range 280—320 nm. Biological response to a given flux within this range is also variable and comprises wide action spectrum. It can be characterized quantitatively through biological amplification factor (BAF). BAF depends significantly on plant species, particular intracellular target (DNA, photosynthesis, etc.) and other environmental conditions. Direct extrapolation of the results of laboratory „dose — response" experiments to the field conditions is incorrect. New methodology for monitoring and assessment of UV-B effects on plants is needed.

# АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ И СОСТОЯНИЕ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

***В. С. Аржанова, П. В. Елпатьевский***

*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН*

Аэральное поступление техногенного вещества в окружающую среду в составе пыле-газовых эмиссий является одним из наиболее жестких в экологическом отношении техногенных факторов, поскольку охватывает практически все компоненты (блоки) экосистемы. Проблемы оценки техногенной трансформации экосистем и степени их устойчивости — изменчивости по отношению к аэротехногенным нагрузкам во многом остаются открытыми в связи с далеко не полной разработкой методологических подходов, а также сложностью и неоднозначностью интерпретации данных о преобразованиях техногенного вещества в экосистеме и сочетаниях природных и техногенных процессов. Буферные возможности экосистемы наиболее полно реализуются только при сохранении ее структурной целостности, прежде всего биотических компонентов, обеспечивающих активное, «живое» функционирование всей системы [2]. Это определяет большое значение и роль биогеохимических исследований для целей экологического мониторинга и эколого-геохимических экспертных оценок территории, поскольку растительный покров является одним из основных компонентов экосистемы.

Исследования по оценке аэротехногенного влияния на элементный состав и состояние древесных и кустарниковых растений выполнялись в условиях гумидного климата Дальнего Востока. Район исследований расположен в средней подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов (Сихотэ-Алинь), залесенность территории 70—80 %. Растительный покров представлен зональной формацией монодоминантных лесов, для которых характерно значительное видовое разнообразие. При доминировании дуба монгольского (*Quercus mongolica*) в древостое дубняков присутствуют березы (*Betula dahurica*, *B. costata*, *B. platyphylla*), ясень (*Fracinus mandshurica*), липа (*Tilia amurensis*, *T. taquettii*), клен (*Azer mono*, *A. tegmetosum*), бархат амурский (*Phellodendron amurensis*) и ряд других пород. В хорошо развитом подлеске преобладают лещина (*Corylus mandshurica*, *C. geterophylla*) и рододендрон (*Rhododendron sichotensis*), обычны леспедеца (*Lespedeza bicolor*) и чубушник (*Philadelfus tenuifolius*) и другие кустарники.

Почвы представлены сильно каменистыми иллювиально-гумусовыми буроземами. Травянистый ярус — злаками, осоками, разнотравьем, папоротниками. Проективное покрытие колеблется от 40 до 95 %. Годовое количество осадков 600—850 мм, из них 75—85 % выпадает в теплое время года. В соответствии с муссонным

типом атмосферной циркуляции воздушных масс для первой половины вегетации характерны моросящие осадки интенсивностью 1—10 мм/сут, для второй — осадки ливневого типа интенсивностью от 10 до 120 мм/сут, реже до 150—250 мм/сут.

Эколого-геохимическая сущность и влияние рассматриваемого типа техногенеза состоит в том, что в окружающую среду с пылегазовыми выбросами промкомплекса (пирометаллургический цикл производства) поступает значительное количество оксидов серы и халькофильных металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) в форме тонкодисперсных металлоносных аэрозолей (оксиды, сульфиды, сублиматы металлов и ряд других соединений). В результате формируются полиэлементные техногенные аномалии, охватывающие все компоненты экосистемы [2]. Комплексные режимные исследования выполнялись на серии ключевых участков, которые представляют типичные варианты эколого-геохимической ситуации, включая техногенные условия, однотипны по физико-географическим и гидротермическим факторам, обеспечивающим потенциальную возможность однотипности развития и сохранения зонального типа растительности, но различны по уровням аэрального потока вещества, т. е. степени влияния аэротехногенных факторов.

Основу биогеохимических исследований составляло изучение состояния растительного покрова, режимное опробование листового покрова основных видов растений с интервалом 10—15 дней в течение вегетации, изучение состава древесной коры и корневого поглощения металлов. Пробы листьев массой 200—300 г отбирали по всему периметру кроны, в нижней ее части, с нескольких экземпляров данного вида для усреднения возможных возрастных различий. Препаративная обработка: определение массы свежих листьев и их суммарной площади, отмывание половины пробы в дозированном количестве дистиллированной воды для удаления пылевого загрязнения. Раздельно для отмытых и неотмытых листьев — высушивание, взвешивание сухих листьев, озоление при 450 °С по стандартным методикам. Растворы от промывания листьев разделяли на нерастворимую (пыль) и растворимую составляющие методом мембранной фильтрации с учетом количества пылевой фракции. Аналитическая обработка состоит в кислотном разложении золы и пыли и групповом концентрировании металлов в растворах с конечным переводом материала в 5 %-ный солянокислый раствор для атомно-абсорбционного определения металлов. Результаты пересчитаны с учетом сухого вещества и нормированы на площадь листовой поверхности. Получены следующие уровни информации: а) суммарное накопление металлов в листовом материале (листья неотмытые); б) металлы, прочно фиксируемые в листовой ткани (листья отмытые); в) количество пыли на листьях и количество металлов в составе пыли и в форме растворимых, смываемых соединений металлов (ТМ). Аналитическая обработка древесной коры аналогична.

Суммарный модуль аэрального поступления ТМ в регионально-фоновых условиях (участок I) составляет 200—250 мг/(м$^2$×

×год) (Fe, Mn, Zn, Pb, Cu, Cd); модуль выпадения свинца — одного из приоритетных поллютантов — 20—23 мг/(м$^2$·год). Это близко к значениям, установленным для лесных экосистем восточных штатов Северной Америки, не испытывающих непосредственного техногенного воздействия, 23—32 мг/(м$^2$·год) [19, 20]. Очевидно, что приведенные выше величины аэральных модулей металлов можно рассматривать как фоновый уровень для северного полушария. Ключевые участки в импактных условиях характеризуются следующими аэротехногенными модулями металлов: умеренный — модуль ТМ в 2—3 раза выше фонового (участок II); сильный — модуль ТМ в 4—5 раз выше фона (участок III); интенсивный — модуль ТМ возрастает в 8—10 раз (участок IV). Отметим, что увеличение аэрального потока металлов происходит главным образом за счет халькофильных элементов — Zn, Pb, Cu, Cd.

Концентрации металлов в почвах участка I характеризуются регионально-фоновыми значениями. Содержание тех же элементов в наиболее доступной для растений растворимой форме (лизиметрические почвенные воды): Cd 0,1—1,3 мкг/л, Cu и Pb 10—60 мкг/л, Zn, Mn, Fe 30—190 мкг/л. В импактных условиях накопление металлов по сравнению с фоном составляет в верхних горизонтах почвы для Pb 80—400 ед., для Cu, Zn, Cd 12—50 ед. Концентрации тех же элементов в почвенных растворах увеличиваются в 3—20 раз для участков II, III и в среднем на порядок для участка IV [2].

В современных ландшафтно-геохимических условиях региона наиболее устойчивы по отношению к аэротехногенному влиянию дуб монгольский и лещина. Эти виды доминируют в растительном покрове зоны техногенеза. Различия в микроэлементном составе фотосинтезирующих органов достаточно контрастны в течение всего вегетационного периода. В регионально-фоновых условиях сезонная динамика металлов обусловлена этапами развития высших растений, степенью участия ТМ в процессах метаболизма, транслокацией микроэлементов в другие вегетативные и репродуктивные органы. Снижение концентраций биофильных металлов (Cu, Zn, Fe), кроме марганца, в молодых листьях по сравнению с почками связано с относительным «отставанием» концентраций микроэлементов при быстром увеличении массы и площади фотосинтезирующих органов в начальный период их развития (табл. 1).

В дальнейшем для Fe и Mn — биометаллов, необходимых при фотосинтезе [6, 9, 11], характерно преимущественное увеличение содержания, но различными темпами. Наиболее высокие концентрации Fe установлены в июне, при быстром нарастании зеленой массы, и перед листопадом; марганца — в июле—августе, в период стабилизации площади листовой фотосинтезирующей поверхности (см. табл. 1). Несмотря на снижение содержания марганца перед листопадом, связанное с известным явлением перехода питательных веществ и минеральных соединений из стареющих

*Таблица 1*

**Содержание металлов (мкг/г сухого вещества) в почках и отмытых листьях дуба монгольского**

| Дата отбора | Условия | Cu | Pb | Cd | Zn | Fe | Mn | Fe/Mn | Pb/Mn | Cu/Zn |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | Почки | | | | | |
| Май | I | 10,0 | 6,3 | 0,24 | 42 | 57 | 155 | 0,37 | 0,04 | 0,24 |
| | II | 10,0 | 54,0 | 2,60 | 42 | 75 | 184 | 0,41 | 0,30 | 0,24 |
| | III | 12,1 | 94,0 | 2,10 | 48 | 45 | 205 | 0,22 | 0,46 | 0,25 |
| | | | | | Листья | | | | | |
| Июнь | I | 5,0 | 3,5 | 0,22 | 26 | 35 | 151 | 0,23 | 0,02 | 0,20 |
| | II | 6,9 | 15,0 | 0,77 | 37 | 57 | 269 | 0,21 | 0,05 | 0,19 |
| | III | 6,1 | 20,0 | 1,50 | 44 | 50 | 214 | 0,23 | 0,09 | 0,14 |
| Июль | I | 3,6 | 7,0 | 0,23 | 12 | 34 | 408 | 0,08 | 0,02 | 0,30 |
| | II | 7,5 | 161 | 1,41 | 65 | 72 | 384 | 0,19 | 0,42 | 0,12 |
| | III | 7,0 | 149 | 1,70 | 74 | 60 | 225 | 0,27 | 0,66 | 0,09 |
| Август | I | 4,2 | 8,4 | 0,30 | 12 | 40 | 484 | 0,08 | 0,02 | 0,35 |
| | II | 6,2 | 311 | 1,91 | 81 | 90 | 375 | 0,24 | 0,82 | 0,08 |
| | III | 7,0 | 341 | 2,50 | 95 | 67 | 284 | 0,24 | 1,20 | 0,08 |
| Сентябрь | I | 4,5 | 15 | 0,37 | 13 | 39 | 360 | 0,08 | 0,01 | 0,35 |
| | II | 5,0 | 271 | 1,72 | 75 | 79 | 450 | 0,17 | 0,60 | 0,07 |
| | III | 5,3 | 386 | 2,70 | 100 | 64 | 380 | 0,17 | 1,02 | 0,05 |
| Октябрь | I | 3,8 | 23 | 0,41 | 20 | 72 | 343 | 0,21 | 0,07 | 0,19 |
| | II | 7,3 | 347 | 1,79 | 85 | 120 | 490 | 0,24 | 0,76 | 0,09 |
| | III | 7,7 | 393 | 2,07 | 123 | 92 | 424 | 0,22 | 0,83 | 0,06 |

Примечание. I — регионально-фоновые условия; II — умеренное аэротехногенное воздействие; III — сильное аэротехногенное воздействие.

листьев в ветви [9], в конечном итоге концентрации железа и марганца в осенних листьях вдвое выше, чем в молодых.

Для меди и цинка — биометаллов, участвующих преимущественно в процессах ферментосинтеза [9, 11], установлено снижение концентраций в молодых листьях вдвое по сравнению с почками и затем медленное увеличение их содержания до конца вегетации. Различия в скорости поглощения и накопления биометаллов обусловлены, во-первых, разной потребностью растения при соответствующих процессах метаболизма. Для пары Fe и Mn (фотосинтез) интенсивность накопления гораздо выше и более пропорциональна в целом приросту биомассы и запаса сухого вещества в листьях, чем для Cu и Zn (ферментосинтез). Во-вторых, транслокацией ассимилятов и с ними, очевидно, доли биометаллов с флоэмным потоком вещества из ассимилирующих органов в иные области потребления (кора, корни, репродуктивные органы).

Содержание свинца и кадмия в листьях дуба увеличивается в течение всего вегетационного периода: концентрации Pb перед листопадом в 7 раз выше, чем в молодых листьях, Cd — в 2 раза.

Аналогичная тенденция накопления свинца в листьях отмечается и для древесных растений севера европейской части страны [13]. Ассимиляция свинца преимущественно кронами дуба установлена и для листопадных лесов Северной Америки, при этом не исключается возможность переотложения части металлов из листьев в корни и другие органы растений [17, 18]. Очевидно, подобную тенденцию накопления Pb и Cd в листьях можно рассматривать как защитные возможности и функции листовой ткани. По данным В. Б. Ильина [7], ассимиляты, формирующие флоэмный поток вещества, синтезируются в клетках листа, которые защищены от токсикантов цитоплазматической мембраной. Только при очень сильном насыщении листовой ткани свинцом защитная функция мембраны ослабевает и ионы металлов могут поступать в поток ассимилятов. По кадмию были получены в принципе близкие результаты, причем этот элемент более подвижен и легче проникает из листьев в другие органы растений [7].

Высокие концентрации металлов в почвах и лизиметрических растворах зоны аэротехногенного воздействия на среду показывают, что, несмотря на гумидные условия и промывной режим почв, происходит своеобразное аэротехногенное «засоление» почвы тяжелыми металлами [2]. Растительность в зоне техногенеза развивается в условиях избытка металлов как в системе атмосфера—растение, так и в системе почва—растение. Сложность подобной эколого-геохимической ситуации и интерпретации данных по сезонной динамике элементного состава листьев дуба и других растений состоит в том, что избыточными являются не только токсичные элементы (Pb, Cd), но и биометаллы (Zn, Cu, Fe).

Различия между фоновыми и техногенными условиями проявляются в течение всего вегетационного периода. В почках дуба содержание биофильных элементов в зоне техногенеза одинаково с фоновым (Cu, Zn) или близко к нему (Fe, Mn), но концентрации токсичных металлов выше фоновых в 9—15 раз (см. табл. 1). Наблюдается процесс снижения всех, кроме марганца, металлов в молодых листьях по сравнению с почками, но их содержание остается более высоким, чем на фоне (биометаллов в среднем в 1,5 раза, токсичных — в 5—18 раз). В дальнейшем происходит увеличение содержаний всех техногенных элементов в листьях, включая биофильные, что маскирует характер естественной микроэлементной динамики состава фотосинтезирующих органов растений [1].

Вопрос о путях проникновения техногенных металлов в растения, процессах транслокации, локализации и фиксации их в растительном организме во многом еще является дискуссионным. В рассматриваемой эколого-геохимической ситуации наиболее реальными причинами накопления металлов в растениях, наряду с биологическими потребностями в микроэлементном обеспечении процессов метаболизма, являются аккумуляция и биохимическая трансформация техногенной, металлосодержащей пыли на листовых пластинах и коре деревьев, степень закрепления металлов

в листовой ткани, увеличение корневого поглощения металлов. Количество пыли, накапливающейся на листьях дуба монгольского, составляет в регионально-фоновых условиях 0,02—0,05 мг/см², реже — 0,10—0,11 мг/см², в зоне техногенеза — 0,18—0,23 мг/см² листовой поверхности. В первом случае содержание металлов в пылевом материале близко к кларкам литосферы и только для свинца может подниматься до 0,04—0,1 %; во втором — в 5—50 раз выше фонового.

Трансформация исходного состояния пылевого материала в процессе биохимического контакта пыли с поверхностью листьев приводит к увеличению доли водно-растворимых соединений металлов (в среднем в 2 раза), вероятно, за счет образования органо-минеральных комплексов [5]. С одной стороны, этот процесс увеличивает вероятность смывания металлов атмосферными осадками, с другой — создает возможность внутритканевого их внедрения. По данным препаративной обработки листьев и по изменению в них концентраций металлов при выпадении осадков установлено, что степень закрепления (или связывания) металлов минимальна в молодых листьях и возрастает со временем: в начале вегетации с листьев смывается 50—60 % металлов от их общего количества в листовой ткани, во второй половине — не более 10—20 %. Эти данные можно рассматривать как аргумент в пользу того, что фиксация металлов в листьях обеспечивается не только закреплением пылевого материала на их поверхности гуттационными выделениями и восками кутикулы, но и, очевидно, путем внедрения соединений металлов в ткани, в том числе и проникновением дисперсных пылевых частиц через устьица. Следует заметить, что листья рода *Quercus* выделяются среди листопадных пород очень крупными устьицами (размером 24—31 мкм) и значительным их количеством (530—576 шт/мм) [9].

Второй реальной причиной высокого уровня концентраций металлов в растениях является их «принудительное» поглощение в условиях высокоаномального содержания в почвах и лизиметрических растворах. Поглощение элементов растением из почвы рассматривается в основном как активный процесс, движущей силой которого является метаболизм клеток, но вопрос о возможностях растений контролировать поглощение минеральных веществ, включая токсиканты, до сих пор остается открытым, поскольку экспериментальные данные не дают однозначного ответа. По Э. Либберту [12], поглощение биофильных, необходимых веществ рассматривается как метаболический процесс, а балластных, ненужных — как пассивное внедрение по градиенту концентраций и перенос в составе ксилемного потока вещества. Многие исследователи считают, что растительный организм в состоянии контролировать поступление и размещение элементов, включая тяжелые металлы, но механизм контроля нельзя признать жестким, в частности, из-за того, что защитные возможности корневой системы проявляются только до определенного уровня концентраций [6, 7].

Косвенная оценка корневого поглощения показала, что в период ливневых дождей, когда практически исключено поверхностное загрязнение листового покрова, содержание Pb в листьях дуба зоны техногенеза возросло в 2 раза, а Cd, Zn, Fe, Cu — в 1,5 раза; в фоновых условиях оно за тот же период изменилось незначительно [1]. Изучение состава пасоки нескольких видов берез на тех же участках показало, что в техногенных условиях концентрации Pb, Cd, Zn в пасоке возрастают по сравнению с фоном в десятки раз, Cu в 2—2,5 раза, хотя халькофильные металлы, за исключением цинка, относятся к лимитируемым элементам [4].

Концентрации ТМ в листьях лещины, характер сезонной динамики и техногенной трансформации состава листового покрова лещины однотипны с данными, установленными для дуба монгольского. Род *Betula* отличается высоким избирательным поглощением и накоплением в листьях цинка и кадмия, в меньшей степени — свинца по сравнению с дубом и лещиной: цинка в среднем в 8—10 раз больше, кадмия — в 4—5 раз (табл. 2). Концен-

*Таблица 2*

**Содержание металлов (мкг/г сухого вещества) в почках и отмытых листьях березы**

| Дата отбора | Условия | Cu | Pb | Cd | Zn | Fe | Mn | Fe/Mn | Pb/Mn | Cu/Zn |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | **Почки** | | | | | |
| Май | I | 7,3 | 5,3 | 0,40 | 93 | 167 | 175 | 0,95 | 0,30 | 0,800 |
| | II | 9,8 | 75,3 | 7,30 | 205 | 282 | 289 | 1,00 | 0,26 | 0,050 |
| | | | | | **Листья** | | | | | |
| Июнь | I | 2,1 | 13,3 | 0,80 | 215 | 70 | 495 | 0,14 | 0,03 | 0,010 |
| | II | 3,9 | 73 | 5,1 | 462 | 61 | 374 | 0,16 | 0,19 | 0,008 |
| Июль | I | 5,0 | 16,8 | 1,0 | 116 | 51 | 314 | 0,16 | 0,05 | 0,043 |
| | II | 7,0 | 208 | 6,3 | 600 | 79 | 399 | 0,20 | 0,52 | 0,012 |
| Август | II | 7,8 | 673 | 13,5 | 837 | 96 | 634 | 0,15 | 1,06 | 0,009 |
| Октябрь | II | 6,7 | 709 | 12,6 | 1030 | 99 | 832 | 0,12 | 0,85 | 0,006 |

Примечание. I — регионально-фоновые условия; II — умеренное аэротехногенное воздействие.

трации цинка в пасоке берез сопоставимы с содержанием элементов основного минерального питания [4], что соответствует его роли и значению как биофильного элемента в метаболизме высших растений. Аналогичные данные по энергичному поглощению цинка приводятся для берез, произрастающих в природно-аномальных условиях, связанных с полиметаллическим рудопроявлением [10]. Положительные корреляционные зависимости содержания цинка и элементов основного минерального питания в составе соков березы свидетельствуют об отсутствии биологических барьеров для цинка в системе питания растений.

Кадмий и свинец не относятся к биометаллам, их поглощение лимитируется растением [4]. В этой связи значительное поглощение кадмия и токсичного свинца следует, вероятно, рассматривать не как активный метаболический процесс, а скорее как пассивный, «принудительный» процесс передвижения сопутствующих цинку металлов по градиенту концентраций из почвенных растворов в растение, тем более вероятный, что кадмий является геохимическим аналогом цинка. Характер поглощения металлов обусловливает и особенности микроэлементного состава фотосинтезирующих органов березы как в фоновых, так и в техногенных условиях. Содержание цинка и кадмия в почках березы выше, чем для дуба: в фоновых условиях — в 2 раза, в техногенных — в 3—5 раз (см. табл. 2). В составе листьев эти различия возрастают, особенно для цинка, концентрации которого на всех участках наблюдений в 8—10 раз выше, чем в листьях дуба. Содержание меди, как и в листьях дуба и лещины, изменяется в достаточно узких пределах. Аналогичный характер накопления меди и цинка для рода *Betula* приводится в условиях горного Алтая — широкие вариации содержаний цинка в составе берез и небольшие, лимитированные — меди [16]. Содержание железа и марганца в листьях березы и дуба близки по значениям, очевидно, вследствие однотипности и регламентированности биохимических функций данных элементов в процессах фотосинтеза. Для свинца характерно накопление в листьях березы в течение всей вегетации как в фоновых, так и в техногенных условиях.

Увеличение количества металлов в среде обитания приводит не только к изменению микроэлементного состава растений, но и к ряду нарушений в их состоянии, в частности к диспропорции биофильных и токсичных элементов в листовой ткани. Это связано не только с накоплением техногенных металлов, но и с более медленными темпами накопления марганца, чем на фоне. Марганец не специфичен для данного типа техногенеза, его содержание как в аэральном потоке вещества, так и в почвах и лизиметрических растворах близко по значениям для всех рассматриваемых участков [2]. Тем не менее оптимальная для дуба монгольского концентрация марганца в листьях (400—450 мкг/г сухого вещества) достигается в фоновых условиях в середине июля, в зоне умеренного техногенного влияния — в августе, сильного и интенсивного — только в сентябре (см. табл. 1). Очевидно, избыток тяжелых металлов ингибирует поглощение и накопление марганца, поскольку в первой половине вегетации содержание и темпы накопления этого элемента в листьях дуба зоны техногенеза почти равны или более высоки, чем на фоне. Отношение Fe/Mn, как один из показателей оптимального состояния процессов фотосинтеза, находится в тех же пределах (см. табл. 1, 2), которые характерны и для ряда древесных пород в фоновых условиях северной части Евразии и в горной части Алтая [14, 16]. В зоне техногенеза диспропорция Fe и Mn прослеживается достаточно четко — значения Fe/Mn увеличиваются до 0,4—0,7, а по данным суммарного

накопления металлов (листья неотмытые) — до 1, но резкого преобладания Fe над Mn, отмечаемого для древесной растительности в городских условиях [14], не наблюдается. Наиболее заметно и четко меняется отношение Pb/Mn, т. е. очевидна диспропорция биофильных и токсичных элементов. Кроме того, в листьях дуба и березы установлена диспропорция и для биометаллов, связанных преимущественно с процессами ферментосинтеза (Cu, Zn), но с противоположной тенденцией: по мере увеличения степени аэротехногенного влияния отношение Cu/Zn не повышается, а заметно снижается в связи с опережающим накоплением цинка в листовой ткани (см. табл. 1, 2).

Изменяются морфологические и морфометрические характеристики фотосинтезирующих органов. Средняя площадь листовых пластинок дуба в фоновых условиях достигает 60—70 см², в зоне техногенеза — 50—60 см². В техногенных условиях листья дуба имеют более высокую удельную плотность и больший запас сухого вещества, а во второй половине вегетации и более высокую зольность (табл. 3), причем эти различия возрастают по мере увеличения степени аэротехногенного влияния. Аналогичные изменения прослеживаются и для листьев березы, удельная плотность которых в фоновых условиях 15,7—17,1 мг/см², в техногенных 19,2—23,4 мг/см². Эти различия только отчасти можно объяснить разной запыленностью листьев, поскольку накопление пыли на листьях не выше 0,3—0,5 мг/см², а разница в удельной плотности листьев и запасе сухого вещества достигает 3—7 мг/см². Весьма вероятной причиной может быть деформация и утолщение листовой пластины за счет палисадной и губчатой тканей, отмечаемое

*Таблица 3*

**Характеристика листьев дуба монгольского**

| Условия среды | Сроки отбора биогеохимических проб | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
| | Удельная плотность листьев (мг/см²) | | | | |
| I | 15,9 | 14,4 | 19,2 | 17,9 | 16,8 |
| II | 16,7 | 17,3 | 22,6 | 23,6 | 21,2 |
| III | 16,4 | 19,0 | 24,0 | 25,4 | 14.0 |
| | Запас сухого вещества в листьях (мг/см²) | | | | |
| I | 4,2 | 5,9 | 6,4 | 7,3 | 6,8 |
| II | 5,0 | 7,0 | 7,2 | 8,5 | 6,7 |
| III | 5,9 | 8,2 | 8,7 | 9,4 | 6,3 |
| | Зольность (%) | | | | |
| I | 5,50 | 6,17 | 6,83 | 6,71 | 6,10 |
| II | 6,28 | 6,43 | 6,66 | 7,22 | 7,86 |
| III | 5,86 | 5,40 | 6,70 | 8,00 | 9,00 |

Примечание. I — регионально-фоновые условия; II — умеренное аэротехногенное воздействие; III — сильное аэротехногенное воздействие.

для дуба и других деревьев в условиях негативного влияния городской среды [15].

В течение всего вегетационного периода прослеживается четкая тенденция увеличения процентного содержания массы сухого вещества в листьях (по отношению к массе сырого вещества) по мере увеличения степени аэротехногенного влияния: в фоновых условиях эта величина находится в пределах 32,5—41,6 %, в техногенных — 36,1—46,8 %, средние данные за сезон вегетации — 38,0 и 41,5 % соответственно. Эти различия могут быть связаны с токсичным действием свинца, одним из результатов которого является нарушение водного баланса высших растений и уменьшение обводненности тканей [8]. К функциональным нарушениям следует отнести также и типичное для зоны техногенеза более раннее, чем на фоне, появление осенних окрасок листьев, преждевременную дефолиацию и суховершинность древесных и кустарниковых растений. Первое из них свидетельствует о неблагоприятных условиях для синтеза и сохранения хлорофилла и преобладании в листовой ткани нефотосинтезирующих каротиноидных и антоциановых пигментов [9], т. е. о преждевременном снижении интенсивности процессов фотосинтеза. Второе явление связано, очевидно, с реакцией механизма солевого обмена растений на аэротехногенное «засоление» почвы тяжелыми металлами. Явление элиминации (удаление избытка элементов путем преждевременного сбрасывания листьев и ветвей) широко встречается у высших растений при избытке макроэлементов — соединений натрия, кальция и ряда других [11]. Очевидно, и для микроэлементов (тяжелых металлов) данный механизм может быть реальным способом снижения концентраций ТМ в растениях тем более, что многие из них по уровню концентраций в растительных тканях сопоставимы с содержанием элементов основного минерального питания растений.

Наиболее контрастно тенденция дальнего переноса и накопления техногенного материала прослеживается по элементному составу древесной коры. Метаболические процессы функционирования древесной растительности (в частности, ассимиляция и транслокация минеральных веществ) обусловливают более высокие содержания и зольных веществ, и микроэлементов в наружных тканях ствола (кора и луб) по сравнению с древесиной. Накопление металлов во внешней части коры связано не только с наружным загрязнением, но и с радиальным перемещением элементов в поперечном сечении ствола, их дифференциацией в процессе формирования вещества коры [3]. Депонирующие функции коры, обусловленные как внешними факторами, так и процессами метаболизма, позволяют проследить основные тренды поступления и накопления ТМ за период аэротехногенного воздействия.

Для импактных условий характерно высокоаномальное накопление техногенных металлов в коре дуба монгольского, особенно Pb (более чем в 200 раз выше, чем на фоне), слабое — для железа (как и в листовом материале) и ингибирование накопления

*Таблица 4*

**Содержание металлов (мкг/г сухого вещества) в коре дуба монгольского**

| Условия среды | Cu | Pb | Cd | Zn | Fe | Mn | Fe/Mn | Pb/Mn | Cu/Zn |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I | 5,62 | 6,0 | 0,50 | 9,4 | 214 | 403 | 0,53 | 0,015 | 0,60 |
| II | 7,11 | 154 | 2,40 | 49 | 401 | 260 | 1,54 | 0,59 | 0,15 |
| III | 20,1 | 1363 | 7,12 | 177 | 593 | 231 | 2,57 | 5,90 | 0,11 |

Примечание. I — регионально-фоновые условия; II — умеренное аэротехногенное воздействие; III — сильное аэротехногенное воздействие.

биофильного марганца (табл. 4). Вариабельность значений ТМ на фоне составляет 18—25 %, в импактных условиях для каждой из выделенных зон (участков) — 25—30 %. В целом же для зоны техногенеза вариабельность высока (70—130 %), что соответствует высокоградиентному изменению аэральных модулей ТМ. Видовые различия в накоплении металлов так же значительны, как и для листового материала. В частности, ясень (*Fracinus mandshurica*) отличается высоким накоплением в коре цинка (до 80—90 мкг/г сухого вещества) и довольно низким по сравнению с дубом содержанием марганца (до 75—90 мкг/г сухого вещества), высокой зольностью 10,5—17,6 % (для коры дуба типичен интервал зольности 6,5—7,4 %). Для реликтовых видов, в частности бархата амурского (*Phellodendron amurensis*), характерно накопление в коре меди (до 8,5—10,5 мкг/г сухого вещества) и очень низкие концентрации марганца (не более 8,3—10,5 мкг/г сухого вещества) при зольности всего 1—2 %.

Эмпирически установленные парагенетические зависимости группы техногенных металлов в составе компонентов экосистемы и в аэральных модулях вещества, т. е. в сущности на уровне внутрисистемных связей, подтверждаются и данными корреляционного анализа. В регионально-фоновых условиях прослеживается положительная корреляция для ТМ в воздушном потоке при фоновых концентрациях металлов ($r=0{,}462$—$0{,}745$, $n=23$ при 95 %-ном доверительном уровне). Однако между содержаниями ТМ в аэральном потоке вещества и в составе компонентов экосистемы— почвы, листья, кора—прослеживается не положительная, а слабая отрицательная корреляция для Cu, Pb, Cd, Zn. Функционирование экосистемы и накопление ТМ в ее составляющих определяется главным образом естественными ландшафтно-геохимическими процессами, а не техногенными. Это иллюстрируется и зна́чимой положительной корреляцией для биофильных элементов в системе почва—растительность ($r=0{,}419$—$0{,}508$ при 95 %-ном доверительном уровне).

В импактных условиях характерна высокая положительная корреляция группы техногенных металлов (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe) как в воздушном потоке, так и в составе каждого из депонирующих объектов экосистемы — почвы и растительности ($r=0{,}720$—

0,987 при 99 %-ном доверительном уровне). Коррелятивные положительные зависимости между блоками (компонентами) экосистемы по всей группе рассматриваемых техногенных металлов наиболее высоки для системы аэральные модули ТМ — растительность (листья, кора): $r = 0{,}709—0{,}994$ при 99 %-ном доверительном уровне. Для системы аэральные модули ТМ — почва значения $r$ гораздо ниже, что связано, вероятно, с «разбавляющим» эффектом всей алюмосиликатной массы почвы и рядом иных почвенных процессов [2]. Четко прослеживается зна́чимая отрицательная корреляция марганца и группы техногенных металлов в составе растительности: например, для пары Mn—Pb $r = —0{,}413$ (листья), $r = —0{,}540$ (кора). Таким образом, по данным корреляционного анализа совершенно отчетливо и очевидно иллюстрируется ингибирование биофильных элементов на фоне высокого уровня ТМ в среде обитания, нарушение процессов метаболизма высших растений и роль аэротехногенных факторов в изменении состава, состояния и процессов функционирования компонентов экосистемы, по сравнению с регионально-фоновыми условиями.

Все вышерассмотренные изменения в элементном составе и состоянии древесных и кустарниковых растений минимальны в периферийной части зоны техногенеза и возрастают по мере увеличения аэротехногенного воздействия. При умеренном влиянии (участок II) различия по сравнению с фоном состоят преимущественно в изменении элементного состава и характеристик листовой ткани, визуальные изменения единичны; при сильном воздействии (участок III) наряду с ростом концентраций ТМ в растительных тканях и диспропорции элементов появляются признаки суховершинности, некрозы листьев отмечаются с середины вегетации для 30—40 % площади листового покрова. При интенсивном аэротехногенном воздействии (участок IV) типичные для региона дубовые леса представлены кустарниковой порослевой формой дубняка высотой до 2—2,7 м; наблюдается массовое некротическое поражение листьев в течение всей вегетации и ранняя дефолиация; суховершинность составляет в среднем 3 побега на 1 м$^2$. Пораженность листоедами в конце вегетации достигает 80—90 % площади листьев (как результат ослабленности древесных и кустарниковых растений), тогда как на фоне — не более 40—50 %. Подлесок отсутствует или крайне разрежен и угнетен, травяной ярус образован редкими куртинами злаков и осок, проективное покрытие 1—5 %, фрагментарно развиты угнетенные напочвенные мхи и лишайники. Зона с еще более интенсивным аэротехногенным воздействием представляет собой полностью безлесную, каменистую «техногенную» пустыню с редкими куртинами злаков и осок, интенсивно развивается плоскостная и линейная эрозия почвы, полностью или частично уничтожены органогенные горизонты почвы. Экосистемы такого типа не характерны для гумидных условий юга Дальнего Востока. Очевидно, 8—10-кратное увеличение аэральных модулей ТМ в современных условиях горно-лесных экосистем с гумидным климатом является предельным, «порого-

вым», уровнем, при котором резко снижается устойчивость растительного покрова и его деградация становится необратимой.

Аэротехногенное поступление металлов в экосистему приводит к значительным изменениям не только элементного состава, но и состояния и функционирования древесных и кустарниковых растений. Установленные изменения отражают не только специфическую, но, очевидно, и общую негативную реакцию высшей растительности на весь комплекс неблагоприятных условий среды обитания, связанный с аэротехногенным воздействием данного типа (избыток ТМ в воздухе, почвах, водах, сернистые газы, кислотные дожди и т. д. [2]). Это обстоятельство позволяет использовать данные методы и установленные изменения растительного покрова зоны техногенеза как индикационные для целей фонового и импактного мониторинга, а также для целей эколого-геохимической экспертизы по оценке состояния окружающей среды. Во всех аспектах биогеохимических исследований необходимо учитывать видовые различия в характере поглощения и накопления тяжелых металлов и биофильных элементов, поскольку интерпретация данных только на основе содержания ТМ в тех или иных органах растений без учета специфики их ассимиляции и транслокации в растительном организме не позволяет сделать достаточно четкие, однозначные выводы о состоянии и функционировании растительного покрова. Это положение относится в полной мере и к аэротехногенному воздействию на экосистемы в условиях гумидного климата других регионов. Наиболее контрастно и полно аэротехногенный тип воздействия на окружающую среду диагностируется по элементному составу древесной коры, которая является в растительном покрове депонирующим объектом ТМ по сравнению с ежегодно обновляемым листовым материалом.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аржанова В. С., Елпатьевский П. В. Содержание металлов в листьях дуба монгольского в условиях аэротехногенного воздействия. — Лесоведение, 1988, № 5, с. 45—52.

2. Аржанова В. С., Елпатьевский П. В. Геохимия ландшафтов и техногенез. — Москва: Наука. — 196 с.

3. Аржанова В. С., Елпатьевский П. В., Кравцова В. М. Геохимическая дендрохронология фоновых и импактных эколого-геохимических условий. — В кн.: Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Вып. 4. Л.: Гидрометеоиздат, 1987, с. 327—341.

4. Елпатьевский П. В., Аржанова В. С. Поглощение химических элементов древесной растительностью в различных эколого-геохимических условиях. — География и природные ресурсы, 1985, № 3, с. 117—125.

5. Елпатьевский П. В., Аржанова В. С., Власов А. В. Взаимодействие растительности с потоком металлоносных аэрозолей. — В кн.: Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 97—101.

6. Ильин В. Б. Элементный химический состав растений. Факторы, его определяющие. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1977, № 10, вып. 2, с. 3—15.

7. Ильин В. Б., Степанова М. Д., Гармаш Г. А. Некоторые аспекты загрязнения среды: тяжелые металлы в системе почва — растение. Там же, 1980, № 15, вып. 3, с. 89—94.

8. Косицын А. В., Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И. Внутрипопуляционная изменчивость металлоустойчивости в некоторых южноуральских популяциях *Aster alpinus* (Asteraceae. — Ботан. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1084—1094.
9. Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. — Москва: Лесная промышленность, 1983. — 462 с.
10. Кренделев Ф. П., Погребняк Ю. Ф. О возможности поисков рудопроявлений меди и цинка по их содержаниям в соке березы. — ДАН СССР, 1977, т. 234, № 1, с. 184—187.
11. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. — 382 с.
12. Либберт Э. Экология растений. М.: Мир, 1976. — 584 с.
13. Накопление свинца в городских растениях / Т. И. Парибок, Г. Д. Леина, Н. А. Сазыкина и др. — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1646—1654.
14. Содержание металлов в листьях деревьев в городе / Т. И. Парибок, Н. А. Сазыкина, Г. А. Тэмп и др. — Ботан. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1533—1539.
15. Фролов А. К., Горышина Т. К. Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в городских условиях. — Ботан. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 599—609.
16. Чухров Ф. В., Ермилова Л. П., Каленчук Г. Е., Никитина И. Б. К фитогеохимии горного Алтая. — ДАН СССР, 1980, т. 254, № 5, с. 1246—1248.
17. Godzik S., Florkowski T., Piorek S., Sassen M. M. A. An attempt to determine the tissue contamination of *Quercus robur* L. and *Pinus silvestris* L. foliage by particulates from zinc and lead smelters. — Environmental Pollution, 1979, v. 18, N 2, p. 97—106.
18. Lindberg S. E., Narriss R. C. The role of atmospheric deposition in an eastern U. S. deciduous forests. — Water, Air and Soil Pollution, 1981, v. 16, N 1, p. 13—31.
19. Siccama T. G., Smith W. H. Lead accumulation in a northern hardwood forests. — Environ. Sci. and Technol., 1978, v. 12, N 5, p. 593—594.
20. Van Hook By R. J., Harris W. F., Henderson G. S. Cadmium, lead and zinc distributions and cycling in a mixed deciduous forests. — Ambio, 1977, v. 6, N 5, p. 281—286.

## AIR POLLUTION EFFECT ON CHEMICAL COMPOSITION AND STATE OF THE TREES

***V. S. Arzhanova, P. V. Elpatyevsky***

*Pacific Institute of Geography, Far East Branch of Russian AS*

The trees growing under background regional as well as impact air pollution conditions (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, Mn and sulphurous gases) were studied and intercompared. It was shown that the effect results in changes in seasonal dynamics of absorption and accumulation of metals by plants as well as in shifts in elementary composition of plants and metabolism. There was also demonstrated significant correlation between amount of accumulated chemicals and their atmospheric deposition and concentration in soil.

# ОЦЕНКА КРИТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ КОНЦЕНТРАЦИИ ДИОКСИДА СЕРЫ В АТМОСФЕРНОМ ВОЗДУХЕ ДЛЯ СЕВЕРНЫХ ЛЕСОВ РОССИИ

*М. Л. Гитарский, Р. Т. Карабань, Т. И. Сисигина*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

Загрязнение атмосферного воздуха промышленными выбросами — давно установленный фактор отрицательного воздействия на окружающую природу. Деградация экосистем происходит в прямой зависимости от дозовой нагрузки фитотоксичных газов и аэрозолей, среди которых в приоритетном ряду (в силу его наибольшей распространенности и высокой токсичности) одно из первых мест занимает диоксид серы ($SO_2$).

Изучение связи доза — реакция — задача непростая, так как требует, с одной стороны, проведения длительных и непрерывных измерений уровней загрязнения атмосферы, а с другой — оценки состояния природного комплекса, испытывающего постоянное стрессовое воздействие фитотоксикантов промышленного происхождения.

Имеется достаточно много экспериментальных исследований зависимости между уровнями концентрации $SO_2$ и реакциями растений. Однако большую часть из них проводили в лабораторных условиях на срезанных ветвях или саженцах в вегетативных сосудах и меньше — в условиях естественного произрастания древесных пород [4, 5, 7, 11 и др.].

Авторами данной работы были получены критерии зависимости доза—реакция на основании серий измерений концентрации $SO_2$ в воздухе и определения некоторых биологических показателей состояния сосновых древостоев в зонах распространения выбросов двух предприятий цветной металлургии, расположенных в разных климатических зонах [2].

Цветковым [15] оценена связь между состоянием лесов, подверженных воздействию промышленных выбросов, и инструментально определявшейся «активностью» $SO_2$ в воздухе. Однако эти результаты являются качественной оценкой воздействующего фактора, поскольку для измерения уровней загрязнения использован суммирующий метод определения активности $SO_2$ по количеству сульфат-иона, накопившегося на поверхности сорбента (двуокиси свинца). Известны исследования [4], утверждающие, что количество серы, собранной путем сорбции на двуокиси свинца, зависит от температуры, влажности воздуха и скорости ветра.

Оценить дозовую нагрузку диоксида серы, выбрасываемого с факелами промышленных предприятий, можно также путем расчета средних концентраций по методикам, разработанным на основе модели атмосферной диффузии с использованием паспортных технологических характеристик промышленных источников выброса газов в атмосферу и метеорологических параметров [1, 12].

В частности, для расчета на ПЭВМ средних за длительное время (год, вегетационный период) концентраций ингредиентов промышленных выбросов в атмосфере имеется программа расчета средних концентраций РСК [9]. Нами была проведена экспериментальная проверка этой программы. В результате корреляционного анализа установлена вполне удовлетворительная сходимость рассчитанных и измеренных средних значений концентрации $SO_2$.

Для выявления количественных связей между загрязнением воздуха диоксидом серы и его влиянием на лес были рассчитаны средние годовые и средние за вегетационный период значения концентрации и проведено сопоставление с состоянием древесных пород в окрестностях трех промышленных комплексов цветной металлургии, расположенных на северных окраинах России: комбинатов «Североникель» и «Печенганикель» на Кольском полуострове и Норильского горно-металлургического комбината (НГМК), выбрасывающих многие тысячи тонн $SO_2$ (от 200 до 2000 тыс. т/год).

Кроме $SO_2$ в составе выбросов этих комбинатов имеются оксиды азота, аэрозоли никеля, меди, кобальта и другие микро- и макроэлементы. Однако их вклад в суммарный выброс составляет единицы процентов по сравнению с $SO_2$. Поэтому будем в дальнейшем рассматривать диоксид серы как основной фитотоксикант. Все три промышленных комплекса работают длительное время при постепенном увеличении как мощности производства, так и объемов выбросов. Максимум выбросов комбинатов «Североникель» и НГМК был в 1983 г., а затем началось постепенное снижение. Таким образом, здесь имеет место длительное и сравнительно стабильное поражающее воздействие фитотоксичных выбросов на растительность, что привело к значительной деградации лесов на территории рассматриваемых регионов.

Устойчивость растительности к поражающему воздействию фитотоксичных газов зависит главным образом от вида, возраста и климатических условий произрастания. С другой стороны, пространственное распределение продуктов промышленных выбросов определяется не только расстоянием от источника, но и орографией местности, создающей «теневые эффекты» и изменяющей направление рассеяния дымовых факелов. Поэтому при выборе материалов для оценки корреляционных связей в системе доза — реакция были использованы трансекты на местностях с преимущественно ровным рельефом. Здесь выявляли реакцию древесных пород среднего возраста, широко распространенных в данном регионе и отличающихся достаточно высокой чувствительностью к поражающему воздействию диоксида серы.

Ниже рассмотрим основные результаты оценки связи доза—реакция лесных древостоев.

*Комбинат «Североникель»* в г. Мончегорске Мурманской области работает свыше 50 лет. До 1973 г. мощность выброса $SO_2$ в атмосферу ($Q$) составляла около 100 тыс. т/год. Начиная с 1973 г. эта величина удвоилась, и за последние 20 лет циклично

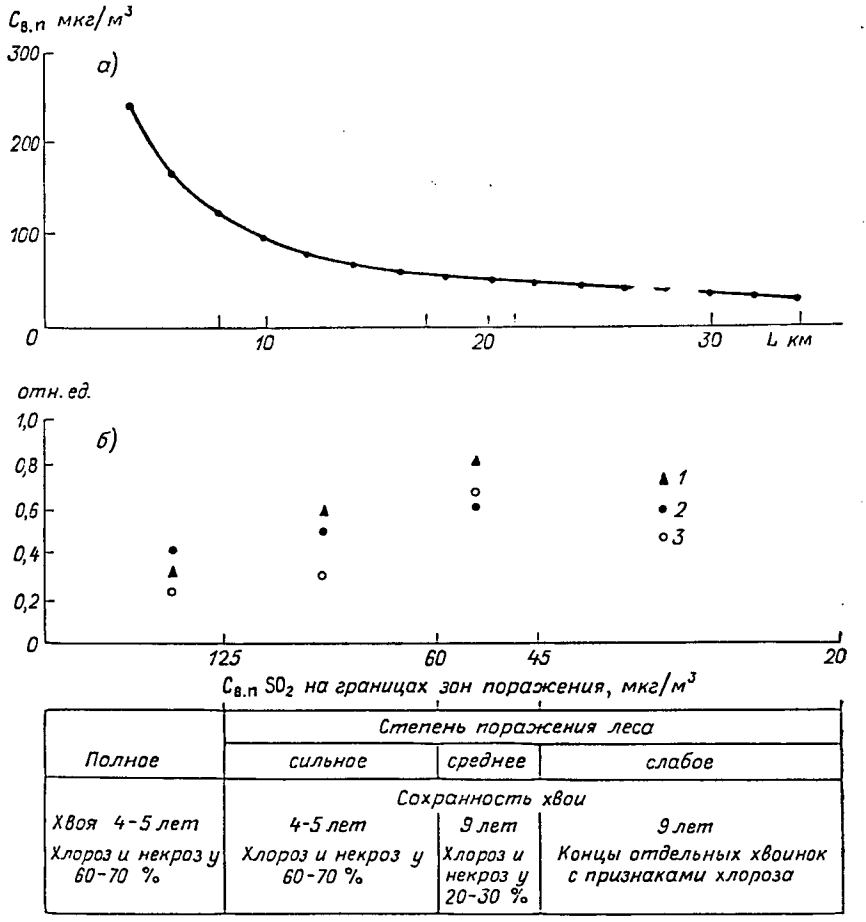
изменяется в пределах $Q = 230 \pm 30$ тыс. т/год. Для расчета полей концентрации $SO_2$ нами использованы данные о выбросах по состоянию на 1985 г., когда $Q = 250$ тыс. т/год.

Общая картина поражения лесов на территории, где происходит рассеяние выбросов комбината «Североникель», описана в ряде работ. Сошлемся в первую очередь на [6, 15, 16], где показаны пространственные закономерности повреждения лесов в зонах с различным уровнем воздействия фитотоксичных газов и аэрозолей. В указанных работах экспериментально подтверждается, что в зоне устойчивого аэротехногенного загрязнения сосна является одним из наиболее чувствительных видов к поражающему воздействию диоксида серы. В работе [2] состояние лесов и границы зон с различной степенью повреждения древостоев нами выделены по данным лесопатологических обследований, проведенных местными органами лесного хозяйства, а также на основании собственных полевых наблюдений, проводившихся в течение ряда лет (начиная с 1976 г.). При этом были сделаны уточнения имевшихся материалов; получены количественные характеристики состояния древостоев, а также определена степень загрязнения вегетативных органов и поверхностного слоя почвы сульфатами и металлами на различных удалениях от источников выброса. Полностью результаты опубликованы в [13].

Окрестности Мончегорска имеют сложный рельеф, характеризуемый меридионально вытянутым понижением с озером Имандра и горными массивами по его берегам, где перепады высот достигают 1000 м. Ветровой режим района в значительной степени определяется направлением основных элементов горно-долинного ландшафта: по многолетним наблюдениям здесь отмечена остронаправленная роза ветров — 48 % ветров имеют меридиональное направление в мае (из них 28 % — северное); 51,5 % меридиональных ветров (28,5 % северных) — в июне—июле. Такая особенность местного режима ветров определяет контуры распространения зоны загрязнения промышленными выбросами комбината «Североникель».

Для проведения исследований связи доза — реакция была выбрана транссекта, пересекающая сравнительно ровную местность в южном направлении от источника выбросов до удалений 40—50 км, где встречаются массивы средневозрастных сосновых древостоев разной степени повреждения. При характеристике состояния сосновых насаждений с учетом выполненных нами наблюдений за пространственной и временной динамикой повреждения леса использованы следующие лесоводственные показатели: предельный возраст хвои, надземная биомасса, средняя высота деревьев, средний диаметр, длина центрального побега. На рис. 1 *а* показано рассчитанное по программе РСК [9] пространственное изменение средней за вегетационный период концентрации $SO_2$ ($C_{в.п}$) в южном направлении от комбината «Североникель». Для расчетного направления на юг выделены зоны с различной степенью повреждения сосны и указаны относительные характеристики со-

стояния древостоев (рис. 1 *б*). За единицу приняты данные для сосновых лесов, удаленных от комбината «Североникель» на 40 км к югу, состояние которых нами было определено в качестве фоно-




| Полное | Степень поражения леса | | |
|---|---|---|---|
| | сильное | среднее | слабое |
| | Сохранность хвои | | |
| Хвоя 4-5 лет | 4-5 лет | 9 лет | 9 лет |
| Хлороз и некроз у 60-70 % | Хлороз и некроз у 60-70 % | Хлороз и некроз у 20-30 % | Концы отдельных хвоинок с признаками хлороза |

Рис. 1. Пространственное изменение средней за вегетационный период концентрации $SO_2$ ($C_{в.п}$) (*а*) и степени повреждения растительности (*б*) выбросами комбината «Североникель» (г. Мончегорск).

*1* — средняя высота, *2* — радиальный прирост ствола (за 5 лет), *3* — надземная биомасса дерева.

вого. Дело в том, что этот пункт наблюдений примерно одинаково отстоит на 40—50 км от окрестных промышленных предприятий, расположенных в разных пространственных секторах.

Приведенные на рис. 1 данные позволяют оценить уровни средней за вегетационный период концентрации диоксида серы ($C_{в.п}$), вызывающей определенную степень повреждения сосновых древостоев при длительном воздействии. Здесь видно, что для ус-

ловий $C_{в.п} > 125$ мкг/м$^3$ имеет место полное поражение растительности, а с приближением к источнику выбросов развивается техногенная пустыня. Для $C_{в.п} > 60$ мкг/м$^3$ наблюдается сильная степень повреждения леса, а для $C_{в.п} > 45$ мкг/м$^3$ — средняя степень повреждения сосны. Границы между зонами поражения имеют плавные переходы. При $C_{в.п} \approx 20$ мкг/м$^3$ сохраняются условия нормальной жизнедеятельности сосновых древостоев.

*Горно-металлургический комбинат (ГМК) «Печенганикель»* расположен в северо-западной части Кольского полуострова и имеет две промплощадки: в г. Никель и г. Заполярном Мурманской области. Окружающая его местность представляет собой горно-долинный ландшафт со средними превышениями хребтов 200—300 м над уровнем долин, вытянутых с СВ на ЮЗ.

По состоянию на 1989 г. годовые эмиссии продуктов промвыбросов от источников в г. Никеле составляли (тыс. т/год): диоксида серы — 199,6; медно-никелевой пыли — 4,0; оксидов азота — 0,15; в г. Заполярном: диоксида серы — 77,8; медно-никелевой пыли — 4,1; окислов азота — 0,266. Таким образом, в составе выбросов ГМК диоксид серы является приоритетным продуктом загрязнения окружающей среды.

С учетом агроклиматических характеристик Печенгского лесорастительного района мы приняли в качестве периода активной вегетации сосновых древостоев временной промежуток с 1 июня по 31 августа. По программе РСК для этого периода нами проведен расчет средних концентраций диоксида серы и аэрозолей тяжелых металлов в приземном слое атмосферы. На рис. 2 приведена схема поля концентраций диоксида серы, рассчитанного для промплощадок «Никель» и «Заполярный», а также роза ветров за период расчетов, построенная по среднемноголетним метеоданным, взятым из климатического справочника для Мурманской области. При неблагоприятных метеорологических условиях (инверсии и др.) поле концентраций может существенно изменяться. И хотя такие случаи состояния атмосферы достаточно редки и непродолжительны, вблизи источников выбросов они могут оказать определенное воздействие на состояние лесных экосистем. Натурная оценка состояния лесных экосистем, располагающихся в сфере действия выбросов комбината «Печенганикель», осуществлялась в июле—августе 1990, 1991 и 1992 гг. Она включала проведение рекогносцировочных обследований насаждений по маршрутным ходам (трансектам), проложенным в различных направлениях от источников выбросов, и закладку пробных площадей в характерных по лесорастительным и орографическим условиям стациях. Наиболее протяженный маршрут (около 50 км), пересекающий все зоны повреждения леса, был проложен с севера на юг (см. рис. 2). На пробных площадях проведено общее описание состояния лесных экосистем с учетом степени повреждения древесного и травяно-кустарничкового ярусов. Состояние сосновых древостоев, наиболее чувствительных к загрязнению, дополнительно оценивали с помощью модельных деревьев, выбранных на пробных

площадях. Для удобства измерений использовались деревья II и III классов возрастов. На модельных деревьях измерялись следующие биометрические показатели: сохранность (возрастной состав) хвои на главном и боковых побегах, линейные приросты главного побега за последние три года, число живых, а в ряде слу-

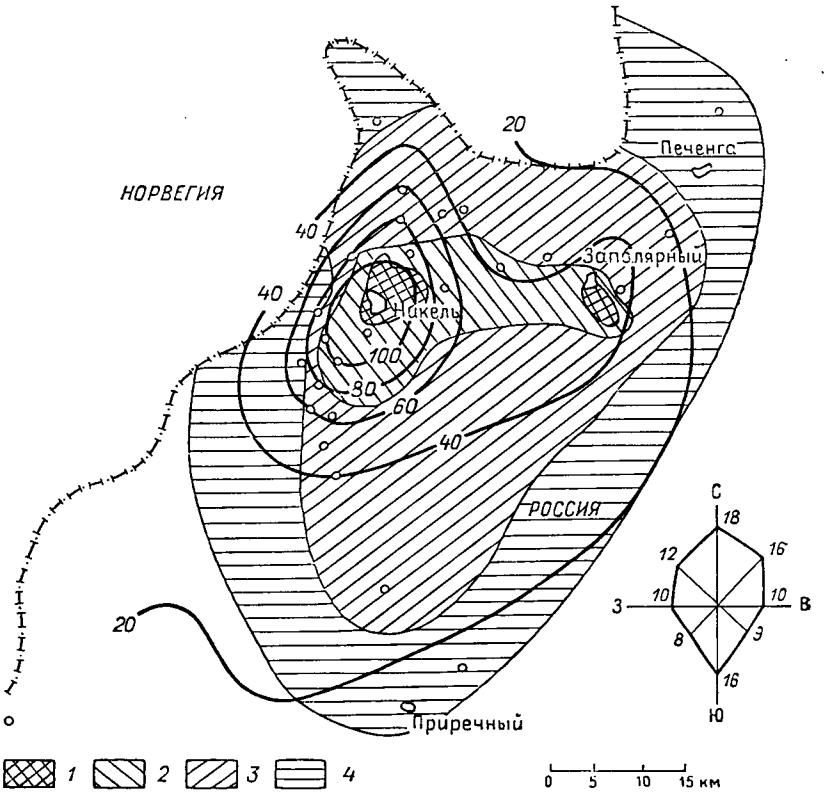



**Рис. 2. Поле средней за вегетационный период концентрации $SO_2$ (мкг/м$^3$) и зоны поражения леса в окрестностях ГМК «Печенганикель».**

Зоны поражения леса: *1* — полное, *2* — сильное, *3* — среднее, *4* — слабое, кружки — местоположение пробной площади.

чаев — мертвых мутовок на дереве (последние два показателя достаточно хорошо характеризуют форму и размеры крон и, следовательно, жизненное состояние деревьев в целом). Во всех случаях возраст хвои на боковых побегах определялся в средней и нижней части кроны. Кроме того, у ряда сосен старших возрастов отбирались керны древесины для анализа динамики радиального прироста. Исследования, проводившиеся в подзонах южной и северной тайги [2], показали, что изменения этих параметров хорошо отражают общее состояние подверженных техногенному воздействию древостоев. При выделении зон поражения лесных эко-

систем в окрестностях ГМК «Печенганикель» использованы обобщенные характеристики состояния древостоев, которые приведены выше, при рассмотрении материалов для исследований в окрестностях комбината «Североникель». При этом предполагали, что в пределах выделенных площадей наблюдается относительно одинаковый уровень деградации лесонасаждений. Хотя в действительности отмеченные зоны поражения не имеют резких границ, переход от зоны к зоне плавный, и может случиться так, что целостность данных зон нарушается — наблюдаются пятна.

Результаты маршрутных исследований показали, что в ближней к источникам выбросов зоне отмечается общее угнетение лесных биогеоценозов, которое в целом достаточно хорошо соотносится с результатами математического моделирования процессов распространения фитотоксичных примесей в атмосфере. На вегетативных органах древесных и кустарничковых растений наблюдались характерные признаки повреждения, вызванные, по всей видимости, высокими концентрациями диоксида серы.

Моделирование загрязнения атмосферного воздуха, результаты визуального обследования пробных площадей, а также анализ изменений измеренных на них показателей состояния древостоев позволили установить границу возможного воздействия предприятия «Печенганикель» на прилегающие к нему лесные экосистемы и выделить зоны их полного, сильного, среднего и слабого поражения. В табл. 1 приводятся значения концентраций основных загрязняющих веществ в приземном слое атмосферы для каждой зоны поражения растительности, а также значения площадей выделенных зон. Расчеты произведены отдельно для вегетационного, весеннего, осеннего и зимнего периодов, продолжительность которых соответственно равна 3, 2, 2 и 5 месяцам. В процессе расчетов

*Таблица 1*

**Концентрации загрязняющих веществ в приземном слое атмосферы, вычисленные для зон разной степени поражения растительности в окрестностях комбината «Печенганикель»**

| Степень поражения растительности | Площади зон поражения (км²) | Концентрации загрязняющих веществ по периодам осреднения (мкг/м³) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Вегетационный | | Зимний | | Весенний | | Осенний | |
| | | Аэрозоли металлов | Диоксид серы | Аэрозоли металлов | Диоксид серы | Аэрозоли металлов | Диоксид серы | Аэрозоли металлов | Диоксид серы |
| Полное | 44,5 | — | >150 | — | — | — | — | — | — |
| Сильное | 297,4 | 4 | 82 | 4 | 92 | 4 | 85 | 4 | 94 |
| Среднее | 1263,2 | 2 | 46 | 2 | 46 | 2 | 47 | 2 | 47 |
| Слабое | 1364,0 | 1 | 18 | 1 | 25 | 1 | 21 | 1 | 24 |
| Условно фоновый район | | 0,7 | 13 | 0,2 | 4 | 0,5 | 9 | 0,3 | 5 |

были использованы результаты, полученные отдельно для территории каждой пробной площади, которые затем осреднялись в пределах зон разной степени повреждения лесных экосистем. Значения концентраций диоксида серы, близкие к 20 мкг/м$^3$, рассматриваются как граничные при идентификации повреждений древесных пород и соответствуют зоне слабого поражения растительности. Таким образом, можно сказать что зона слабого поражения является как бы переходной от условий нормальной жизнедеятельности лесных экосистем к условиям, при которых последние испытывают пресс техногенного загрязнения. По мере приближения к источникам выбросов интенсивность воздействия возрастает от зоны к зоне, достигая максимума на территории зоны полного поражения, которая характеризуется наибольшим угнетением или гибелью как отдельных компонентов, так и экосистем в целом.

*Норильский промышленный район (НПР)* расположен на севере Красноярского края. Экологическая обстановка здесь определяется выбросами Норильского горно-металлургического комбината (НГМК). В состав НГМК входят горно-добывающие, перерабатывающие и теплоэнергетические предприятия в г. Норильске, г. п. Талнах и г. п. Надежда. Среди предприятий цветной металлургии это один из крупнейших в мире и самый мощный в нашей стране источник выбросов в атмосферу диоксида серы (по состоянию на 1990 г. — свыше 2 млн. т/год). Комбинат работает около 50 лет. За этот период объем выбросов увеличился в несколько раз, что способствовало значительному отрицательному воздействию на окружающую среду. По данным Государственной лесной охраны, гибель лесов в окрестностях Норильска началась в 1968 г. В последующие годы в связи с увеличением объема выбросов $SO_2$ площадь повреждения лесов расширялась. Подробнее степень повреждения и динамика увеличения площадей пораженного леса в зоне рассеяния выбросов НГМК приведены в публикациях [3, 8].

Для региона характерен субарктический климат с коротким прохладным летом. Вегетационный период длится 2 месяца. В это время преобладают ветры северо-западного и западного направления. Главная лесообразующая порода — лиственница. Древесная растительность сосредоточена в основном по долинам рек и на склонах водоразделов.

Корреляция между воздействующей нагрузкой диоксида серы и реакцией древесной растительности рассмотрена для профиля, простирающегося на юго-восток от г. Норильска и примерно совпадающего с долиной р. Рыбной. Это направление характеризуется сравнительно спокойным рельефом и максимумом повторяемости ветров со стороны источника в вегетационный период. Для характеристики состояния леса использованы данные о степени поражения растительности, полученные в 1978 г. при лесопатологических обследованиях экспедицией Всесоюзного объединения «Лесопроект». Для этого же периода (с использованием данных о выбросах по состоянию на 1978 г.) с помощью программы РСК

нами рассчитана средняя за вегетационный сезон концентрация диоксида серы в воздухе на различных удалениях от источника выбросов. Реакция древесной растительности на изменение средней концентрации диоксида серы показана на рис. 3. Из рисунка

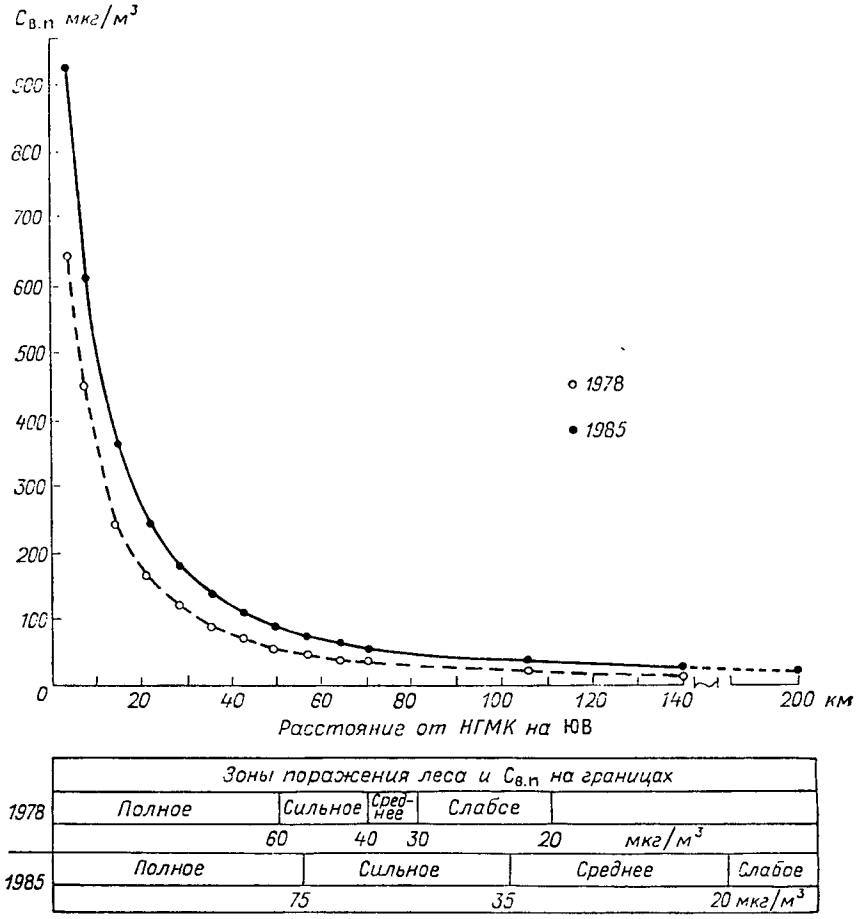



Рис. 3. Пространственное изменение рассчитанной средней за вегетационный период концентрации $SO_2$ ($C_{в.п}$) в воздухе и степени поражения леса в юго-восточном направлении от Норильского горно-металлургического комбината (по результатам обследования в 1978 и 1985 гг.).

видно, что полное усыхание леса (свыше 80 % погибших деревьев) по состоянию на 1978 г. наблюдали на территории, простирающейся до 50 км от НГМК, где средняя концентрация $SO_2$ за вегетационный период ($C_{в.п}$) убывала с расстоянием от 660 мкг/м³ (на удалении 3—4 км) до 66 мкг/м³ на границе перехода от полного к сильному повреждению. Сильное повреждение (от 50 до 80 %

усохшего леса) в интервале 50—70 км при $C_{в.п}=40—60$ мкг/м$^3$; среднее повреждение (26—50 % усохших деревьев) в интервале 70—80 км при $C_{в.п}=30—40$ мкг/м$^3$. В зоне слабого воздействия (10—25 % усохших деревьев) величина $C_{в.п} < 30$ мкг/м$^3$. В районах, где в 1978 г. не было выявлено видимого повреждения леса, $C_{в.п}=20$ мкг/м$^3$.

В связи с ростом мощности производства НГМК за период 1978—1986 гг. объем выбросов увеличился примерно в 1,5 раза. Как показывают результаты обследований [8], с 1976 по 1988 г. площадь повреждения лесов увеличилась примерно в 2 раза. При этом границы погибших лесонасаждений сдвинулись по направлению ветров, преобладающих в вегетационный период, на юг от источника — на 90 км; на юго-восток — на 120 км; на восток — на 60 км [3, 14]. На рис. 3 наряду с данными о величине $C_{в.п}$ и степенью повреждения леса по состоянию на 1978 г. приведен расчетный профиль $C_{в.п}$, обусловленной выбросами 1985 г. Здесь же приводится (взятое из работы [3]) пространственное расположение зон пораженного леса в юго-восточном направлении от НГМК к 1985 г. Как видно из рис. 3, по сравнению с 1978 г. имеет место четкий сдвиг границ зон повреждения леса в сторону расширения протяженности зон сильного и среднего поражения в связи с соответствующим увеличением величины средней концентрации $SO_2$ за вегетационный период на конкретном удалении от источника выбросов.

По данным о выбросах 1985 г. (когда их объем был максимальным) было рассчитано также поле концентрации диоксида серы, среднее за вегетационный период. Из рис. 4 видно, что поле НГМК вытянуто в направлении розы ветров. При этом $C_{в.п}$ изменяется от максимальных значений 500 мкг/м$^3$ в ближней зоне (10 км) до 25—30 мкг/м$^3$ на расстоянии более 100 км.

Полученное поле концентрации диоксида серы сопоставлено с расположением зон повреждения леса на территории, где распространяются выбросы НГМК в атмосферу. Характеристика зон повреждения растительности и их границы приводятся по результатам исследований, приведенных в работе [3]. В зависимости от состояния лишайникового покрова на обследованной территории выделено пять зон с разной степенью повреждения растительности.

I — зона максимального повреждения (лишайниковая пустыня) вытянута в юго-восточном направлении на 50—55 км и охватывает почти всю долину р. Рыбная. Древесный ярус практически полностью состоит из погибших деревьев, кустарники сильно повреждены (до 60 % — усохшие); повреждение кустарничков и трав — 75 %. Рассчитанная нами средняя за вегетационный период концентрация диоксида серы для южной границы этой зоны $C_{в.п} > 100$ мкг/м$^3$ и достигает в ближних окрестностях НГМК 400—500 мкг/м$^3$ (до 900 мкг/м$^3$ на удалении 3 км).

II — зона сильного повреждения простирается на ЮВ от 55 до 85 км. Здесь в древесном ярусе преобладают погибшие и усыхаю-

шие деревья, усыхает 20—50 % кустарников; в травяно-кустарничковом ярусе повреждено до 40 %; покрытие лишайников не превышает 1—5 %.

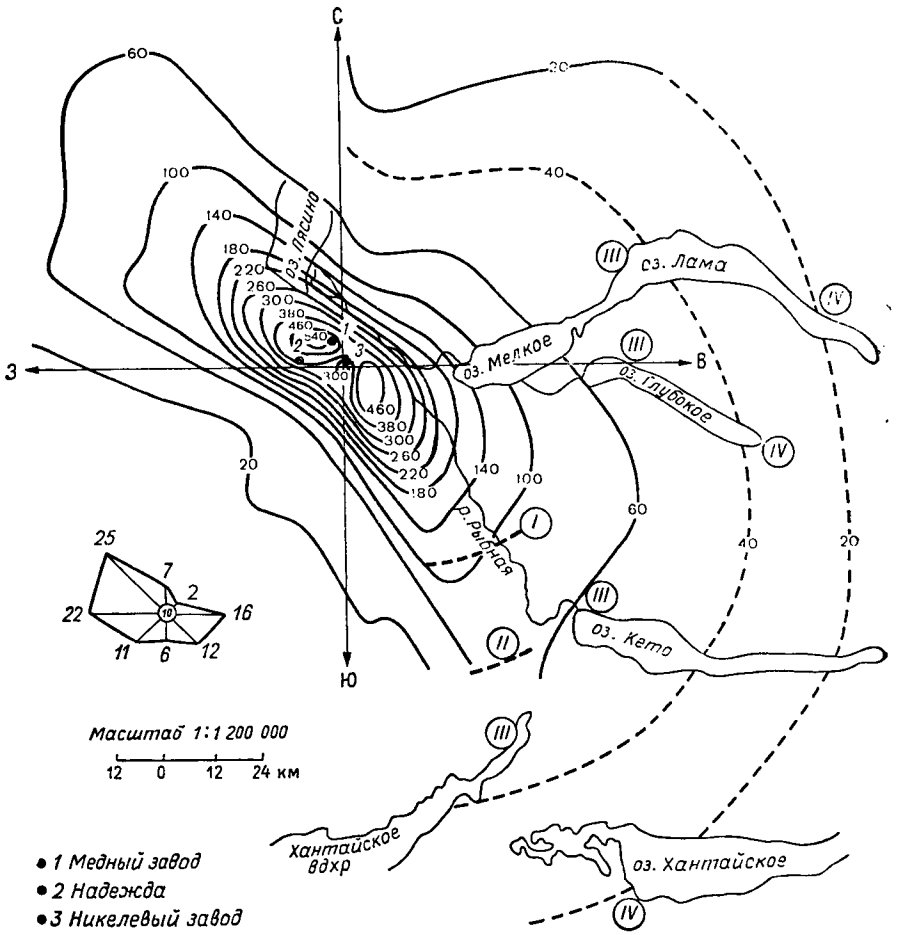



Рис. 4. Расчетное поле средней за летний период концентрации $SO_2$ (мкг/м³) в окрестностях Норильска.

Границы зон поражения: *I* — полное, *II* — сильное, *III* — среднее, *IV* — слабое.

Расчетное значение концентрации диоксида серы $C_{в.п} = 50—80$ мкг/м³.

III — зона среднего повреждения располагается в северных окрестностях Хантайского водохранилища (100 км на юг от НГМК); в западной части котловины оз. Лама и оз. Глубокое (60 км на восток от НГМК), в западной части котловины оз. Кета (в 80 км на ЮВ от НГМК).

Соответственно расчетное значение $C_{в.п}$ для этих районов составило 50—60 мкг/м³.

Здесь в древесном ярусе — до 50 % погибших лиственниц, наблюдается пожелтение хвои ели и листьев березы; состояние кустарничкового яруса удовлетворительное; поврежденных растений не более 10 %. Улучшается состояние лишайникового покрова: отмечено до 34 видов лишайников с площадью покрытия до 20—40 %.

IV — зона слабого повреждения наблюдалась южнее оз. Хантайское (150 км на ЮВ от НГМК), восточнее окрестности оз. Лама и оз. Глубокое (100 км на восток). В этих районах расчетное поле концентрации $SO_2$ характеризуется изолинией 20 мкг/м³. Растительность здесь практически без признаков повреждений, только в древесном ярусе отмечаются лиственницы с пожелтевшей хвоей. Лишайниковый покров довольно развит, растения средних размеров, площадь покрытия увеличилась до 70 %. Отмечено более 34 видов лишайников.

Границы зоны слабого повреждения не установлены, и она переходит в условно чистую зону, где растения не имеют видимых признаков повреждения, лишайниковый покров характеризуется значительным видовым разнообразием — до 96 видов с общим покрытием до 80—90 %.

В заключение сопоставим значения концентрации диоксида серы на границах зон с различной степенью повреждения леса, полученных для трех рассмотренных регионов (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что уровни загрязнения атмосферного воздуха диоксидом серы по каждому из трех промышленных объек-

*Таблица 2*

**Значения средней за вегетационный период концентрации диоксида серы ($C_{в.п}$) на границах раздела зон с различной степенью повреждения леса в окрестностях нескольких никелевых комбинатов**

| Район исследований | $C_{в.п}$ максимальные на удалении 3—4 км (мкг/м³) | $C_{в.п}$ на границах зон поражения леса (мкг/м³) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Полное — сильное | Сильное — среднее | Среднее — слабое | Без видимого повреждения |
| Мончегорск | 250 | 125 | 60 | 45 | <20 |
| «Печенганикель» | 200 | 100 | 60 | 40 | 13 |
| Норильск | 900 | 75—100 | 35—40 | 20—30 | <20 |

тов, соответствующие определенной степени поражения растительности, достаточно близки между собой. Исключение составляют более низкие значения концентраций диоксида серы, полученные для зоны слабого поражения леса в окрестностях г. Норильска. Это, по-видимому, связано с естественными экстремальными условиями произрастания древостоев, которые повышают их чувстви-

тельность к неблагоприятному воздействию промышленных выбросов. В целом же значения концентраций фитотоксикантов, рассчитанные для зоны слабого поражения, лежат в пределах общепринятых допустимых для растений концентраций этого вещества в приземном слое атмосферы [10, 17].

Следовательно, значения концентраций $SO_2$ в приземном слое атмосферы можно принять в качестве информативного показателя, с достаточно высокой точностью характеризующего состояния древостоев в зонах техногенного воздействия.

Следует добавить, что сходные значения расчетных концентраций фитотоксиканта, полученные для неадекватных по почвенно-орографическим, лесорастительным и другим условиям регионов севера России, свидетельствуют о возможности широкого применения программного комплекса РСК для оценок загрязнения атмосферного воздуха и возможных ответных реакций на него лесных экосистем.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Берлянд М. Е., Генихович Е. Л., Чичерин С. С. Теоретические основы и методы расчета поля среднегодовых концентраций примесей от промышленных источников. — Тр. ГГО, 1984, вып. 479, с. 3—16.

2. Болтнева Л. И., Игнатьев А. А., Карабань Р. Т. и др. Воздействие пыле-газовых выбросов промышленных предприятий на сосновые северотаежные леса. — Экология, 1982, № 4, с. 37—43.

3. Власова Т. М., Филипчук А. Н. Выбор биоиндикаторов для организации локального мониторинга лесов в условиях аэротехногенного воздействия. — В кн.: Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие. — М., Госкомитет СССР по лесу, 1990, ч. IV, с. 6—16.

4. Влияние загрязнения воздуха на растительность. Причины, воздействие, ответные меры / Под ред. Х. Г. Десслер. — М.: Лесная промышленность, 1981. — 181 с.

5. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. — М.: Мир, 1979. — 200 с.

6. Дончева А. В. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. — М.: Лесная промышленность, 1978. — 97 с.

7. Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. — Киев: Наукова думка, 1978. — 248 с.

8. Ковалев В. И., Филипчук А. Н. Состояние лесов в зоне промышленного воздействия Норильского горно-металлургического комбината. — Лесное хозяйство, 1990, № 5, с. 36—40.

9. Комплекс программ расчета полей среднегодовых концентраций по данным о выбросах вредных веществ в атмосферу (комплекс РСК). Описание применения. — Донецк: Главинформцентр Донецкого Облисполкома, 1989, 88 с., № 2572322.00119—013101.

10. Методика определения предельно допустимых концентраций вредных газов для растительности / Составители В. С. Николаевский, Т. В. Николаевская. — М.: Государственный комитет СССР по лесу, Московский лесотехнический институт, 1988. — 15 с.

11. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. — Новосибирск: Наука, 1979. — 278 с.

12. Общесоюзный нормативный документ. Методика расчета концентраций в атмосферном воздухе вредных веществ, содержащихся в выбросах предприятий. ОНД-86. — Л.: Гидрометеоиздат, 1987. — 93 с.

13. Основы биологического контроля загрязнения окружающей среды. — Труды ИПГ, 1988, вып. 72.
14. Филипчук А. Н., Ковалев Б. И. Динамика усыхания предтундровых лесов в Норильском промышленном районе. — В кн.: Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие. — М., Госкомитет СССР по лесу, 1990, ч. IV, с. 29—37.
15. Цветков В. Ф. Повреждение лесов промышленными выбросами медно-никелевого комбината в Мурманской области. — В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Кировск, 1990, с. 185—196.
16. Цветков В. Ф. Эколого-биоценотические системы техногенной деградации еловых лесов Кольского полуострова. — В кн.: Проблемы лесоведения и лесной экологии. Ч. 2. М., 1990, с. 618—621.
17. Wentzel K. F. IUFRO — studies on Maximal $SO_2$ Emissions standarts to protect forests. In: B. Ulrich and J. Pankrath. Effects of Accumulation of Air Polutants in Forest Ecosystems, 1983, Reidel, Dordrecht, pp. 295—302.

## THE CRITICAL LEVELS OF THE ATMOSPHERIC SULPHUR DIOXIDE CONCENTRATIONS FOR FORESTS IN NORTHERN RUSSIA

***M. L. Gitarsky, Karaban, T. I. Sisigina***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

The quantitative relationship between sulphur dioxide concentration in the atmosphere and its effect on forest is proposed. It is based on simultaneous analysis of $SO_2$ concentrations averaged over vegetation period (AVP) and state of the trees located at various distances from three enterprises in Northern Russia (Pechenganikel, Monchegorsk and Norilsk). The AVP sulphur dioxide concentrations typical of the areas where the damage was insignificant varied within the generally accepted permissible range (i. e. less than 0.02 mg/m$^3$).

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТРАНСПИРАЦИОННОЙ ВЛАГИ ДУБА

***П. В. Елпатьевский, А. В. Власов***

*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН*

Большое внимание к химическому составу атмосферных осадков как индикатору антропогенного изменения геохимической нагрузки атмосферы вызывает необходимость изучения процессов формирования этого состава в нативных условиях. Для залесенных территорий среди других факторов может быть весомо значение транспирационных выделений растительности.

В процессе фотосинтеза растения транспирируют огромное количество воды. При создании 1 г сухого вещества дуб транспирирует 340 г воды [6]. Жидкость, заполняющая сосуды растений, представляет собой раствор с суммарной минерализацией, обусловленной органическими и неорганическими соединениями, достигающей 0,1—0,4 % [7]. Испарение таких растворов может сопровождаться как неизбежными «потерями» веществ растениями, так и «целенаправленным сбросом» избыточных количеств элементов.

Спектр веществ и элементов, присутствующих в транспирационной влаге, очень широк. Состав транспирационных выделений по своей природе имеет, вероятно, двойственный характер: с одной стороны, он определяется генотипической программой организма, а с другой — «давлением» условий произрастания. Исследования Г. Е. Немерюка [8] показали, что, например, конденсаты транспирационной влаги галофитов содержат сульфатов, хлоридов, натрия в 3—4 раза больше, чем выделения злаков. Для галофитов, как известно, характерна высокая концентрация солей в соке. Составом выделений растения отражают различия в содержании компонентов в почве [4, 5, 15]. Перенос микроэлементов из субстрата в атмосферу прослежен с использованием радиоактивных трассеров [14], причем для биофильного цинка процесс идет интенсивнее, чем для свинца. С этим же процессом биогенного обогащения приземного слоя паро-газовой оболочки биофильными элементами связаны относительно высокие концентрации калия в дождях, выпадающих над большими залесенными пространствами. Обогащение калием, а также сульфатами, кальцием установлено для осадков одного из самых больших лесных массивов на земном шаре — бассейне Амазонки [20]. Импакторные сборы аэрозолей показали, что калием обогащены наиболее тонкие (0,25—1 мкм) частицы, которые авторы [18] рассматривают как продукт газово-твердофазных переходов, конденсирующих выделения растительности.

Обогащение калием дождей отмечено и в Сихотэ-Алине. Сборы дождей на разном удалении от побережья [3] характеризуются понижением концентраций натрия и повышением — калия, что вызывает увеличение отношения K/Na от 0,10—0,28 до 2—3 на расстоянии 65 км от побережья. В транспирационной влаге разных растений отношение K/Na колеблется в пределах 0,44—2,3 [8, 9]. Кроме калия, аэрозольный компонент атмосферы над лесными биомассами обогащен фосфором, серой. Факторный анализ состава аэрозолей, отобранных в Амазонии, позволил считать основным источником K, P, S, Ca, Mg растительность [13, 17]. Обширные лесные пространства трансформируют геохимическую нагрузку проходящих над ними воздушных масс.

Наряду с катионами растительность выделяет в атмосферу многие летучие органические вещества. В настоящее время идентифицировано более 70 органических летучих соединений [16], выделяемых растениями. Как показали детальные измерения в ле-

сах с наивысшим запасом биомассы, концентрации одного из терпенов — изопрена — в воздухе на уровне крон максимальны в середине дня, уменьшаются к заходу солнца и близки к нулю перед рассветом, т. е. их поступление в воздух регулируется физиологической активностью растений [19]. Вымывание органических компонентов дождями объясняет постоянное присутствие в них растворенного $C_{орг}$, хотя и в небольших количествах. Вероятнее всего, для каждого типа растительности характерна специфическая «внутриэкосистемная» атмосфера, создаваемая эмиссией комплекса органических соединений и ионов в определенных соотношениях.

## Методика и объекты исследований

Изучен химический состав транспирационной влаги основной древесной породы лесов низкогорья Сихотэ-Алиня — дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch.). Для сбора влаги использовалась установка, состоящая из: 1) бокса из полиэтиленовой пленки, изолирующего ветку с суммарной первоначальной площадью листовой поверхности 190 дм$^2$; на входе и выходе из бокса помещались аэрозольные фильтры АФА-XII-20; 2) бытового кондиционера, радиатор которого помещался в емкость с хладоагентом; 3) серии стеклянных холодильников, по змеевикам которых циркулировал хладоагент с температурой —6 и —10 °С; 4) микронасоса, обеспечивающего циркуляцию хладоагента; 5) аспиратора, прокачивающего воздух из бокса через холодильники со скоростью 40 л/мин.

Пары воды из бокса после прохождения через аэрозольный фильтр конденсировались в виде инея в холодильниках, которые периодически оттаивались, и влага стекала в приемную емкость. Транспирационная влага отбиралась пробами по 0,5 л, для чего требовалось от 23 ч прокачки в начале работы и до 14 ч в конце. Отбор выполнялся с 8 по 21 июня и совпал с периодом активного наращивания фотосинтезирующего аппарата и цветения. Всего отобрано 11 проб транспирационной влаги. Для сопоставления с транспирационными выделениями выполнен сбор влаги из воздуха в том же пункте, но вне бокса.

К сожалению, мощности аспиратора не всегда хватало для создания скорости обновления воздуха в боксе, равновесной со скоростью транспирации, вследствие чего на листьях и внутренней поверхности бокса образовывался конденсат. Объем конденсата в боксе превышал объем конденсата в холодильнике в 1,7—3 раза в солнечную погоду, в пасмурную отношение понижалось до 0,4. Как правило, конденсат в боксе был окрашен в буровато-зеленый цвет вследствие выщелачивания органических соединений из листьев и пыльцы.

Дуб, выбранный для эксперимента, находится на береговом валу озера с превышением над уровнем воды 1 м. Вал сложен галечниково-песчаным материалом, почвенный профиль в нем не

сформирован. Это дает основание считать, что минеральное питание дуб получает в основном из грунтовых вод и их капиллярной каймы, химический состав которых, вероятно, близок к озерным водам, которые также были проанализированы.

Для сопоставления использованы средневзвешенные данные анализов дождей трехлетних сборов на поляне в дубовом лесу, вне прямого воздействия растительности.

Все растворы, кроме транспирационной влаги, до анализа фильтровались через фильтр с размером пор 0,23 мкм. Определения хлоридов, сульфатов выполнялись нефелометрически, фосфатов — с молибдатом аммония [11], катионов — пламенной спектрофотометрией, микроэлементов — атомно-абсорбционной спектрофотометрией после концентрирования с использованием системы ДДК-натрия — хлороформ.

## Результаты

Изоляция листьев в боксе могла изменить функциональные характеристики фотосинтетической системы. Температура в боксе в солнечную погоду была на 2—3 °С выше внешней. Парниковый эффект проявился в более быстром наращивании листовой поверхности. За время изоляции модальный размер листьев в боксе увеличился от 12 до 46 см$^2$, а вне его — только до 35 см$^2$. Листья в условиях изоляции накопили больше хлорофилла, что оценивалось по более сильному светопоглощению этих листьев при длине волны 700 нм по сравнению с внешними. Вместе с тем, листья в боксе характеризуются меньшим запасом сухого вещества — 0,54 г/дм$^2$ по сравнению с 0,63 г/дм$^2$, поскольку парниковые условия не требовали интенсивного развития структурных тканей.

Извлечение влаги из прокачиваемого через бокс воздуха без учета конденсата в боксе менялось от 7,9—9,1 г/м$^3$ в начале работы до 12,4—15,2 г/м$^3$ в конце. Транспирирующая поверхность за это время увеличилась более чем в три раза.

Анализы показывают (табл. 1), что транспирационная влага дуба представляет собой раствор с суммарным количеством аналитически определенных ионов менее 10 мг/л. В анионной части преобладает хлорид-ион, в катионной — кальций. В близких количествах присутствуют калий и натрий. Почти все компоненты во влаге, сконденсированной из бокса, содержатся в более высоких количествах, чем во влаге, сконденсированной из свободной атмосферы. Последнюю можно было бы рассматривать как фоновую характеристику, своего рода «холостую пробу», и содержание компонентов в ней следовало бы вычесть из концентраций в транспирационной влаге. Но в реальной ситуации в приземном слое атмосферы залесенной территории невозможно выделить объем воздуха, не подверженный влиянию растительности. Изоляция транспирирующей поверхности в небольшом объеме бокса позволила сконцентрировать и контрастно проявить эффект перехода ионов в атмосферу с транспирируемой влагой. По сравнению с влагой

*Таблица 1*

**Химический состав изученных природных растворов**

| Компонент | Транспирационная влага | Влага из свободной атмосферы | Конденсат из бокса | Озерная вода | Дожди |
|---|---|---|---|---|---|
| pH | 5,62 | Не опр. | 5,54 | 6,80 | 4,15 |
| | | Концентрация (мг/л) | | | |
| $Cl^-$ | 1,7 | 0,25 | 3,3 | 5,8 | 3,1 |
| $SO_4^{2-}$ | 2,1 | 0,5 | 3,6 | 6,2 | 2,6 |
| $Ca^{2+}$ | 3,6 | 2,0 | 5,2 | 5,2 | 0,12 |
| $Mg^{2+}$ | 0,08 | 0,08 | 1,06 | 0,76 | 0,49 |
| $Na^+$ | 1,2 | 1,13 | 1,1 | 5,0 | 2,6 |
| $K^+$ | 1,0 | 0,15 | 4,4 | 0,73 | 0,19 |
| | | Концентрация (мкг/л) | | | |
| P | 27 | Не опр. | 106 | 29 | Не опр. |
| Cu | 5,1 | 1,0 | 4,1 | 2,3 | 3,0 |
| Zn | 48 | 4,6 | 46 | 25 | 12 |
| Fe | 76 | 9,6 | 44 | 9,5 | 15 |
| Mn | 6,2 | 3,2 | 18 | 2,3 | 4,6 |

из свободной атмосферы транспирационные выделения обогащены биофильным калием и элементами с низкой биофильностью — натрием и хлорид-ионом. В меньшей степени переносится кальций, не переходит магний. Следует отметить, что таким путем в воздух поступают не только макроэлементы, но и биофильные микроэлементы. Степень обогащения цинком, железом выше, чем компонентами основного солевого состава.

Транспирационная влага после контакта с живыми растительными тканями (конденсат из бокса) существенно меняет химический состав в результате выщелачивания элементов из листьев, пыльцевых клеток (время пробоотбора совпало с периодом цветения дуба). В наибольшей степени выщелачиваются магний, калий, фосфор, марганец — наиболее биофильные элементы. При нормальном режиме вегетации их потерь в таком количестве не происходит, но они сравнительно слабо закреплены в органических компонентах, переходят в раствор при смачивании избытком воды. Эти элементы могут присутствовать в растворе как в ионной форме (калий), так и в составе сложных растворимых органических и органо-минеральных соединений. В меньших количествах поступают в смачивающие воды кальций, хлориды, сульфаты — либо в силу прочной связи с органическими веществами (кальций), либо в силу того, что избыточные количества в достаточной сте-

пени удаляются транспирационным путем. Аналогичное объяснение можно отнести и к натрию, концентрации которого в растворах конденсата из бокса ниже, чем в конденсатах транспирационной влаги. Металлы-микроэлементы (Zn, Cu, Fe), выщелачиваемые в меньших концентрациях, нежели выносимые транспирацией, прочно связаны в тканях листьев.

Сравнение химического состава транспирационной влаги и озерной воды, которая в нашем случае рассматривается источником минеральных компонентов, показывает, что калий и все микроэлементы при транспирации сбрасываются в более высоких концентрациях, чем содержатся в озерной воде; это свидетельствует о высоко избирательном извлечении элементов с соотношением концентраций, близким к единице и меньше. Кроме перечисленных, в эту группу входят фосфор и кальций. Несомненно, что с транспирацией теряется только часть поглощаемых элементов и действительная степень избирательности, т. е. биофильность этих элементов, намного выше наблюдаемых соотношений. Для натрия, магния, хлоридов, сульфатов соотношение концентраций в озерной и транспирационной воде обратное, что свидетельствует об ограничении их поглощения.

Суммарная минерализация транспирационной влаги близка к средневзвешенному значению минерализации осадков в виде дождя, собранных на прогалине в дубовом лесу в близком местоположении. Солевая нагрузка дождевых вод создается иным соотношением ионов. Дожди имеют натриево-магниевый катионный состав, обусловленный поступлением морских аэрозолей (пункт сбора находится в 1,5 км от побережья Японского моря), транспирационная влага — кальциево-натриевый. Концентрации кальция в дождях в 30 раз ниже, чем в транспирационных выделениях, калия — в 5 раз. Анионные комплексы в более высоких концентрациях присутствуют в дождях. Микроэлементов в несколько раз больше в транспирационной влаге, чем в осадках в виде дождя.

Из этих соотношений можно видеть, что химический состав дождевой влаги в пункте сбора определяется несколькими факторами. Основные из них: поступление морских аэрозолей и транспирационные выделения, которые, поступив во «внутриэкосистемную» атмосферу, при выпадении осадков разбавляются влагой, несущей комплекс других химических компонентов. Кроме того, существенная, но трудно определимая часть химических элементов транспирационных эмиссий остается в лесной экосистеме при конденсации влаги, образовании росы и импакции частиц при «фильтрации» воздуха через большую площадь листовой поверхности. Можно считать основную часть транспирационных выделений внутрисистемными потоками с высокой скоростью оборота веществ.

## Заключение

Приведенные материалы ввиду их небольшого объема и кратковременности наблюдений можно рассматривать как предварительные. Несомненно, видовое разнообразие химического состава транспирационных выделений велико и вполне вероятна их фенологическая изменчивость. Определенные нами концентрации как макроэлементов, так и микроэлементов, как правило, по абсолютным значениям меньше, чем приводимые в литературе [1, 8, 9, 12]. Причина различий заключается, вероятнее всего, в использовании нами аэрозольного фильтра, который пропускал только паро-газовую фазу, удаляя аэрозоли. В упомянутых работах в конденсат включались аэрозоли, поступающие под конденсирующую поверхность с притоком внешнего воздуха. Может быть, поэтому транспирационная влага, отобранная в аридных условиях [1], имеет столь высокую минерализацию: 60—80 мг/л. Суммарная минерализация наших проб в четыре раза меньше величины, использованной Л. Г. Бондаревым [2] для оценки глобальных миграционных потоков. Принимая полученную нами величину суммарной минерализации транспирационной влаги равной 10 мг/л, а эвапотранспирацию — примерно 300 мм, мощность транспирационного потока можно определить равным 3 т/(км$^2$·год). Но остается неопределенной и трудно определимой циклическая часть этого потока, возвращающаяся в геосистему или поступающая из соседних.

Транспирационный вынос элементов в атмосферу во многом определяет геохимическую специфику приземного слоя паро-газовой оболочки, выражающуюся в химическом составе атмосферных осадков, придавая им способность отражать ландшафтно-геохимические характеристики конкретной ландшафтно-геохимической системы [10], но, конечно, вне влияния антропогенных факторов. Последние зачастую становятся доминирующими в химии атмосферы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ахмедсафин У. М., Гребенюков П. Г., Иванов В. Н. О влиянии транспирации растений на химический состав атмосферных осадков. — Вестн. АН Каз. ССР, 1978, № 3, с. 49—53.

2. Бондарев Л. Г. Роль растительности в миграции минеральных веществ в атмосферу. — Природа, 1981, № 3, с. 86—90.

3. Качур А. Н. Некоторые особенности химического состава атмосферных осадков в связи с техногенезом. — В кн.: Геохимия зоны гипергенеза и техническая деятельность человека. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 28—47.

4. Колотов В. А., Киселева Е. А., Рубейкин В. З. К вопросу о вторичном рассеянии рудных месторождений. — Геохимия, 1965, № 7, с. 878—880.

5. Колотов В. А., Рубейкин В. З. Геохимические аспекты влияния локальных объектов на биогеоценозы. — В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М.: Наука, 1987, с. 82—87.

6. Лархер В. Экология растений. — М.: Мир, 1976. — 384 с.

7. Либберт Э. Физиология растений. — М.: Мир, 1976. — 384 с.
8. Немерюк Г. Е. Миграция солей в атмосферу при транспирации. — Физиология растений, 1970, т. 18, вып. 4, с. 673—679.
9. Погребняк Ю. Ф., Сусленкова Р. М., Толочко В. В. Роль транспирации растений в формировании состава дождевых вод. — ДАН СССР, 1983, т. 272, № 4, с. 968—970.
10. Рубейкин В. З. К вопросу о формировании химического состава атмосферных осадков — ДАН СССР, 1970, т. 191, № 4, с. 931—934.
11. Унифицированные методы анализа вод СССР. — Л.: Гидрометеоиздат, 1978. — 144 с.
12. Шпейзер Л. М., Зуева М. А. Роль транспирационной воды в миграции химических элементов. — В кн.: Природные условия и ресурсы некоторых районов МНР. Тез. докл., Братислава, 1985, с. 44—46.
13. Artraxo P., Storms H., Bruyneel F. Composition and sources of aerosols from the Amazon Basin. — J. Geophys. Res., 1988, vol. 93, N 2D, p. 1605—1615.
14. Beauford W., Barber J., Barringer A. K. Heavy metal release from plants into atmosphere. — Nature, 1976, vol. 256, p. 35—37.
15. Curtin G. C., King H. D., Mosier E. L. Movement of elements into the atmosphere from coniferous trees in subalpine forests of Colorado and Idaho. — J. Geochem. Exploration, 1974, vol. 3, p. 245—263.
16. Isidorov B. V., Zenkevich J. G., Ioffe B. V. Volatile organic compounds in the atmosphere of forest. — Atmosph. Envir., 1985, vol. 19, p. 1—8.
17. Lawson D. R., Winchester J. W. Sulfur, potassium and phosphorus associations in aerosols from South America rain forests. — J. Geophys. Res., 1979, vol. 84, p. 3723—3727.
18. Orisini C. Q., Netto P. A., Tabacniks M. H. Preliminary date on atmospheric aerosol of Amazon Basin — Atmosph. Environ., 1982, vol. 16, p. 2177—2184.
19. Rassmussen R. A., Khalil M. A. K. Isopren over the Amazon Basin. — J. Geophys. Res., 1988, vol. 93, p. 1417—1421.
20. Stallard R. F., Edmond J. M. Geochemistry of the Amazon. 1. Precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the of peak discharge. — J. Geophys. Res., vol. 86, p. 9844—9858.

## OAK TRANSPIRATION WATER CHEMISTRY

***P. V. Elpatyevsky, A. V. Vlasov***

*Pacific Institute of Geography, Far East Branch of Russian AS*

Transpiration water was analyzed in Mongolian oak stand (*Quercus mongolica* Fisch.) located at Sikhote-Alin region (Far East of Russia). It was shown that total mineralization reached 10 mg/l and content of the majority of elements was several times as much as that in the atmosphere water particles captured outside the stand. Thus, transpiration should be considered as a significant process contributing to biogeochemical cycle.

# КОНЦЕПЦИЯ ГЛУБИННОЙ ЭКОЛОГИИ (КРИТИКА)

*Б. Зейде*

*Арканзасский Университет, США*

*Ф. Н. Семевский*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

## Глубинная экология

В последние сто-двести лет естествознание стремительно шло вперед. Это привело к повышению уровня жизни в богатых развитых странах и к росту популяции в остальных. Естественно, среда обитания человека изменилась. Возникли новые проблемы. Возникли глобальные изменения биосферы с трудно предсказуемыми последствиями. Исчезает дикая, не тронутая человеком природа. Вытесняется большое количество видов растений и животных, в основном в связи с уничтожением их мест обитания. Наивная вера в наступление царствия Божьего на земле в результате технического прогресса рассеялась. Возникло общественное движение зеленых. Возникла идеология глубинной экологии. Нам кажется, что эти идеи недостаточно известны у нас, и поэтому прежде, чем излагать собственную точку зрения, мы их здесь вкратце опишем.

Прогресс человеческой этики проявился в истории в форме развития демократии, в признании сначала собственных изначальных прав, прав группы, нации, расы, человека вообще и, наконец, природы [2].

Основоположник глубинной экологии Леопольд [1] считал, что животные и растения имеют право на существование независимо от эгоцентрических устремлений человечества. Важной составной частью глубинной экологии является положение о том, что в сложных системах любые изменения опасны, и поэтому идеалом является девственная природа. Воззрение зеленых делится на два направления. Радикальное крыло считает, что существующие общественные институты создают общество потребления, неспособное выйти из тупика, в который оно зашло. Необходима радикальная ломка общественных отношений. Например, раздробление современных национальных государств на атомарные единицы, существование которых будет непосредственно связано с их природоохранной политикой, или передача управления женщинам, которые, как более домовитые и консервативные, обеспечат бережное отношение к природе.

Второе крыло, более умеренное, надеется найти решение экологических проблем в рамках существующей политической системы.

## Гносеология и глубинная экология

Глубинная экология, как мы видим, претендует на смену целевых установок и в этом смысле оправдывает эпитет «глубинная». Движение зеленых — это общественное движение, а любое новое общественное движение (как бы наивна ни была с точки зрения специалиста его идейная база) заслуживает самого пристального внимания, так как угрожает разрушением существующего и плохо или хорошо функционирующего общественного устройства

Современная гносеология — это позитивизм, который говорит, что истинная сущность вещей нам недоступна. Различные метафизические системы — это модели мира, и лучшая из них — это научная модель мира, просто как наиболее разработанная, наглядная и непротиворечивая. Оценочные суждения, на которых основывается идеология, либо бессмысленны с точки зрения логики, либо, в лучшем случае, просто являются сообщениями о предпочтениях одного лица или группы лиц. Бессмысленно рассматривать вопрос об их истинности, но в соответствии с принципами прагматизма одни из них могут приводить к желаемым результатам, другие нет.

Авторам нравится частный случай гносеологии, который возникает из принципа оптимальности. В этом случае картина мира истинна в том смысле, что она обеспечивает ее носителям выживание, сохранение. Человек, по крайней мере с одной стороны, продукт эволюции, и его сознание доставляет ему возможно более высокий коэффициент размножения. Картина мира в сознании не является отражением мира, но находится с ним в глубоком структурном соответствии, хотя и включает солепсистские элементы (т. е. нигде, кроме как в сознании, несуществующие объекты, такие, как страх, боль и оценки). Оценочные суждения могут основываться на авторитете (религия) или на широко распространенных предпочтениях (демократические или социалистические идеи). Человек, когда ему кажется, что он следует своим желаниям, на самом деле выполняет жесткие директивы, выработанные у его древних предков естественным отбором для максимизации размножения. Однако с того момента, как его нейронные цепи, выработанные естественным отбором для реализации жестких программ, стали использоваться для логических операций (момент возникновения человека разумного), по крайней мере часть людей стала менее слепо следовать этим директивам.

Общественные мнения — также продукт эволюции и оптимальны по отношению к критерию собственного выживания, сохранения. Условия эволюции (определение соотношения между консерватизмом и изменчивостью, широта спектра возможных состояний и отбор) в данном случае не обеспечивают таких поразительных результатов, как в случае научной и биологической эволюции, но все же достаточны, чтобы говорить об оптимальности. Одновременно они оптимальны в том смысле, что доставляют максимальный коэффициент размножения их носителям — личностям,

обществу. Авторам кажется, что обычно преобладающее значение имеет эволюционный процесс в сознании. Тогда общественные мнения слабо связаны с реальностью и не являются не только истинными, но даже хорошими в смысле хорошего опыта. Внутренняя противоречивость не мешает широкому распространению и сохранению систем мнений.

## Социальная база зеленого движения

Общественные мнения должны иметь нишу, т. е. группу людей, для которых данные мнения приятны, полезны, убедительны. У зеленого движения эта база чрезвычайно широка, так как в нас — в прошлом охотников, скотоводов и земледельцев — дикая, незахваченная, богатая природа вызывает радость и наслаждение. Этой дикой природы в силу роста населения и в силу роста потребления на душу населения становится меньше и меньше. Ручей, в котором мы в детстве ловили рыбу, превращается на наших глазах в сточную канаву. Мы достаточно основательно рассматриваем это как зло. Поскольку мы формируем возможно более высокую самооценку, мы, естественно, не склонны объяснять это зло собственным потреблением, а переносим вину на хозяина фабрики, которая загрязнила ручей, и на правительство, которое позволило это сделать. Если у нас возникают сомнения, на помощь приходят публицисты, которые внушают нам то, во что нам и без них хочется верить, т. е. что ухудшение природы не следствие нашего личного присутствия в ней, а безудержная жажда наживы хозяина фабрики и вопиющие ошибки правительства, и рассказывают сказки о безотходных технологиях. Это нам нравится, и если четвертая власть достаточно талантлива, невежественна и безответственна, мы не только платим за эту псевдоинформацию, но и поддерживаем зеленых, увеличивая иррациональную составляющую в действиях власти. Общественные мнения конкурируют между собой, и в конкуренции участвует научная концепция, сложная и скучная, и поэтому имеющая узкую социальную базу. Кроме того, общественным мнениям, претендующим на очевидность, приходится всерьез конкурировать с религиозным мировоззрением, истинным для верующих и достаточно авторитетным для неверующих, как мнением, приводившим в течение длительного времени к хорошей практике и направленным против любого общественного мнения, поскольку оно формирует образ врага.

## Альтернатива глубинной экологии

Проблемы, породившие глубинную экологию, вполне реальны. Человечество размножается в геометрической прогрессии и увеличивает душевое потребление. Ядерное оружие создает реальную угрозу самому существованию человечества. Человечество больно. Задачи, стоящие перед правительством, неизмеримо усложнились. Ни одно правительство на Земле не имеет программы выхода из

тупика, в который мы все глубже погружаемся. Похоже на то, что мы из него и не выберемся, и плотность человека на Земле стабилизируется естественным путем, так называемыми военными конфликтами малой интенсивности, голодом, наркоманией и пьянством.

Нам кажется, что единственной надеждой человека является отказ от ошибочных мнений, прежде всего от идей равенства и демократии. Мы давно поняли, что больного человека иногда может вылечить врач, но никогда — кухарка. Остается понять, что страну могут спасти мудрые правители, но никак не избираемые большинством демагоги. Усилия общества должны быть направлены на установление процедур, выдвигающих наверх умных и честных людей. Это, по нашему мнению, решение всех проблем, в том числе экологических. При этом не нужно менять ценности, так как хорошее функционирование — орудие системы — очевидное благо для всех. Если судить по результатам биологической эволюции, будущее за централизованными системами управления.

Имеется вполне состоятельная научная концепция — теория полезности, позволяющая находить оптимальное решение, золотую середину между удовлетворением спроса населения на промышленные и продовольственные товары и сохранением природы в рамках традиционной системы ценностей [1]. Платить должны не те, кто управляет и владеет производством, причиняющим ущерб обществу, но те, кто потребляет продукцию этого производства. В мудро управляемом обществе хорошие доходы соответствуют общественной пользе, и тем самым естественно осуществляются сдерживание размножения населения и естественный отбор, необходимый для предотвращения вырождения человека. Мудрое и честное правительство, опираясь на честных, талантливых и компетентных ученых, должно вмешиваться в этот процесс, чтобы по возможности устранить случайность и ненужные страдания.

Человек думает, что стремится к удовлетворению своих желаний, но при этом выполняет жесткие директивы, выработанные естественным отбором и направленные на максимизацию размножения. Мудрое правительство обязано помочь людям если не достигнуть счастья (это невозможно), то по крайней мере избежать лишних страданий. Спиртные напитки и наркотики, по мнению авторов, куда более важная проблема, чем все промышленные загрязнения вместе взятые, не говоря уже о благополучии кровососущих насекомых (не только не полезных, но и вредных для человека), столь беспокоющем идеологов глубинной экологии.

Глубинная экология ошибается, считая, что изменение любой системы опасно. Это вполне справедливо в отношении целенаправленных систем, какими являются организм и общественные институты постольку, поскольку они являются оптимальными и выполняемая ими функция полезна.

Нам кажется, что любые государственные системы в принципе способны эволюционировать в направлении совершенство-

вания процедур, улучшающих функционирование общественного организма, руководствуясь при этом не подражанием юридическим нормам соседей, безнадежно устаревшим и изначально почти ни на чем не основанным, кроме общественных заблуждений, и конкретным политическим положением, имевшим место в далеком прошлом, а современной научной моделью общества и христианской этикой.

## Заключение

Авторы пытались в данной заметке критиковать кажущуюся им ложной, в смысле плохого будущего опыта, концепцию глубинной экологии, используя методологию, давно и с успехом применяющуюся в исторических науках. Сущность этой методологии заключается в рассмотрении системы мотивов при анализе информации.

Главный недостаток настоящей работы заключается в том, что количественный вопрос рассматривается качественно. Однако использованный подход допускает количественное рассмотрение на основе моделей, включающих как сознание субмодель. Использование таких моделей для решения практических задач кажется достаточно перспективным.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Leopold A. The land ethic. In: A Sand County Almanac, Oxford University Press, New York, 1949.
2. Nash R. F. The Rights of Nature. A history of environmental ethics. Oxford University Press, New York, 1994.

# THE DEEP ECOLOGY CONCEPT (CRITICISM)

***B. Zeide***

*Univercity of Arkansas, USA*

***F. N. Semevsky***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

A contemporary environmental policy is based either on human opinions or on moral concepts. A deep ecology concept is an example of the latters. However, the opinions as well as moral principles are phenomena of human mentality. They are sufficient for developing a realistic ecological policy. The latter should be based on the science. Environmental economics should be involved in justifying the environmental policy.

# ОПЫТ СОЗДАНИЯ ИФОРМАЦИОННОГО ПРОЦЕССОРА ДЛЯ УНИФИКАЦИИ РАБОТЫ С ИНФОРМАЦИОННЫМИ ОБЪЕКТАМИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ

*Д. В. Иванов, Б. А. Кухта*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

## 1. Постановка задачи

Ввод результатов эксперимента или данных полевых наблюдений в ЭВМ для дальнейшей работы с ними является достаточно трудоемкой задачей. Следует учесть также, что из-за ее монотонности и однообразия повышается вероятность возникновения специфических ошибок: неправильного набора данных при вводе, пропуска или сдвига данных, присвоения значения одной величины другой и тому подобных. Корректировка ошибочных значений требует значительных затрат времени и далеко не всегда является полностью успешной. Другой проблемой является степень удобства работы с уже хранящейся в ЭВМ информацией: проведение различного рода поисковых операций, сортировки, необходимость наличия достаточно развитой системы помощи, справочника и т. д. Далее исходные данные должны быть введены в достаточно универсальной форме, допускающей, к примеру, обработку как с помощью собственных программ пользователя при наличии у него достаточной квалификации, так и с помощью существующих пакетов программ визуализации данных, статистического анализа (ППСА), электронных таблиц (ЭТ) и систем управления базами данных (СУБД), систем анализа временных рядов, а также в ряде случаев и экспертных систем (ЭС).

## 2. Программное решение задачи стандартизации взаимодействия «пользователь — ЭВМ» при работе с базами данных

Для решения проблем, возникающих при решении такого рода задач, одним из авторов настоящей статьи (Д. В. Ивановым) был разработан пакет программ, являющийся попыткой стандартизации интерфейса между пользователем и данными, хранящимися в ЭВМ. Данный пакет написан на языке программирования Си. Выбор языка программирования Си был обусловлен его возможностями, а также широким распространением на ЭВМ разных типов, т. е. в данном случае программы после соответствующих отладочных процедур могут быть установлены на компьютерах различных семейств. Пакет реализован на нескольких уровнях, что позволяет пользователям, обладающим разной квалификацией в области программирования и, в частности, работы с базами данных и знаний, использовать его в своей повседневной деятельности.

*Низший уровень* состоит из трех библиотек:

1) управления данными в формате, принятом в СУБД dBASEIII Plus (dBASE-формате);

2) управления выводом информации на экран и ввода ее с клавиатуры;

3) управления выводом на печать.

Выбор dBASE-формата был обусловлен его простой структурой, а также тем, что он в настоящее время является одним из наиболее распространенных: многие пакеты программ либо непосредственно работают с данными в этом формате, либо имеют в своем составе конверторы, позволяющие взаимодействовать с таким файлами. Этот уровень рассчитан на подготовленного пользователя — прежде всего разработчика автоматизированных информационных систем.

*Средний уровень* пакета состоит из двух составляющих:

1) библиотеки функций управления информационным объектом (данными и различными операциями над ними, допустимыми для данной ЭВМ) согласно его описанию, находящемуся во внешнем командном файле (frm-файле);

2) внешнего файла стандартных экранных форм — frm-файла, — описывающего информационные объекты.

Каждая из функций управления информационным объектом реализована с использованием всех трех библиотек предыдущего уровня и оперирует с одной или несколькими базами данных, одновременно организуя работу с информацией с использованием видеотерминала, клавиатуры и принтера. Написанная на этом уровне программа (информационный процессор) является интерпретирующей системой, управляющей объектами БД по алгоритму, реализованному в frm-файле, что позволяет существенно ускорить процесс отладки (намного сокращается число необходимых трансляций исходного текста программы). Структура frm-файла представлена на рис. 1.

Данный файл представляет собой последовательность стандартных инструкций, число которых, как правило, невелико. Эти инструкции описывают информационный объект и операции, которые можно выполнить во время работы с ним:

— специфичные для данной задачи размеры и окраску окон ввода—вывода, поиска, модификации, а также окон, связанных со вспомогательными базами данных (кодификаторами);

— ключевые клавиши, связанные с командами управления данным окном (вызов окна, связанного с данной БД, сортировка данных в окне и т. д.);

— систему меню (возможна многоуровневая);

— диалоговые команды работы с базой данных, разрешенные к применению в данном пункте меню;

— систему on-line помощи для данной задачи (возможна иерархическая — организованная в виде ориентированного графа);

— типы полей БД и координаты их расположения на экране;

— условия для проверки введенных данных или какие-либо другие операции, включая арифметические, которые необходимо выполнить с данными во время ввода.

Кроме того, в файле экранных форм реализована возможность работы с так называемыми файлами включения (что, по сути,

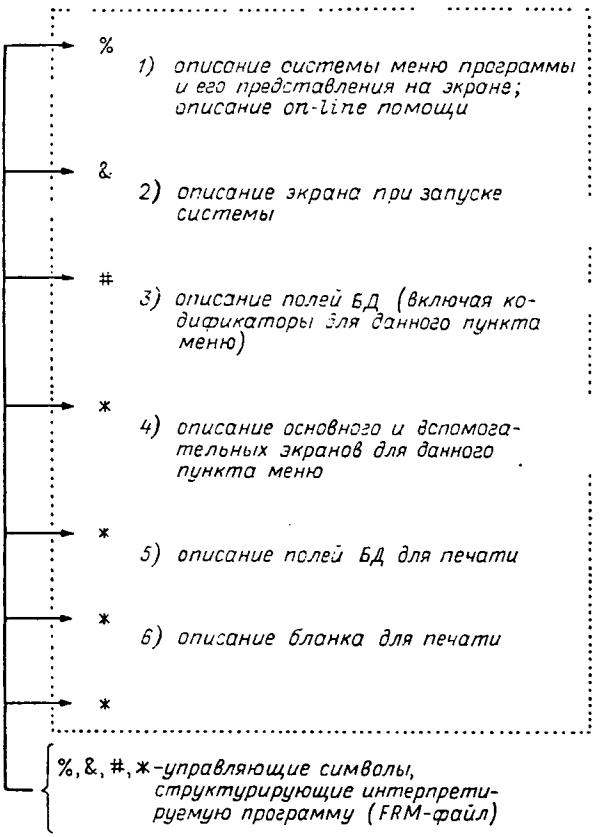



Рис. 1. Структура frm-файла, описывающего алгоритм работы с информационным объектом при работе на среднем или высоком уровнях реализации системы работы с базами данных.

Пункты *3—6* описывают объект БД (работу по какому-либо разделу меню); повторяются столько раз, сколько имеется разделов меню.

аналогично действию метакоманды $INCLUDE в языке MS FORTRAN или директиве препроцессора #include в языке Си).

Интерфейс с базами данных осуществляется как на основе меню, так и на основе бланков. В первом случае пользователь выбирает нужный раздел из списка; во втором случае на экране появляется некий шаблон с пустыми местами (описанный в п. 4 вы-

шеприведенной схемы), которые заполняются пользователем (возможно также их автоматическое заполнение с помощью вспомогательных БД-кодификаторов). Появляющиеся по мере эксплуатации системы отдельные программы обработки данных могут также подключаться к пакету — они встраиваются в соответствующие пункты меню.

*Высокий уровень* состоит из трех частей:

1) готового (реализованного в виде исполняемого модуля) информационного процессора;

2) файла описания информационного объекта — frm-файла;

3) системы вспомогательных утилит

Информационный процессор является реализованной на предыдущем уровне программой-интерпретатором, при написании которой реализованы наиболее часто встречающиеся при работе с базами данных процедуры. Файл описания информационного объекта на данном уровне также позволяет реализовать наиболее стандартные команды. Вспомогательные утилиты — это операции экспорта— импорта, упаковки БД после удаления записей, проверки целостности БД, создания БД, работы со структурой БД и замены содержимого данного поля по условию, а также сортировки записей БД, которые могут быть описаны в frm-файле как соответствующие отдельным пунктам меню. Аналогичным образом к системе могут быть добавлены собственные программы пользователя (например, обработки и визуализации данных), написанные на любом ему известном языке программирования. Этот уровень позволяет пользователю создавать систему ввода — вывода информации и ее первичной обработки. После описания файла экранных форм и при использовании готового информационного процессора можно сразу приступать к вводу и обработке информации: при запуске системы появляется титульный экран и пользовательское меню. При выборе нужного пункта меню происходит считывание соответствующего пункта frm-файла (см. рис. 1), причем размер необходимой памяти зависит от размера описанного объекта (число БД, полей и их длин, окон и их размеров). Далее пользователь, используя меню команд (разрешенных к применению в данном пункте меню), подает соответствующую команду, которая задает операцию, выполняемую над информацией. К настоящему времени опробованы в работе следующие команды работы с БД в режиме диалога: ввод, вывод и редактирование записи заданного номера; последовательный просмотр записей БД в обоих направлениях (вперед — назад); удаление и вставка новой записи; создание новой записи, идентичной уже существующей; работа в режиме «прокрутки» (browse+scrolling); поиск записей с заданным содержанием полей и дополнительный поиск с использованием логических операций И/ИЛИ; экспорт/импорт БД (включая результаты поиска) и слияние БД. Описываемая система высокого уровня позволяет работать с разветвленной системой директорий. Допускается также одновременная работа с несколькими БД и использование кодификаторов. К ее достоин-

ствам следует отнести достаточную легкость написания и отладки вышеописанного командного файла — файла экранных форм, что связано с отсутствием этапа компиляции и, как уже отмечалось выше, небольшим числом используемых инструкций. Информационным процессором поддерживаются все типы данных, принятые в СУБД dBASEIII Plus, а также целый тип данных; кроме того, при работе с числовыми полями можно задать режим заполнения пробелов нулями. При выполнении описанных выше команд информационный процессор использует описания экранных форм, сделанные пользователем в frm-файле.

После завершения работы по данному разделу меню занятая для работы с ним память ЭВМ освобождается. Такой режим работы позволяет динамически распределять память ЭВМ, а размер frm-файла не влияет на объем используемой памяти. Таким образом, происходит разделение системы на область данных, описываемую frm-файлом и программную область ЭВМ. Обладая такой структурой, информационная система допускает быстрое изменение параметров описания объектов, что обеспечивает существенное ускорение и наглядность при ее создании и сопровождении.

## 3. Создание системы сбора и обработки информации для целей интегрированного мониторинга загрязнения воздушной среды

Участие в Международной программе сотрудничества в области интегрированного мониторинга последствий загрязнения воздушной среды предполагает ежегодное представление результатов наблюдений в международный центр данных (г. Хельсинки) [15]. Методики полевых и лабораторных наблюдений по разделам программы и сжатая форма представления результатов обработки этих наблюдений — вторичных данных — являются стандартизованными и опубликованы в работе [15]. В связи с необходимостью выполнять эту работу в заданные сроки и на приемлемом уровне мы столкнулись с проблемой ее автоматизации. С другой стороны, непрерывно поступающие в наше распоряжение в значительном объеме первичные данные (носящие к тому же весьма разнородный характер), относящиеся в том числе и к работам по другим тематикам, желательно иметь в форме, всегда легко доступной для любого анализа. Это обстоятельство связано, в частности, с тем, что вторичные данные по некоторым программам, представляемые в Международный центр, являются настолько сжатыми, что значительная часть потенциально доступной интересной информации в них теряется.

Требования к такого рода экологическим СУБД были сформулированы в работе [2].

Для решения этой проблемы была использована описанная выше программа (информационный процессор), позволяющая организовывать некоторые основные операции с данными при работе

на ЭВМ достаточно однотипным образом для существенно разных по своему характеру задач (что соответствует третьему уровню реализации согласно вышеприведенному описанию). От пользователя не требуется глубоких знаний по операционной системе и программированию, хотя знакомство, пусть и поверхностное, с какой-либо СУБД является желательным.

При решении подобной задачи весьма существенным этапом является построение справочных словарей — кодификаторов, содержащих названия определяемых химических агентов, видовых названий живых организмов [8] и других параметров. В нашей работе за основу были взяты кодификаторы, издаваемые Центром кодирования североевропейских стран (Nordic Code Centre Stockholm) с учетом издаваемых в последние годы (Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им А. Н. Северцова Российской АН) пятиязычных словарей названий животных (см. по некоторым из них список литературы).

К настоящему времени подготовлены для ввода информации и частично находятся в стадии наполнения БД для всех подпрограмм (включая дополнительные), описанных в работе [15]:

— инвентаризация птиц и мелких млекопитающих (подпрограмма BB);
— инвентаризация растений (подпрограмма BV);
— климат (подпрограмма AM);
— химия воздуха (подпрограмма AC);
— химия осадков (подпрограмма DC);
— металлы во мхах (подпрограмма MC);
— химия осадков, прошедших сквозь крону (подпрограмма TF);
— химия осадков, стекающих по стволу (подпрограмма SF);
— химия почв (подпрограмма SC);
— химия почвенных вод (подпрограмма SW);
— химия грунтовых вод (подпрограмма GW);
— химия подземных вод (подпрограмма RW);
— химия озерных вод (подпрограмма LC);
— химия листвы (подпрограмма FC);
— химия опада (подпрограмма LF);
— гидробиология ручьев (подпрограмма RB);
— гидробиология озер (подпрограмма LB);
— повреждения лесов (подпрограмма FD);
— растительность (подпрограмма VG);
— эпифиты на стволах (подпрограмма EP);
— наземные зеленые водоросли (подпрограмма AL);
— микробиальное разложение (подпрограмма MB);
— инвентаризация древостоев (подпрограмма AR);
— проективное покрытие растений (подпрограмма PA).

Для всех подпрограмм в настоящее время реализованы процедуры обработки введенных данных с целью преобразования их во входной формат БД Международного центра. В настоящее время

ядро системы занимает приблизительно 4 Мегабайта дискового пространства.

Благодаря созданной системе в Институте глобального климата и экологии, который является российским фокальным центром Программы комплексного мониторинга, хранятся все первичные данные (в том числе и собранные другими институтами и заповедниками). Эти данные могут быть обработаны в соответствии с любыми задачами, стоящими перед исследователем. Для дополнительной статистической обработки (в соответствии с пожеланиями пользователя) могут быть использованы пакеты ститистической обработки данных STADIA или STATGRAPHICS [10], допускающие импорт данных, хранящихся в DBF-формате, и обладающие к тому же весьма развитыми средствами графического представления данных. Кроме того, пакет STATGRAPHICS (при наличии у пользователя системы программирования APL*PLUS, разработанной этой же фирмой) допускает свое дальнейшее развитие применительно к задачам, стоящим перед пользователем [20]. Для более специфических задач обработки и представления данных пользователь может использовать свои собственные программы или существующие стандартные библиотеки и пакеты численных методов, графики или динамического моделирования. Так, например, данные, содержащиеся в вышеописанных экологических БД, используются у нас при расчетах по программе $C_2$MOD (Compartmental Contents Modelling) — системе моделирования и оптимизации с использованием камерных моделей [13], описываемых обыкновенными дифференциальными уравнениями первого порядка с постоянными коэффициентами. При работе в режиме моделирования рассчитывается содержание какого-либо вещества в соответствующих камерах при заданных ритме и темпе поступления его в систему и с учетом трансформации его, протекающей в ходе химических или радиоактивных превращений. Вычисляется также и кумулятивное содержание $I$ в камерах за время $\tau$:

$$I(\tau) = \int_0^{\tau} C(t)\,dt,$$

где $C(t)$ — содержание вещества в камере в момент $t$. Если в системе протекают процессы радиоактивного распада, то произведение величины $I(\tau)$ на соответствующую константу радиоактивного распада дает количество актов радиоактивных превращений в данной камере. Данная система работает корректно и при решении жестких систем дифференциальных уравнений [7]. При работе в режиме оптимизации сначала выполняется глобальный поиск экстремума функционала [4, 6, 12], затем в «подозрительных» точках осуществляется поиск локального минимума с использованием стандартных алгоритмов [17].

## 4. Другие приложения информационного процессора

Вышеописанный информационный процессор был использован для организации БД по экологии Cladocera, Copepoda (Crustacea) и Rotatoria с целью проведения параметризации экологических ниш для представителей этих таксонов. Созданная система позволяет также работать как с единым целым с таксономическими единицами любого ранга. Каждый вид в БД характеризуется следующими экологическими признаками:

— видовая принадлежность;
— отношение к pH;
— температура среды обитания — воды;
— отношение к солености;
— сапробность;
— тип водоема;
— тип биотопа;
— географическое распространение.

Заполнение БД проводится как взятыми из доступной литературы, так и собственными данными. Таким образом, мы получаем достаточно полную характеристику экологической ниши данного вида, а также любого надвидового таксона. В настоящее время объем БД по Cladocera составляет 182 вида (практически вся фауна Голартики) [5].

Кроме того, информационный процессор был использован при создании системы поддержки фенолого-климатических баз данных, содержащих разнообразную информацию для географических точек, находящихся в различные времена на территории России—СССР—СНГ. Объем накопленной информации составляет в настоящее время приблизительно 40 Мегабайт дискового пространства. Дальнейшая специальная обработка данных проводится либо посредством ППП Statgraphics, либо с помощью программ пользователя.

Содержащиеся в этой системе данные позволяют, опираясь на многолетние (иногда более чем за сто лет) наблюдения, вести работу по выявлению связей между сезонными фенологическими явлениями в живой природе и соответствующими им предшествующими или совпадающими во времени метеоусловиями.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беме Р. Л., Флинт В. Е. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский — русский — английский — немецкий — французский. — М.: Рус. яз.; РУССО, 1995.

2. Воробьев Е. И., Резниченко В. Ю. Экоинформатика в ядерной энергетике. — М.: Энергоатомиздат, 1991.

3. Иванов А. И. Каталог птиц СССР. — Л.: Наука, 1976.

4. Коротаева Л. Н., Панишев А. В. Программа нахождения глобального экстремума функции многих переменных // Алгоритмы и программы случайного поиска. — Рига: Зинатне, 1969, с. 179—189.

5. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. — М.; Л.: Наука, 1964.

6. Растригин Л. А. Случайный поиск. — Рига: Зинатне, 1965.
7. Ракитский Ю. В., Устинов С. М., Черноруцкий И. Г. Численные методы решения жестких систем. — М.: Наука, 1979.
8. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Лобанов А. Л., Смирнов И. С. Биоразнообразие и возможности его анализа с применением компьютерных банков данных // Биоразнообразие — степень таксономической изученности. — М.: Наука, 1994.
9. Соколов В. Е. Пятиязычный словарь названий животных. Млекопитающие. Латинский — русский — английский — немецкий — французский. — М.: Рус. яз., 1984.
10. Тюрин Ю. Н., Макаров А. А. Анализ данных на компьютере. — М.: ИНФРА-М, Финансы и статистика, 1995.
11. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. — Л.: Наука, 1981.
12. Ясинский Ф. В., Кустачева Л. С., Романова Т. В. и др. Пакет программ для ЕС ЭВМ по статистической оптимизации и оценка их эффективности // Численные методы и их реализация на ЭВМ. — Иваново: Изд-во Ивановского гос. ун-та, 1989, с. 122—169.
13. Anderson D. H. Compartmental modeling and Tracer Kinetics // Lecture Notes in Biomethematics. Vol. 50. — Berlin: Springer-Verlag, 1983.
14. Soderman G. (ed.). Code List DA, Analytical Determinands, Version 89492-GS. — Helsinki: Nordic Code Centre, Environmental Data Centre, 1989.
15. Manual for Integrated Monitoring: Programme Phase 1993—1996. — Helsinki: Environment Data Centre; National Board of Water and the Environment, 1993.
16. Osterdahl E. Code List B4, Vascular Plants, Version 85055-EO. — Stockholm: Nordic Code Centre, Swedish Museum of Natural History, 1985.
17. Press W. H., Flannery B. P., Teukolsky S. A., Vetterling W. T. Numerical Recipes: The Art of Scientific Computing. — Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
18. Rosen S. Code List M2, Bryophytes, Version 88163-SR. — Stockholm: Nordic Code Centre, Swedish Museum of Natural History, 1988.
19. Skold K., Stengard E. (eds.). Code List L2, Lichenes, Version 90091-ES. — Stockholm: Nordic Code Centre, Swedish Museum of Natural History, 1990.
20. Statgraphics: Statistical graphics system. User's Guide. — Rockville, Maryland: Statistical graphics corporation, 1987.

# THE EXPERIENCE IN DEVELOPING INFORMATION PROCESSOR TO UNIFY OPERATIONS WITH INFORMATION OBJECTS OF ENVIRONMENTAL NATURE

***D. V. Ivanov, B. A. Kukhta***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

The information processor described in this article is a universal programme that operates with environmental data stored in dBASE format. It allows us to input, search, edit and sort the data elements as well as to select, save, copy, subdivide and unite data arrays. The external programmes can be easily used in data processing through a user menu system. Friendly interface is provided. The information processor is already employed to operate with monitoring data of the International Cooperative Programme on Air Pol-

lution Effects on Ecosystems (UN/ECE) as well as to compile and operate with climatological and phenological database developed in the Institute of Global Climate and Ecology (Moscow, Russia).

# АНАЛИЗ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ ПРИРОСТА БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ПРИ ПОТЕПЛЕНИИ

*А. О. Кокорин*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

## Введение

Бореальные леса и лесные почвы являются гигантским резервуаром углерода (в России — более 250 млрд. т С, что в 400 раз превышает ежегодный антропогенный выброс $CO_2$ в стране, равный 650 млн. т С/год). Их реакция на климатические изменения может в значительной мере «компенсировать» антропогенную эмиссию $CO_2$ [3, 4, 26, 28, 29]. Это нашло отражение в Рамочной конвенции ООН об изменении климата (Рио-де-Жанейро, 1992 г.), где были признаны равноценными усилия государств по снижению выбросов или увеличению поглощения $CO_2$.

В настоящее время во многих странах активно разрабатываются соответствующие глобальные и крупномасштабные модели, причем лесам России в них неизменно отводится одна из важнейших ролей. Эти модели можно подразделить на три группы.

1. Инвентаризационно-балансовые модели для расчета текущих потоков $CO_2$ в системе почва — лес — атмосфера, где степень дисбаланса (вызванного «неравновесной» возрастной структурой лесов, пожарами, вырубками или увеличением площадей лесов) определяет нетто-поток $CO_2$. Согласно полученным оценкам, леса России и Канады являются нетто-стоком $CO_2$, равным 65—500 и около 100 млн. т С/год [5, 20, 26, 27, 29].

2. Модели, имитирующие крупные лесохозяйственные мероприятия (посадки, изменение технологии рубки, противопожарные меры). В России при их реализации на территории в несколько десятков миллионов гектаров они в течение нескольких десятилетий могут давать ежегодную консервацию углерода, достигающую 500 млн. т С/год. Однако столь крупномасштабные мероприятия требуют огромных затрат и в ближайшее время, по-видимому, нереальны [4, 21, 28, 29].

3. Динамические модели, имитирующие отклик лесных экосистем на климатические изменения [4, 10, 25, 26, 28, 30]. В этих моделях обычно предполагается «равновесность» баланса углерода в определенный момент времени, например в доиндустриальную эпоху. При потеплении, удлинении вегетационного периода

и росте концентрации $CO_2$ увеличивается как скорость роста биомассы (добавочное накопление углерода), так и скорость разложения опада, подстилки и гумуса (эмиссия $CO_2$). В перспективе возможно изменение повторяемости лесных пожаров. Согласно проведенным расчетам, сейчас «климатический» сток $CO_2$ в России составляет 50—200 млн. т С/год [4, 26, 29]. Однако уже в ближайшие десятилетия он может возрасти до 0,5—1,0 млрд. т С/год [26, 28]. Это означает, что для России именно «климатический» сток $CO_2$ в лесах и лесных почвах может стать главным компенсирующим фактором, и имеющиеся модели требуют тщательной проработки и верификации.

В данной работе изучаются модельные параметры, характеризующие прирост древесины, вызываемый потеплением (ПВП). Неопределенности указанных выше значений потоков во многом обусловлены именно неточностью данных о ПВП.

Ниже рассматриваются три этапа работы:

— экспериментальная оценка зависимости между радиальным приростом древесины в Сибирской тайге и потеплением;

— анализ имеющихся данных о ПВП и их сопоставление с результатами наших измерений;

— оценка влияния изменений ПВП на общий сток $CO_2$ в лесах России, которая проводится с помощью соответствующей динамической модели.

## 1. Экспериментальная оценка влияния потепления на прирост древесины

Радиальный прирост древесины был выбран по следующим причинам. 1. Запас углерода в живой биомассе в основном сосредоточен в древесине, и именно этот запас обычно фигурирует в модельных расчетах. 2. Исследования, проведенные в Европейской части России и на Урале, свидетельствуют о явной зависимости радиального прироста от климатических условий [15, 18, 20]. 3. Имеется отлаженная методика проведения работ, измерения дешевы и просты, что позволяет охватить большое число деревьев и исключить влияние индивидуальных особенностей [19, 22].

1.1. *Экспедиционные работы.* Отбор проб — радиальных кернов древесины — выполнялся в 1990—1991 гг. в рамках темы Госкомгидромета СССР, посвященной исследованию влияния загрязняющих веществ и климатических изменений на окружающую среду Байкальского региона. На северном склоне хребта Хамар-Дабан были заложены семь пробных площадок (четыре на высотах 450—600 м на прибрежных террасах в 3—5 км от озера Байкал и три на верхней границе леса на высотах 1300—1450 м). Высота хребта достигает 2000—2300 м, высота перевалов 1600—1800 м. Особенностью места отбора проб является очень хорошее для Сибири метеорологическое обеспечение, наличие ГМС с продолжительными рядами наблюдений на верхней границе леса и на

побережье (табл. 1). Наблюдается однородность почвенных условий и достаточное для таежных пород количество осадков и фотосинтетически активной радиации [11, 14, 17].

*Таблица 1*

**Данные о местах отбора кернов, возрасте и среднем приросте кедра (К) и пихты (П)**

| Номер площадки | Место отбора | Высота, м | Число обследованных деревьев | Возраст деревьев, число лет | Среднегодовой прирост, мм/год |
|---|---|---|---|---|---|
| 1, 2 | Низовья р. Байкальская Осиновка, 3 и 4 км от Байкала (104°09′ в. д., 51°29′ с. ш.) | 460—500 | 36(К)<br>12(П) | 60—200<br>40—60 | 1,4—2,0<br>0,9—1,4 |
| 3, 4 | Низовья р. Мишихинская Осиновка, 4 и 5 км от Байкала (104°58′ в. д., 51°28′ с. ш.) | 500—550 | 24(К)<br>20(П) | 80—190<br>60—100 | 1,4—2,3<br>1,1—1,4 |
| 5 | Район ГМС Хамар-Дабан (103°56′ в. д., 51°30′ с. ш.) | 1420 | 24(К)<br>20(П) | 80—130<br>60—100 | 0,9—1,5<br>0,7—0,9 |
| 6 | Верховья р. Байкальская Осиновка (104°06′ в. д., 51°26′ с. ш.) | 1450 | 32(К)<br>20(П) | 70—160<br>40—50 | 0,8—1,0<br>— |
| 7 | Верховья р. Мишихинская Осиновка (105°00′ в. д., 51°25′ с. ш.) | 1550 | 24(К)<br>18(П) | 60—130<br>60—100 | 0,6—0,8<br>0,65—1,0 |

Площадки закладывались в однородных кедровых или пихтовых лесах не моложе 50—60 лет. В лесном массиве выбирался характерный для него участок размером 1 га крутизной до 10° и одинаковой (северной) экспозицией. Внутри него выбирали средние по радиусу ствола, высоте, размерам кроны и сучьев деревья, удаленные от соседних на расстояние не менее двух радиусов крон. На высоте 1,0—1,2 м по двум радиусам (северному и западному) отбирались два керна с каждого дерева (см. табл. 1).

В рамках тех же экспедиционных работ проводился отбор кернов древесины, хвои и лишайников, ориентированный на выявление антропогенного влияния Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК). Для этого были заложены дополнительные площадки в 0,5—2 км от БЦБК. Влияние БЦБК на радиальный прирост выявить не удалось (проводилось сравнение дендрохронологических рядов для периодов до и после пуска БЦБК в 1966 г.), тем не менее эти площадки в данной работе не рассматривались. В хвое и эпифитных лишайниках на различном удалении от БЦБК определялись концентрации серы: на расстоянии более 2 км они уже не отличались от фоновых, равных 0,04—0,1 % массы сухо-воздушного вещества [12]. Столь слабое воздей-

ствие БЦБК на рост деревьев, вероятно, объясняется относительно небольшим выбросом $SO_2$ — 18 тыс. т/год, отсутствием кислотных дождей и быстрым размытием шлейфов выбросов в котловине озера [8, 12, 14]. Для сравнения, в районе комбината «Североникель» на Кольском п-ове, где выбросы $SO_2$ в 20 раз больше, повышенные концентрации серы в хвое наблюдаются в 30-километровой зоне [2].

Толщина годовых колец (за каждый год определялся ранний и поздний прирост) измерялась полуавтоматическим фотометром. В результате было получено около 150 дендрохронологических рядов длиной от 40 до 200 лет (около 110 рядов роста кедра за 70—200 лет и около 40 рядов роста пихты за 40—100 лет). При анализе данных использовались отрезки рядов за 40—100 лет жизни дерева, когда среднюю скорость роста можно было считать практически постоянной (ее возможный тренд был намного меньше «климатических» возмущений). Также были исключены из рассмотрения керны с переломами или поврежденные при транспортировке в полевых условиях (около 25 % общего числа проб, в основном керны пихты). Коэффициент корреляции рядов с одной площадки всегда был достаточно высок: 0,30—0,55 при длине ряда 40—60 лет. Для исключения влияния возможных особенностей конкретного дерева дендрохронологические ряды по каждой площадке осреднялись. Ниже на рис. 2—3 представлены данные, полученные именно с таких осредненных рядов. При анализе зависимостей прироста от температуры и количества осадков диапазон изменений аргумента разбивался на 10 поддиапазонов и выполнялась соответствующая группировка данных.

1.2. *Результаты измерений.* На рис. 1 представлены средние значения и дисперсии радиального прироста древесины в зависимости от климатических условий места произрастания. При изменении условий с высотой прирост в среднем уменьшается на 10—15 % на 1° С изменения температуры с мая по октябрь. В ряде работ отмечалась связь между радиальным приростом и температурой какого-либо одного месяца, например июля или августа [15, 18]. По полученным данным нам не удалось выявить особую роль одного или двух месяцев. Задачей данной работы была прежде всего оценка модельных параметров, поэтому более тонкие детали формирования радиального прироста здесь не рассматривались.

На рис. 2 показаны средние значения радиального прироста одних и тех же деревьев на нижних площадках 1—4 в теплые и холодные годы (для каждого года брался средний по всем деревьям площадки прирост, его дисперсия составляла от 15 до 30 %). В целом прослеживается четкая зависимость от температуры. С другой стороны, разделить зависимости от среднелетней и среднегодовой температур или выявить «эффект насыщения» не удается. Среднее увеличение радиального прироста при потеплении (наклоны штриховых линий на рис. 2 *а* и *б*) для всех площа-

док практически одинаково и составляет 0,25—0,30 мм/(год · °С) или 15±3,5 %/°С. На площадках 3—4 прирост в целом несколько выше, чем на площадках 1—2, однако в процентном выражении зависимость та же.

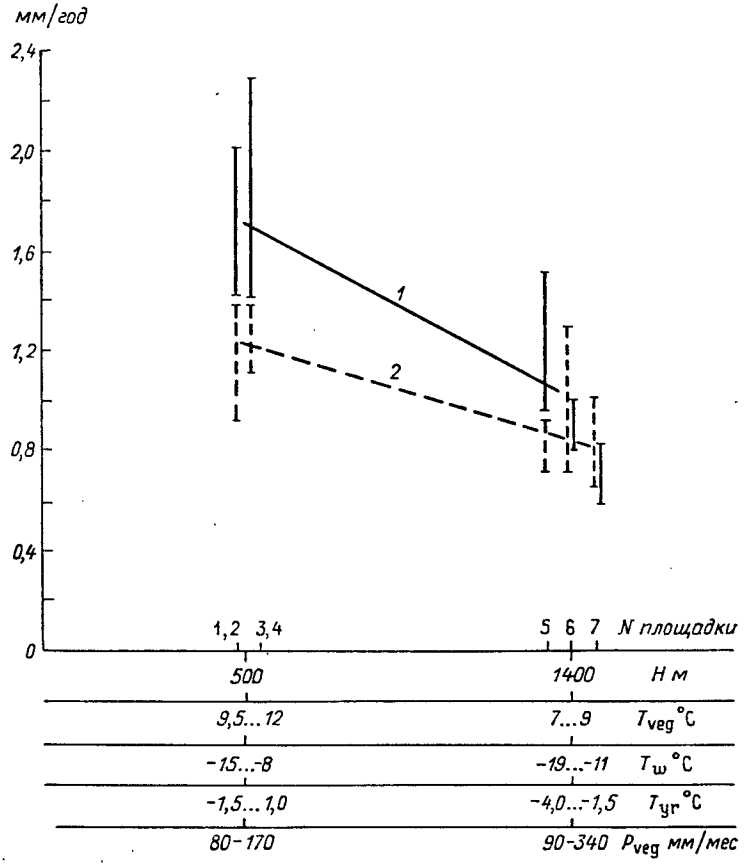



Рис. 1. Зависимость средней скорости радиального прироста от климатических условий места произрастания.

*1* — кедр, *2* — пихта; $T_{veg}$ и $P_{veg}$ — с 1 мая по 30 сентября, средняя температура и количество осадков; $T_{yr}$ и $T_w$ — среднегодовая и среднезимняя температуры. Площадки *1—4* по метеоданным ГМС «Танхой», «Байкальск» и «Бабушкин» (ряды наблюдений с 1945, 1966 и 1896 гг.), площадки 5—7 по данным ГМС «Хамар-Дабан» (103°36′ в. д., 51°30′ с. ш., высота 1453 м, ряды с 1936 г.).

На рис. 2*в* данные с площадок 1—2 сгруппированы иначе, в зависимости от количества осадков с мая по октябрь, причем холодные и теплые годы (до 11,4 °С и более за указанные месяцы) рассматриваются раздельно. Можно заметить, что зависимость от количества осадков, если и существует, то гораздо слабее, чем зависимость от температуры. Это подтверждает предпо-

ложение о том, что для Сибирской тайги при данном количестве осадков именно температура является лимитирующим рост фактором [12, 17].

Данные, полученные на верхней границе леса (площадки 5—7), представлены на рис. 3. Там наблюдается гораздо больший,

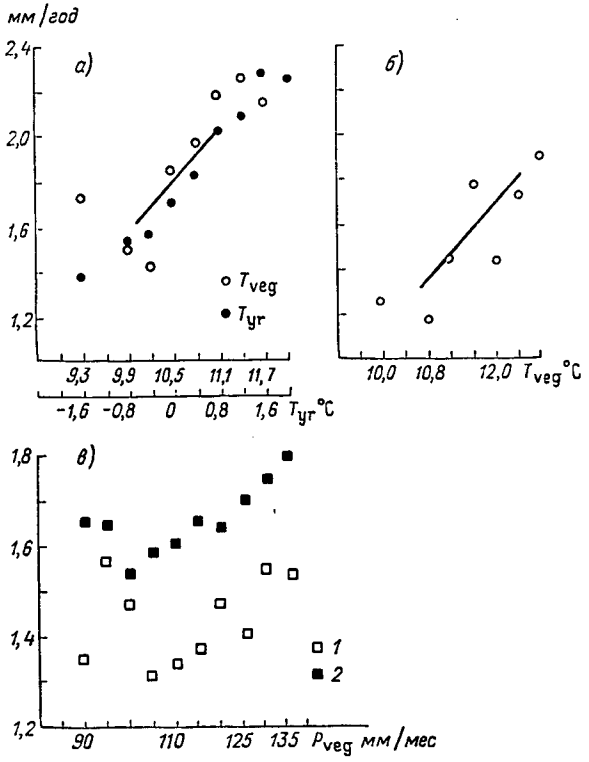



Рис. 2. Зависимость радиального прироста (мм/год) кедра от климатических условий, побережье оз. Байкал.

*а* — площадки 3, 4; *б* — площадки 1, 2; *в* — площадки 1, 2 в теплые (*1*) и холодные (*2*) годы.

чем на побережье Байкала, разброс приростов кедра и их зависимостей от температуры, что вполне естественно для верхней границы леса. На площадке 5 (ГМС Хамар-Дабан) зависимость практически отсутствовала, а на площадке 6 достигала 0,15 мм/(год · °С) или более 15 %/°С.

Данные о радиальном приросте пихты (рис. 3 *б* и *в*) в зависимости от среднелетней и среднезимней температуры показывают, что типичные значения ПВП лежат в пределах 10—15 %/°С. Следует отметить, что дисперсии средних значений прироста для пих-

ты были значительно выше, чем для кедра и достигали 50 %. Поэтому для пихты, по нашим данным, можно говорить лишь о типичных значениях отклика на потепление.

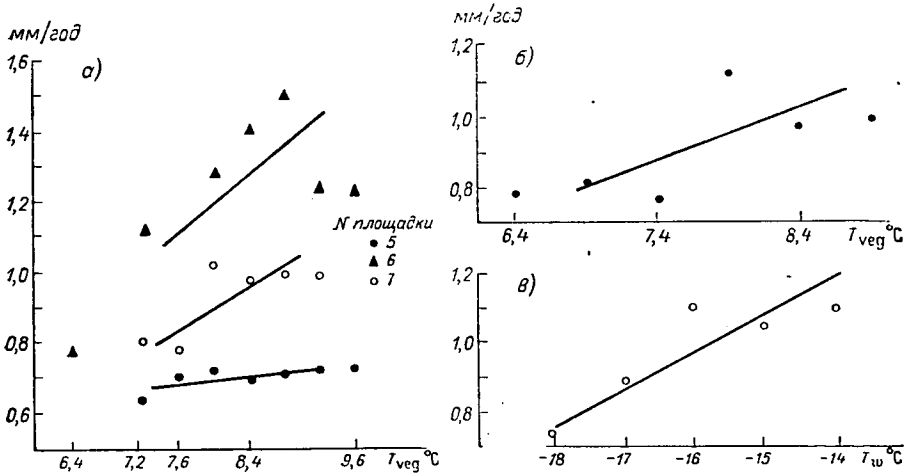



Рис. 3. Зависимость радиального прироста (мм/год) кедра (*а*) и пихты (*б*, *в*) на верхней границе леса от $T_{veg}$ и $T_w$.

## 2. Анализ данных о модельных параметрах прироста бореальных лесов при потеплении

Рассмотрим, какие значения увеличения скорости роста древесины в процентах на 1 °С (ПВП) использовались в различных моделях (рис. 4). В моделях глобального баланса углерода АРП1 и АРП2 [10] для лесотундры, редкостойной и северной тайги ПВП равнялись 7—8 %/°С (рис. 4, кривая *4*), что почти в два раза меньше полученных нами значений. Для средней и южной тайги ПВП составляли 5,5 и 2,2 %/°С и основывались на данных измерений, выполненных в США в рамках программы CIAP [10].

В крупномасштабной модели баланса углерода IMAGE 2,0 [30] для бореальных лесов использовалась представленная на рис. 4 (кривая *1*) зависимость. В температурном диапазоне, соответствующем средней и северной тайге, ПВП составляет 15 %/°С. При этом в данном диапазоне температур ПВП не зависит от их абсолютных значений. Это хорошо совпадает с нашими измерениями. Для более высоких температур, характерных для более южной тайги, в модели IMAGE 2,0 ПВП сильно зависят от абсолютных значений температур и соответствуют значениям моделей АРП.

В модели баланса углерода [28] для всех лесных зон России ПВП составлял 55 % на 3—4 °С. Возможность использования линейной зависимости ПВП при столь сильном потеплении, вероят-

но, требует дополнительного изучения. По порядку величины эти значения ПВП для средней и северной тайги хорошо согласуются с нашими, но сильно завышены для более южных лесов.

Интересно отметить, что даже воздействие потепления только на почву уже приводит к значительному ускорению роста деревьев. В [23] на участке бореального леса в шт. Аляска был проведен эксперимент, где почва на 50 м² леса подогревалась на 8—10 °С. В результате увеличение запаса углерода в древесине составляло 1,25 т С/(га · год) или в пересчете на ПВП около 10 %/°С. С другой стороны, при таком нагреве потери углерода в подстилке и почве достигали 9 т С/(га · год).

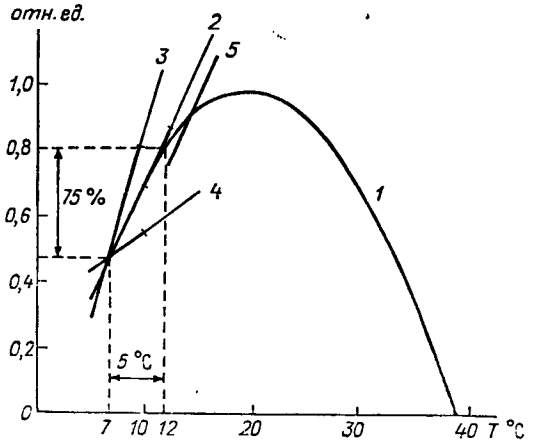



Рис. 4. Зависимости скорости роста (отн. ед.) бореальных лесов от средней температуры.

*1* — данные [30]; *2*, *3* и *4* — зависимости, соответствующие значениям коэффициентов ПВП, равным 15, 25 и 8 %/°С; *5* — зависимость от места произрастания, данные таблиц хода роста [16]. Сосна I и II бонитетов, возраст 80—90 лет. Самарская и Ленинградская области.

Заметим, что в данном случае имеется в виду рост одних и тех же деревьев в теплые или холодные годы или при потеплении. При сопоставлении скоростей роста одинаковых деревьев в зонах с различными климатическими (температура, осадки, фотосинтетически активная радиация) и почвенными условиями разница гораздо больше. Она достигает 25 %/°С и более, о чем свидетельствует кривая *5* на рис. 4, где использовались данные о ходе роста сосен одинаковых возрастов и бонитетов в Ленинградской и Самарской областях [16].

Таким образом, сопоставление различных значений ПВП показывает, что наши измерения подтверждают выбор ПВП = 12—15 %/°С для средней Сибирской тайги, где именно температура является лимитирующим фактором. Для тех южных таежных районов, где лимитирующим рост фактором являются осадки или конкуренция видов, значения ПВП в 3—4 раза ниже.

К сожалению, имевшиеся у автора литературные данные о радиальном приросте древесины в Европейско-Уральской части России содержали только результаты исследований некоторых особенностей прироста и не позволяли провести аналогичные расчеты [15, 18]. В России основной вклад в поглощение $CO_2$ из атмосферы дает средняя тайга Восточной Сибири и Дальнего Востока [4, 16, 27, 29], и с этой точки зрения наши данные для Восточной Сибири имеют дополнительную ценность. С другой стороны, у нас не было возможности охватить большую часть пород деревьев Сибирской тайги и провести измерения в различных районах. В связи с этим работу хотелось бы считать первым этапом более крупномасштабного исследования.

## 3. Модельная оценка влияния вариаций параметров на общий сток $CO_2$

Рассмотренные выше данные о влиянии потепления на прирост древесины позволяют оценить как типичные значения ПВП, так и возможный диапазон их изменений. Мы использовали три варианта значений ПВП для средней, северной, редкостойной тайги и лесотундры. Для южной тайги, северных и южных подзон смешанных лесов и для лиственных лесов ПВП не зависили от варианта и равнялись 2,5; 8,0; 3,0 и 3,6 %/°C [4, 10, 30]. В среднем варианте в соответствии с результатами измерений ПВП равнялся 12 и 15 %/°C для средних и более северных лесов соответственно. В минимальном варианте ПВП, так же как в [10], составлял 5,5 и 7,8 %/°C. В максимальном варианте ПВП принимался равным 20 и 25 %/°C.

При расчетах использовалась модель, описанная ранее авторами в [26] и в упрощенном виде представленная в [4], поэтому здесь модель описывается очень кратко. В [26] расчеты проводились на базе «среднего» варианта значений ПВП, но по различным сценариям климатических изменений [13, 24].

Динамика углерода в лесах России описывалась системой следующих линейных уравнений:

$$dD_{ij}(t)/dt = D_{ij}(t)\,(A_j\,dT(t) + b_j dP(t) + c_j dC(t))(\ldots)/Td_j, \qquad (1)$$

$$dG1_{ij}(t)/dt = D_{ij}(t)/Td_j + B_{ij}(t)/Ta_j - G1_{ij}(t)/Tg_j\,(q_j\,dT(t) + 1), \qquad (2)$$

$$dG2_{ij}(t)/dt = (G1_{ij}(t)/Tg_j K_g Kl - G2_{ij}(t)/Tl_j)\,(q_j\,dT(t) + 1), \qquad (3)$$

$$B_{i,j}(t) = B_{i,j}(0)\,D_{ij}(t)/D_{ij}(0), \qquad (4$$

где $D_{ij}$ и $B_{ij}$ — запасы в древесине и зеленой биомассе лесов $j$-й природной зоны $i$-го экономического района (рассматривалось 8 зон и 11 районов); $G1_{ij}$ и $G2_{ij}$ — запасы углерода в детрите и лабильном гумусе; $dT$, $dP$ и $dC$ — изменения температуры и количества осадков за вегетационный период, концентрации углекислого газа; $Td_j$, $Ta_j$, $Tg_j$ и $Tl_j$ — соответствующие времена жизни

и скорости разложения; $Kg$ и $Kl$ — коэффициенты, определяющие процент гумификации детрита и долю лабильного гумуса в общем объеме гумусообразования. Численные значения переменных и коэффициентов задавались по данным работ Н. И. Базилевич, Н. М. Кононовой, К. И. Кобак и ряда других авторов [1, 5, 6, 10, 12, 16, 30].

Влияние изменения количества осадков и роста содержания $CO_2$ для всех вариантов задавалось одинаковым. Для бореальных лесов при росте концентрации $CO_2$ на 10 %, согласно [7, 10, 30], прогнозируется увеличение скорости роста лесов на 2,5 %. Ожидающийся для большей части Сибирской тайги рост количества осадков на 10—15 % [13] дает небольшое (до 2—3 %) снижение скорости роста [10]. Предполагалось, что в условиях Сибири потепление на 1 °С вызывает увеличение скорости разложения органики на 8—10 % [10, 25, 26, 28].

Расчеты по модели велись от квазистационарного «доиндустриального» состояния. При этом прослеживалась динамика запаса углерода в системе лес—атмосфера, выведенной из равновесия ростом температуры и концентрации $CO_2$. Содержание питательных веществ в почве предполагалось достаточным, что при наших небольших изменениях не приводит к добавочному ограничению роста. Согласно имеющимся данным [5, 7, 30], в рассматриваемом диапазоне концентраций $CO_2$ эффект насыщения для лесов проявляться не должен. Расчеты велись на основании «среднего» сценария изменений климата МГЭИК [13, 24] (потепление в зоне средней и северной тайги на 0,05 °С/год и рост концентрации $CO_2$ до 430 млн$^{-1}$ к 2030 г.) (см. рис. 5, сценарий *В*). Наряду с этим для оценки влияния выбора климатического сценария использовались еще два варианта: *А*, где потепление было меньше — 0,04 °С/год, и *С*, где рост концентрации $CO_2$ был быстрее — до 490 млн$^{-1}$ к 2030 г.

В данной модели также учитывались изменения площадей лесов. На рис. 5 показаны результаты расчетов как без учета изменения площадей (оценка влияния изменений ПВП), так и с их учетом (общий сток $CO_2$). В зависимости от выбора варианта ПВП обусловленный потеплением нетто-сток $CO_2$ изменяется в 3 раза, что намного больше влияния выбора климатического сценария. Варианты изменения площадей рассматривались ранее в [4, 26]. Максимальный основывался на официальных данных — увеличение на 70 млн. га за 1966—1990 гг. [9], — которые значительно завышены из-за несовершенства аэровизуальных наблюдений [4]. В минимальном учитывались только результаты наземных наблюдений, а средний основывался на экспертных оценках достоверности данных (рост на 12 и 35 млн. га за 30 лет).

В результате было получено, что общий сток $CO_2$ в лесах России по трем вариантам составляет 100, 200 и 400 млн. т С/год, что равно 15, 30 и 60 % антропогенного выброса $CO_2$ в стране. В целом указанные значения хорошо согласуются с оценками других авторов [5, 28, 29]. Заметим, что максимальный вариант

является лишь оценкой сверху, не основанной на экспериментальных значениях параметров.

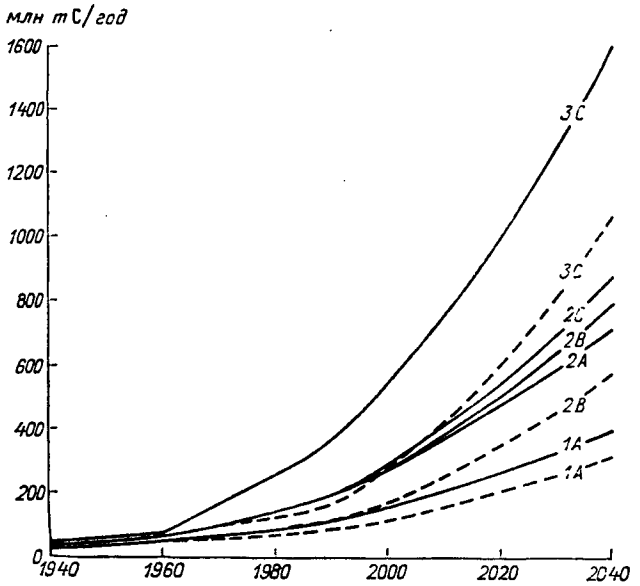



Рис. 5. Потоки дополнительного поглощения $CO_2$ лесами России: суммарные (сплошные линии) и обусловленные климатическими факторами (штриховые линии).

*1, 2* и *3* — различные сценарии реакции лесов на потепление и изменения площадей лесов; *A, B* и *C* — варианты климатических изменений.

## Заключение

Проведенное исследование показало, что типичные значения увеличения скорости прироста древесины при потеплении для средней и северной Сибирской тайги составляют 12—15 %/°С. Для южной тайги, где температура не является основным лимитирующим фактором, эти значения в три-четыре раза ниже.

Выбор значений параметров, характеризующих прирост средней и северной тайги при потеплении, оказывает определяющее влияние на результаты модельных расчетов дополнительного поглощения $CO_2$ лесами и лесными почвами России, обусловленного климатическими изменениями и ростом площадей лесов. Это поглощение по «среднему» прогностическому сценарию составляет 200 млн. т С/год (или 30 % антропогенного выброса $CO_2$ в стране) и имеет тенденцию к быстрому росту в будущем.

Автор приносит глубокую благодарность сотрудникам ИГКЭ профессору И. М. Назарову за детальное обсуждение данной ра-

боты, аспиранту С. В. Политову и вед. инж. Г. В. Мироновой за помощь в отборе проб и построении дендрохронологических рядов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — М.-Л.: Наука, 1965. — 254 с.

2. Гитарский М. Л., Карабань Р. Т., Чемерис М. В. К вопросу о нормировании выпадений серы на лесные экосистемы. — В кн.: Актуальные проблемы охраны природы и радиоэкологической безопасности. М.: Гидрометеоиздат, 1992, с. 13—17.

3. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Хачатуров М. А. Биоклиматология и актуальные проблемы оценки последствий глобального изменения климата для экосистем суши. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1992, т. 14, с. 8—20.

4. Карабань Р. Т., Кокорин А. О., Назаров И. М., Швиденко А. З. Поглощение $CO_2$ лесами России. — Метеорология и гидрология, 1993, № 1, с. 5—14.

5. Кобак К. И. Биологические компоненты углеродного цикла. — Л.: Гидрометеоиздат, 1988. — 248 с.

6. Кононова М. М. Органическое вещество почвы. — М.: Наука, 1963.— 314 с.

7. Кунина И. М. Прямые эффекты $CO_2$ на рост высших растений. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1993, т. 15 (в печати).

8. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Ред. В. А. Алексеев. — Л.: Наука, 1990. — 198 с.

9. Лесной фонд СССР. Т. 1 и т. 2. — М.: Госкомлес СССР, 1990. — 1006 и 1022 с.

10. Моисеев Н. Н., Александров В. В., Тарко А. М. Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперимента с моделями.— М.: Наука, 1985. — 272 с.

11. Молчанов А. А. Основные типы биогеоценозов Северной тайги. — М.: Наука, 1977. — 282 с.

12. Мониторинг состояния озера Байкал / Ред. Ю. А. Израэль, Ю. А. Анохин. — Л.: Гидрометеоиздат, 1991. — 262 с.

13. Предстоящие изменения климата / М. И. Будыко, Ю. А. Израэль, М. С. Маккарен, А. Д. Хект. — Л.: Гидрометеоиздат, 1991. — 272 с.

14. Региональный мониторинг озера Байкал / Ред. Ю. А. Израэль, Ю. А. Анохин. — Л.: Гидрометеоиздат, 1989. — 310 с.

15. Семенов С. М., Хачатуров М. А. Анализ взаимосвязи прироста деревьев и климатических факторов по данным дендроклимато-хронологических наблюдений. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1992, т. 14, с. 238—250.

16. Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. — Л.: Гослесбумиздат, 1952. — 854 с.

17. Формирование и продуктивность древостоев / Ред. Н. П. Поликарпов. — Новосибирск: Наука, 1981. — 142 с.

18. Шиятов С. Г., Мазепа В. С., Фриттс Г. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1992, т. 14, с. 125—134.

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

20. Canada's Greenhouse Gas Emissions: Estimates for 1990. — Rep. Environ. Protec. Series 5/AP/4. — Ottawa, 1992. — 78 p.

21. EPA USA 1990. Policy Options for Stabilaizing Global Climate. — Rep. to Congress, Washington, 1990. — 638 p.

22. Fritts H. C. Tree Rings and Climate. — London Academic Press, 1976. — 567 p.
23. Hom J., Van Cleve K., Oechel W. C. The effect of elevated soil temperature on the growth, nutrient content and photosynthetic response of black spruce found on permafrost dominated soils in central Alaska. — Rep. Int. Symp. Soil Processes and Management Systeme: Greenhouse Gas Emissions and Carbon Sequestration, 1993, Columbus, Ohio, USA. — Ohio Univ., Columbus, 1993, p. 67.
24. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). / Eds Houghton J. T., Jenkins G. J. and Epgraums J. J. Working Group 1, Report. — WMO & UNEP Univ. Press, Cambrige, 1990. — 365 p.
25. Jenkinson D. S., Adams D. E., Wild A. Model Estimates of $CO_2$ Emissions from Soil in Response to Global Warming. — Nature, v. 51, 1991, p. 304—306.
26. Kokorin A. O., Nazarov I. M., Karaban R. T. $CO_2$ Uptake by Russian Forests and Forest's Soils. — Rep. Int. Symp. Soil Processes and Management Systeme: Greenhouse Gas Emissions and Carbon Sequestration, 1993, Columbus, Ohio, USA. — Ohio Univ., Columbus, 1993, p. 67.
27. Kolchugina T. P., Vinson T. S. Comparison of Two Methods to Assess the Carbon Budget of Forest Biomes in the Former Soviet Union. — Water, Air & Soil Pollution, 1993, vol. 70, N 1—4, p. 207—222.
28. Kolchugina T. P., Vinson T. S. Carbon Sources and Sinks in the Forest Biomes of the Former Soviet Union. — Global Biogeochemical Cycles, 1993, vol. 7, p. 291—304.
29. Krankina O. N., Dixon R. K. Forest Management Options to Conserve and Sequester Terrestrial carbon in the Russian Federation. — World Resources Review, 1994, vol. 6(1), p. 88—101.
30. Vloedbeld M., Leemans R. Quantifying Feedback Processes in the Response of the Terrestrial Carbon Cycle to Global Ghange: the Modelling Approach of IMAGE — 2.0. — Water, Air & Soil Pollution, 1993, vol. 70, N 1—4, p. 615—628.

# THE ANALYSIS AND EXPERIMENTAL ESTIMATION OF BOREAL FOREST GROWTH PARAMETERS UNDER WARMING

***A. O. Kokorin***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

A model and experimental study of the influence of warming on the tree growth in Russian forest was carried out. Data on parameters of large-scale carbon cycle models characterizing the temperature response are discussed. Pine (*Pinus sibirica*) and fir (*Abies*) radial increment in cold and warm years was measured in the Baikal region. It was shown that typical values of growth rate increase under warming in middle and north Siberian taiga were equal to 12—15 % per 1 °C, that is 3—4 times as much as that in south taiga. A dynamic model was used for estimating climate-induced changes in carbon balance in different forest zones in Russia. The calculations were carried out by using three variants of growth parameters (medium variant was based on the measurements results). Changes in parameters induce very significant

changes in additional $CO_2$ uptake caused by climate factors. According to our medium model estimation, this uptake is currently equal to $200 \times 10^{12}$ g(C)/yr and it has the tendency to increase in the future.

# МОНИТОРИНГ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И ВЛИЯЮЩИХ НА НЕГО ФАКТОРОВ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ ЭЛЕКТРОННОЙ СИСТЕМЫ

*С. Н. Котельников*

*Карадагский заповедник*

Радиальный прирост деревьев является перспективным показателем для использования в системе фонового мониторинга окружающей среды. Методические проработки этого вопроса уже ведутся [1, 4]. Этот показатель является интегральным для биотического компонента лесных экосистем. Один из немногих, этот параметр поддается инструментальной оценке и широко используется биологами в определении состояния лесов.

Однако, используя ширину годичного кольца дерева в качестве информационной единицы, исследователи сталкиваются с массой трудностей. Можно привести несколько примеров. Получение данных о радиальном приросте деревьев по стандартной методике [4] связано с повреждением контрольных экземпляров (взятие керна) и не позволяет длительное время использовать одни и те же деревья. «Конкуренция» между приростом плодов и радиальным приростом древесины может внести значительную ошибку в интерпретацию ретроспективных данных. Чувствительность растений к внешним факторам в различные фазы вегетационного периода может сильно изменяться, и «угадать», какой именно фактор оказал наиболее сильное влияние, не представляется возможным, т. е. разрешающая способность вышеуказанного метода в классическом варианте недостаточна. Большие неудобства возникают и из-за невозможности слежения за динамикой радиального прироста в масштабе реального времени.

Для повышения разрешающей способности этого метода необходимо исследовать количественно влияние определяющих факторов среды на радиальный прирост в течение вегетационного периода. Для решения этой задачи необходимо одновременно и со значительной частотой проводить измерения целого комплекса параметров. Сделать это можно лишь на основе автоматизированной системы мониторинга. Такая система сконструирована нами и работает сейчас в Карадагском заповеднике. Она функционирует с 1988 г. в непрерывном режиме. В настоящее время станция измеряет следующие параметры: скорость и направление ветра, тем-

пературу и относительную влажность воздуха, количество жидких осадков, температуру почвы, фотосинтетически активную радиацию (ФАР), атмосферное давление, содержание приземного озона в атмосфере заповедника, радиальный прирост деревьев. Метеорологические параметры измеряются с интервалом в три часа в стандартные метеосроки; радиальный прирост и тропосферный озон измеряются с интервалом 30 минут. Все измерения производятся автоматически, полученные данные через последовательный порт поступают в компьютер. Приземный озон измеряется электрохимическим методом с помощью прибора «Атмосфера-2».

Для измерения радиального прироста используются оптико-электронные датчики конструкции Р. В. Богаткевича. Датчики жестко закрепляются на стволах деревьев на высоте 1,5 м от земли. В районе чувствительного элемента датчика (иглы с регулируемой площадкой на конце) зачищается кора и конец иглы устанавливается на границе луб — камбий. Изменение радиального размера ствола передается с помощью подвижной иглы на оптико-электронную схему и преобразовывается в электрический сигнал, который далее поступает в аппаратный комплекс станции. Специальный процессор опрашивает установленные на стволах деревьев датчики каждые 30 минут.

Станция располагается на высоте 200 м над ур. м. на северном склоне г. Святая. Контрольные деревья расположены в непосредственной близости от метеодатчиков (несколько метров). Одно из контрольных деревьев (дуб пушистый, далее дерево № 1) расположено на опушке смешанного низкорослого лесного массива с преобладанием дуба пушистого. Окружность ствола дерева на высоте 1,5 м от земли — 123 см. Крона частично деформирована влиянием близрасположенных деревьев. Контрольное дерево № 2 (дуб пушистый) расположено на открытой поляне в нескольких метрах от дерева № 1. Окружность ствола дерева на высоте 1,5 м — 58 см, крона не деформирована. Дерево № 3 (фисташка тополистная) расположено на опушке того же массива. Окружность ствола дерева на высоте 1,5 м — 72 см, крона частично деформирована. Дерево находится в нескольких метрах от деревьев № 1 и 2. Измерения приземного озона из-за экономических трудностей проводились периодически, по нескольку суток в месяц, в течение всего вегетационного периода.

На рис. 1 представлены кривые изменения радиуса ствола контрольных деревьев в начале вегетационного периода. Почки у дубов начали распускаться 14.04.93 и 26.04.93, размер листьев на контрольной ветке составил 2,3×3 см. У дерева № 3 листья начали появляться восьмого мая.

Помимо необратимого увеличения радиуса ствола (радиальный прирост) датчик регистрирует периодические колебания, вызванные прохождением воды и питательных веществ по проводящим сосудам растения. Деятельность листового аппарата в значительной мере определяет амплитуду и частоту этих колебаний (поступление и расход воды при транспирации, фотосинтезе,

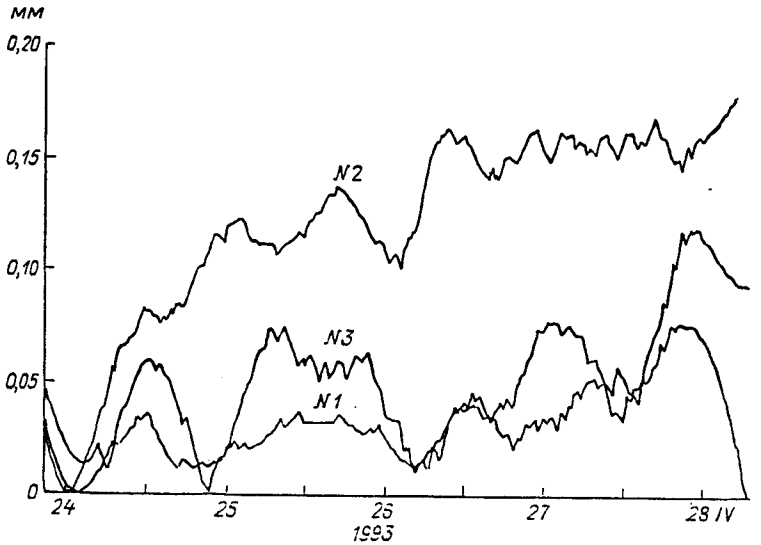



Рис. 1. Изменение радиуса (мм) ствола деревьев (апрель 1993 г.).

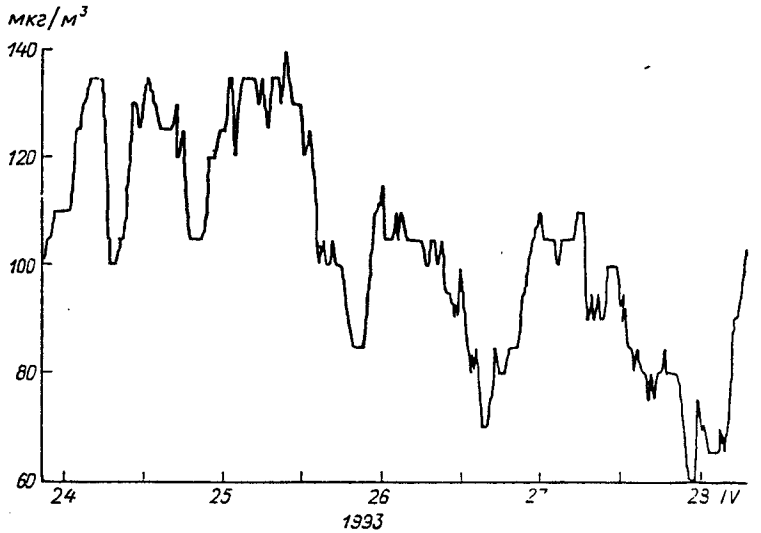



Рис. 2. Ход приземной концентрации (мкг/м³) озона (апрель 1993 г.).

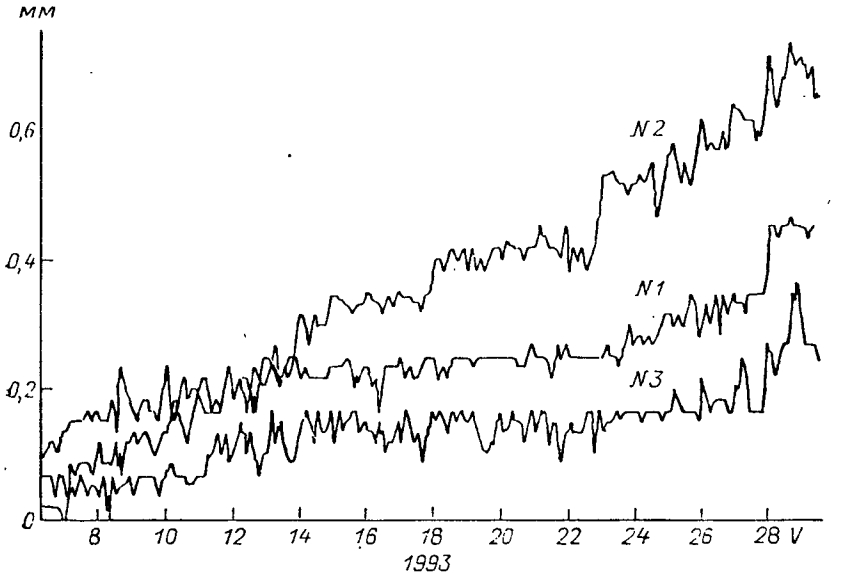



Рис. 3. Изменение радиуса (мм) ствола деревьев (май 1993 г.).

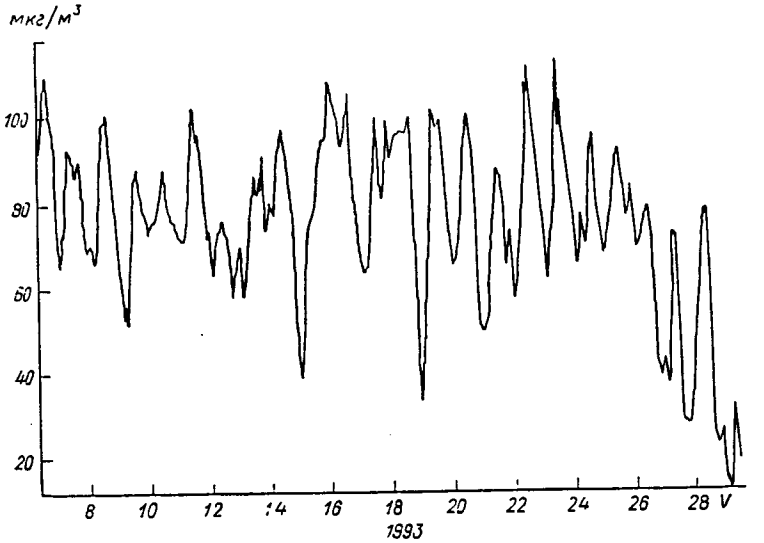



Рис. 4. Ход приземной концентрации (мкг/м³) озона (май 1993 г.).

а также перемещение ассимилятов). На рис. 2 показан ход приземного озона в атмосфере (апрель 1993 г.). На рис. 3 и 4 приведены данные о радиальном приросте деревьев и ходе приземного озона в мае 1993 г.

Таким образом, данные, измеренные с помощью действующей в Карадагском заповеднике электронной системы, составляют временные ряды, пригодные для дальнейшего статистического анализа. По-видимому, наиболее перспективным методом такого анализа является модель множественной линейной регрессии рядов суточного прироста деревьев по тем абиотическим переменным, которые измеряются нашей электронной системой. Это позволит выявить вклад каждого из факторов в радиальный прирост, что особенно важно для озона, влияние которого предположительно весьма велико. Известно, что озон, проникая в листья растений через устьица, понижает интенсивность фотосинтеза. Под действием озона усиливается дыхание, увеличивается устьичное сопротивление, снижается скорость транспирации и нарушается распределение ассимилятов [2]. Влияет озон и на интегральные характеристики состояния растения — фитомассу, урожай [3]. Влияние температуры и режима увлажнения на прирост деревьев неоднократно обсуждалось в специальной литературе.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Израэль Ю. А., Семенов С. М., Хачатуров М. А. Биоклиматические аспекты комплексного глобального мониторинга. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб., Гидрометеоиздат, 1993, т. 15, с. 8—21.

2. Кунина И. М. Влияние озона на растения. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1986, т. 9, с. 44—86.

3. Кунина И. М. Оценка влияния озона на фитомассу и урожай растений. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 115—127.

4. Семенов С. М., Хачатуров М. А. Анализ взаимосвязи прироста деревьев и климатических факторов по данным дендроклиматохронологических наблюдений. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992, т. 14, с. 238—250.

# MONITORING OF RADIAL TREE GROWTH AND RELATED ENVIRONMENTAL FACTORS WITH THE USE OF ELECTRONIC SYSTEM

*S. N. Kotelnikov*

*Karadag Nature Reserve*

The system for radial tree growth as well as related environmental factor monitoring (including air temperature, precipitation, ground-level ozone, etc.) is described. The real-time scale data are

collected automatically by electronic system, created in Karadag Nature Reserve (Crimea). The graphs describing time series of radial tree growth and ozone concentrations in April-May 1993 are presented.

# ВОЗМОЖНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛОКАЛИЗАЦИИ ПРИРОДНЫХ ЗОН СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ ПРИ ГЛОБАЛЬНОМ ПОТЕПЛЕНИИ КЛИМАТА

*Н. Ю. Кондрашева, К. И. Кобак*

*Государственный гидрологический институт Росгидромета*

Процессы, происходящие в биосфере, в большой степени находятся под воздействием климатических факторов и могут существенно измениться в эпоху современного глобального потепления. Одним из последствий повышения температуры воздуха, изменения количества осадков, продолжительности вегетационного периода и других климатических параметров может оказаться транслокация целых природных зон.

Существующие природные зоны — сравнительно позднее явление на нашей планете. Самая молодая — тундровая зона — начала формироваться только в четвертичном периоде. Эпохи верхнего девона и раннего карбона не характеризовались даже фитогеографическими зонами или флористическими областями. Комплекс сравнительно однородной псилофитовой флоры раннего карбона многими исследователями рассматривается как доказательство однообразия климата этого интервала времени. Нечетко выраженная поясная зональность раннекарбоновой флоры [5] была обусловлена факторами орогенеза. Палеоклиматические и палеоботанические исследования дают возможность реконструировать картину формирования сначала четко разграниченных флористических областей — еврамерийской (вестфальской), ангарской (тунгусской), катазиатской и гондванской в позднем карбоне — перми, вымирания многих родов влаголюбивых растений под влиянием аридизации климата, например, в поздней перми — раннем и среднем триасе (вероятно, именно ксерофильные условия пермо-триасового периода стали причиной смены споровых семенными растениями), увеличения площадей, занимаемых мезофильной растительностью в позднем триасе как следствие уменьшения аридности и разделения флористических областей на зоны. В юрский период растительность Евразии делилась на две зоны — Сибирскую, где доминировали гинкговые и хвойные, и Индо-Европейскую, где господствовали цикадофиты, араукариевые и папоротники, а в верхнем мелу дифференциация растительного покрова усилилась и в Евразии выделяются уже три зоны — умеренная

(Сибирская), где хвойные — таксодиевые и сосновые — доминировали в меньшей степени, чем лиственные (главные образом платановые), субтропическая аридная зона с полупустынной, степной и саванной растительностью и тропическая (Кавказо-Европейская) зона с преобладанием вечнозеленых видов [3].

В течение всего третичного периода усиливался процесс ксерофитизации растительного покрова субтропической и умеренной зон, и степи распространялись на территории, ранее покрытые лесом. В четвертичном периоде остепнение лесных пространств продолжалось, и постепенно с появлением зоны тундры природная зональность приобрела современные черты.

Для прогноза возможных изменений локализации природных зон при глобальном потеплении климата прежде всего должны быть установлены климатические параметры, с помощью которых можно детерминировать размещение современных природных зон, и далее необходим надежный прогноз региональных флуктуаций этих параметров.

Изучение зависимости распределения природных зон от климатических условий началось сравнительно давно. Еще в работах В. В. Докучаева были оценены соотношения осадков и возможного испарения в основных географических зонах, что положило начало исследованию связей распределения растительности и почв на Земле с климатическими факторами. Примерно такой же подход был использован и Г. Н. Высоцким для анализа условий формирования типов почвенного и растительного покрова. Позднее А. А. Григорьевым и М. И. Будыко были предложены физические параметры для изучения влияния климата на растительность. Радиационный индекс сухости $R_0/Lr$, где $R_0$ — радиационный баланс увлажненной поверхности, $L$ — удельная теплота парообразования, $r$ — годовое количество осадков [2], учитывает показатели как теплообеспеченности, так и увлажнения. Достаточно широкое распространение получила и работа Л. Холдриджа, в которой отдельные биомы («жизненные зоны Холдриджа») разделены на основании таких климатических параметров, как соотношение испаряемости и количества осадков, годового количества осадков и суммы биотемператур [7, 8]. В настоящий период исследования по выявлению связей климата и растительности продолжаются. В отдельных региональных исследованиях вводятся дополнительные параметры, как, например, «индекс континентальности», характеризующий суровость климата как функцию годовой температуры воздуха (разница максимальных июльских и минимальных январских температур) и широты [10].

Как указывалось выше, одним из последствий глобального потепления климата может оказаться транслокация природных зон. Поэтому в данной работе исследовалась реакция природных зон на изменения климата для территории бывшего СССР и Северной Америки. Для связи размещения географических зон с климатическими факторами мы в своей работе, основываясь на представлениях М. И. Будыко [2] и Л. И. Зубенок [4], использовали

значения двух параметров: испаряемости ($E_0$) и индекса сухости ($E_0/r$). Исследования показали, что для равнинной части территории как бывшего СССР, так и Северной Америки, размещение географических зон соответствует определенным интервалам значений $E_0$ и $E_0/r$ (табл. 1, 2).

*Таблица 1*

**Интервалы значений климатических параметров для природных зон бывшего СССР**

| З она | $E_0$ см/год | $E_0/r$ |
|---|---|---|
| Субарктическая тундра, лесотундра | 28—35 | 0,42—0,58 |
| Хвойные леса | 35—52,5 | 0,56—0,71 |
| Смешанные леса | 52,5—60 | 0,66—1,00 |
| Широколиственные леса | 60—85 | 0,55—1,00 |
| Лесостепь | 60—90 | 1,00—1,22 |
| Степь | 70—100 | 1,22—2,00 |
| Полупустыни | 77,5—100 | 2,00—3,00 |
| Пустыни | 80—155 | 3,00—8,00 |

*Таблица 2*

**Интервалы значений климатических параметров для природных зон Северной Америки**

| Зона | $E_0$ см/год | $E_0/r$ |
|---|---|---|
| Полярные пустыни | 4,6—6,1 | 0,18—0,26 |
| Арктические тундры | 5,0—19,5 | 0,17—0,57 |
| Тундры субполярного пояса | 19,7—28,4 | 0,45—0,79 |
| Лесотундра | 29,0—42,0 | 0,44—1,00 |
| Темнохвойная тайга | 41,6—52,4 | 0,20—0,48 |
| Темно-светлохвойная тайга | 42,0—60,0 | 0,65—1,11 |
| Смешанные леса | 60,0—84,0 | 0,42—0,90 |
| Широколиственные леса | 84,0—101,0 | 0,64—0,90 |
| Лесостепь | 64,0—108,0 | 0,90—1,20 |
| Степь | 83,4—114,0 | 1,20—2,42 |
| Полупустыни, пустыни | 117,0—143,0 | 2,80—4,10 |
| Приокеанические луга | 39,9—41,7 | 0,14—0,24 |
| Смешанные влажные хвойно-широколиственные леса | 124,0—151,5 | 0,86—1,04 |
| Прерии сезонно-влажные | 133,0—149,0 | 1,20—2,20 |
| Лиственные полувечнозеленые леса | 128,0—134,5 | 0,94—1,04 |
| Сезонно-влажные полувечнозеленые леса | 134,0—157,5 | 0,67—1,27 |

В основу прогноза изменения положения природных зон при увеличении средней глобальной температуры воздуха были положены данные карт испаряемости и аномалий годовых осадков, составленных И. И. Борзенковой и Н. А. Лемешко (Государственный гидрологический институт). После расчета индекса сухости

и осреднения всех полученных величин нами были построены карты размещения природных зон на территориях бывшего СССР и Северной Америки для глобального потепления на 1,4 °С. Сравнение этих карт с картами размещения природных зон в настоящее время дает возможность установить значительные изменения в положении и площадях зон.

## Территория бывшего СССР

На территории бывшего СССР прежде всего отмечается существенное уменьшение площади тундры и лесотундры. Значительно уменьшатся и площади, занимаемые хвойными лесами, в то же время расширятся ареалы смешанных лесов. Большие территории по сравнению с настоящим временем будут занимать широколиственные леса, лесостепи и степи. Площадь же пустынь и полупустынь практически не изменится. В результате изменения площадей, занимаемых разными природными зонами, изменится процентное соотношение природных зон на территории бывшего СССР (табл. 3).

*Таблица 3*

**Изменение площадей (%) природных зон при изменении климата для территории бывшего СССР**

| Зона | Настоящее время | $\Delta T = 1{,}4$ °С |
|---|---|---|
| Тундра, лесотундра | 19,5 | 8,0 |
| Хвойный лес | 38,7 | 13,7 |
| Смешанный лес | 7,3 | 19,7 |
| Широколиственный лес | 1,1 | 5,6 |
| Лесостепь | 6,5 | 15,8 |
| Степь | 11,2 | 20,3 |
| Пустыня, полупустыня | 15,7 | 15,8 |
| Площади, не вошедшие в расчеты из-за отсутствия данных | — | 1,1 |
| Итого | 100,0 | 100,0 |

Сравнение карт размещения природных зон при потеплении на 1,4 °С с картой настоящего времени (рис. 1, 2) показывает, что на территории тундры будут преобладать хвойные леса, северная граница которых сместится к побережью Северного Ледовитого океана, а южная будет проходить по 60—65° с. ш., т. е. на той же широте, где будет располагаться северная граница смешанных лесов, площадь которых увеличится в два с лишним раза. Значительно расширится ареал, занимаемый лесостепью, которая заметно продвинется как на север, так и на восток. Степи на востоке будут частично занимать территорию современных хвойных лесов и лесотундры, а на юге — пустынь и полупустынь. Общая лесная площадь сократится примерно на 8 %.

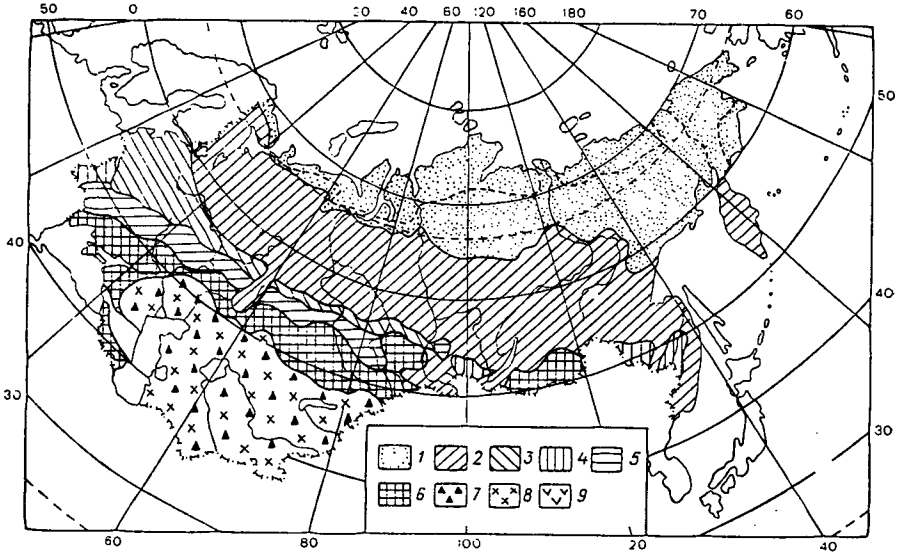



Рис. 1. Размещение природных зон на территории бывшего СССР в настоящее время.

*1* — тундра, лесотундра; *2* — хвойный лес; *3* — смешанный лес; *4* — широколиственный лес; *5* — лесостепь; *6* — степь; *7* — полупустыня; *8* — пустыня; *9* — отсутствуют исходные данные для построения карты.

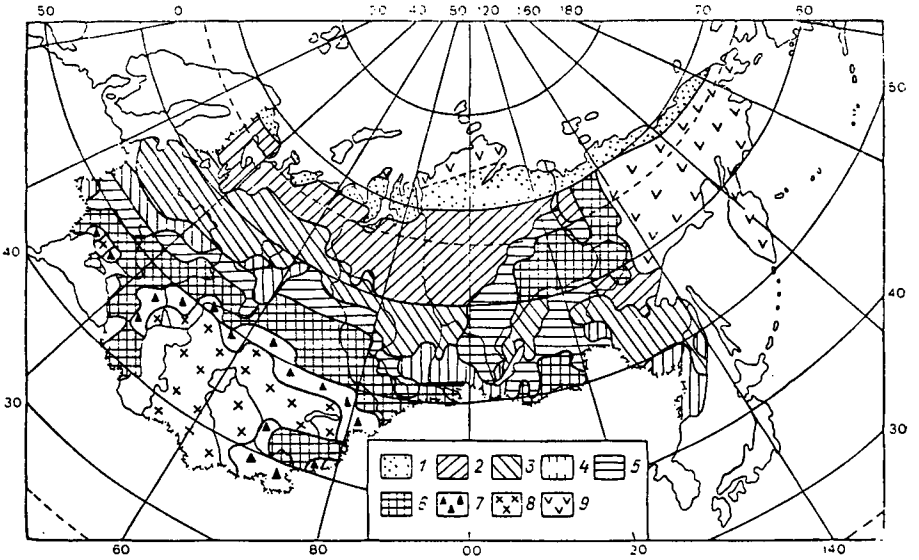



Рис. 2. Размещение природных зон на территории бывшего СССР при потеплении на 1,4 °С.

Усл. обозначения см. рис. 1.

## Северная Америка

Сравнение построенной нами карты для потепления на 1,4 °С с современным расположением природных зон показывает достаточно заметные различия в положении и площадях зон на территории Северной Америки (рис. 3, 4). Прежде всего следует отметить существенное уменьшение площади тундры и увеличение площади лесотундры, причем последняя на западе частично займет территорию современных хвойных лесов и ее южная граница здесь будет проходить по 60° с. ш., тогда как на востоке положение южной границы практически останется без изменений. Несколько увеличатся и территории, занимаемые хвойными лесами, которые сместятся к югу, заняв в западной части ареал смешанных лесов и лесостепи, на востоке — смешанных и широколиственных лесов, а в центральной части — степи, северная граница которой будет проходить южнее современной. В то же время значительно сократятся ареалы смешанных и широколиственных лесов, а также лесостепи, степи, пустынь и полупустынь. При этом широколиственные леса будут располагаться на небольшой территории восточного побережья от Норфолка до Чарлстона, а положение пустынь и полупустынь изменится незначительно. Меньшие площади будут занимать и смешанные влажные хвойно-широколиственные леса. Вследствие изменения площадей, занимаемых разными природными зонами, изменится и процентное соотношение природных зон на территории Северной Америки (табл. 4). Из-за отсутствия исходных данных спрогнозировать

*Таблица 4*

**Изменение площадей (%) природных зон при изменении климата для территории Северной Америки**

| Зона | Настоящее время | $\Delta T = 1{,}4$ °С |
|---|---|---|
| Тундра | 12,0 } 20,2 | 6,1 } 23,6 |
| Лесотундра | 8,2 | 17,5 |
| Хвойный лес | 23,3 | 28,2 |
| Смешанный лес | 5,6 | 1,7 |
| Широколиственный лес | 3,1 | 1,1 |
| Лесостепь | 5,7 | 2,8 |
| Степь | 13,0 | 6,6 |
| Пустыни, полупустыни | 9,4 | 6,0 |
| Альпийские луга | — | 1,4 |
| Смешанный влажный хвойно-широколиственный лес | 10,8 | 3,8 |
| Остальные зоны, занимающие незначительные площади | 8,9 | — |
| Неидентифицированные площади | — | 6,6 |
| Площади, не вошедшие в расчеты из-за отсутствия данных для прогноза | — | 18,2 |
| Итого | 100,0 | 100,0 |

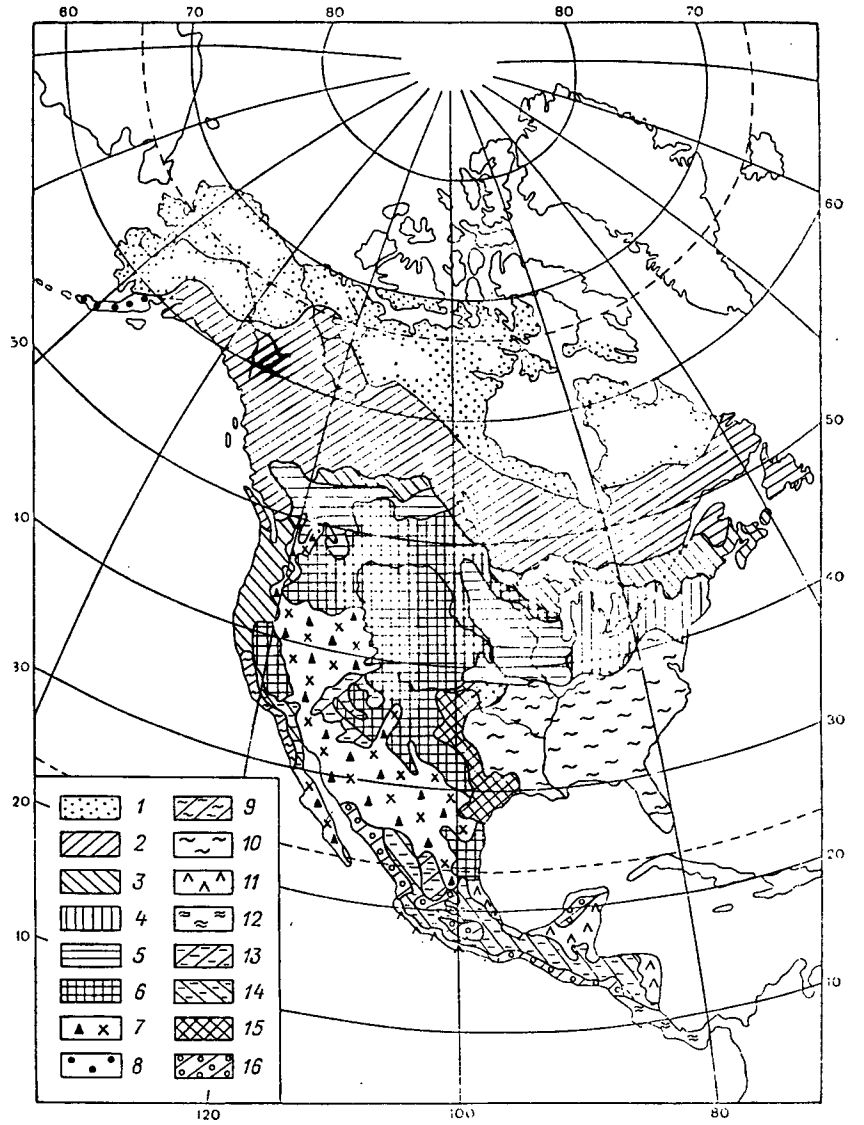



Рис. 3. Размещение природных зон на территории Северной Америки в настоящее время.

*1* — тундра, лесотундра; *2* — хвойный лес; *3* — смешанный лес; *4* — широколиственный лес; *5* — лесостепь; *6* — степь; *7* — полупустыни, пустыни; *8* — приокеанические луга; *9* — средиземноморский лес; *10* — влажный смешанный субтропический лес; *11* — вечнозеленый лес; *12* — листопадный лес; *13* — хвойный субтропический лес; *14* — смешанный субтропический лес; *15* — прерии; *16* — саванны.

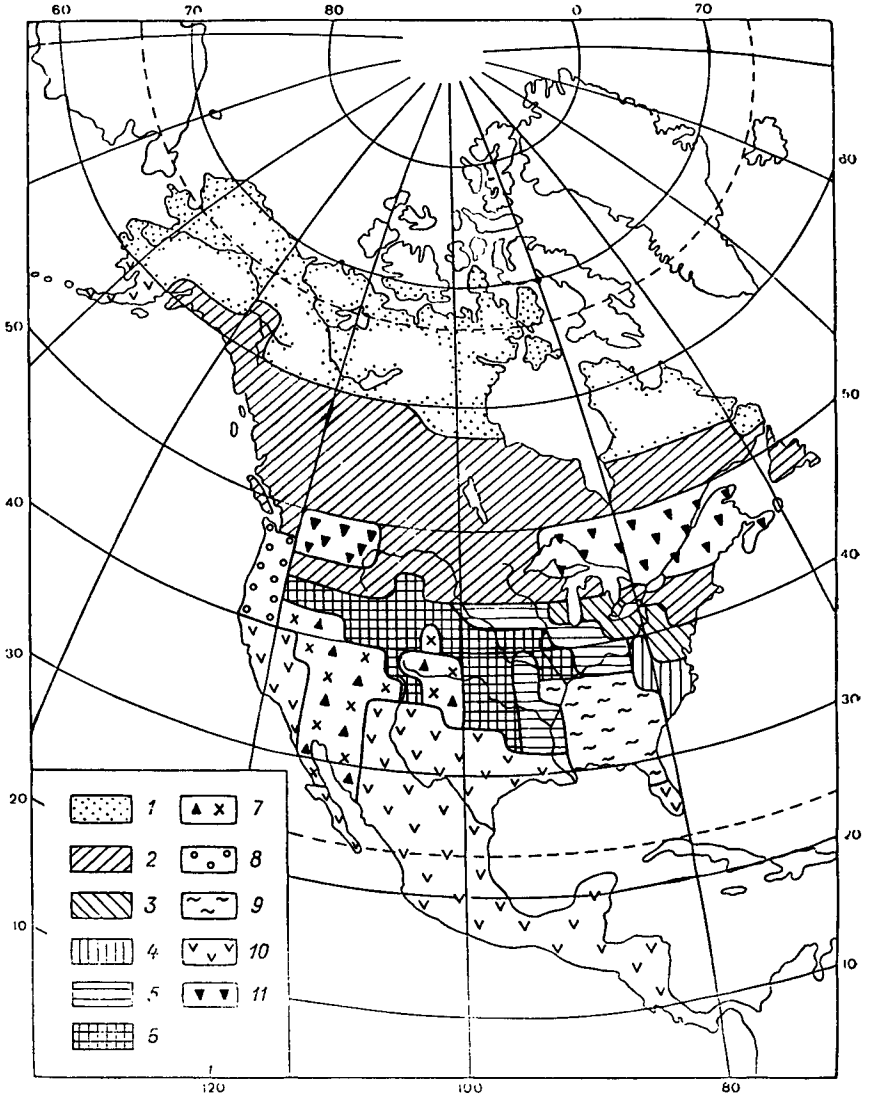



Рис. 4. Размещение природных зон на территории Северной Америки при потеплении на 1,4 °С.

*1* — тундра, лесотундра; *2* — хвойный лес; *3* — смешанный лес; *4* — широколиственный лес; *5* — лесостепь; *6* — степь; *7* — полупустыни, пустыни; *8* — альпийские луга; *9* — влажный смешанный субтропический лес; *10* — отсутствуют исходные данные для построения карты; *11* — не идентифицированные участки.

расположение природных зон в южной части континента не представляется возможным. Кроме того, на части территории не удалось идентифицировать природные зоны в условиях изменившегося климата вследствие ненадежности исходных для прогноза данных.

Результаты моделирования реакции растительного покрова на изменения климата, обусловленные увеличением концентрации углекислого газа (как правило, расчеты на увеличение содержания $CO_2$ в 2 или 4 раза), показывают, что наибольшие изменения в растительности произойдут в высоких широтах северного полушария. Этот вывод согласуется как с заключением М. И. Будыко [1], так и с нашими результатами и, по-видимому, не вызывает сомнений, поскольку прогнозируемые изменения климата наиболее существенны в высоких широтах. Однако заметны разногласия в оценках предстоящих изменений растительности. Так, по данным Эмануэля [6], площадь тундры сократится на 32 %, а бореальных лесов — на 37 %. Территория современных бореальных лесов будет занята главным образом степями и сообществами сухих бореальных кустарников и в меньшей степени — лесами умеренной зоны. Зона бореальных лесов продвинется на север, также передвинется и северная граница тундры. По данным других специалистов [9], климатические условия будущего будут благоприятны для роста лесов, особенно в морских регионах. При этом расположение бореальной зоны должно сместиться в северном направлении на 500—1000 км. Следует отметить, что в использованных моделях учтены только прогнозируемые изменения температуры и совершенно не принято во внимание изменение режима увлажнения. Поэтому оценки носят довольно условный характер.

Полученные нами результаты, безусловно, носят предварительный характер, поскольку в расчетах не учтены такие факторы как, например, скорость сукцессий и др. Однако несмотря на это, они свидетельствуют о том, что предстоящие изменения климата не должны катастрофическим образом отразиться на растительности, а для некоторых засушливых регионов они могут оказаться даже благоприятными.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1980. — 352 с.

2. Будыко М. И. Эволюция биосферы. — Л.: Гидрометеоиздат, 1984. — 488 с.

3. Вахрамеев В. А. Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии и их значение для стратиграфии. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1957, № 11.

4. Зубенок Л. И. Испарение на континентах. — Л.: Гидрометеоиздат, 1976. — 264 с.

5. Радченко Г. П. Критерии и методы палеогеографических реконструкций прежних условий в областях древней суши по палеонтологическим данным. — В кн.: Методы палеогеографических исследований. Л., 1964. — 203 с.

6. Emanuel W. R., Shugart H. H., Stevenson M. P. Climate change and the broad scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. — Climatic Change, 1985, N 7, p. 29—43.
7. Holdridge L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. — Science, 1947, N 105.
8. Holdridge L. R. Life zone ecology. — Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 1964.
9. Kauppi P., Posch M. A case study of the effects of $CO_2$-induced climatic warming on forest growth and the forest sector: A. Productivity reactions of northern boreal forests. — In: The impact of climatic variations on agroculture (Parry M. L., T. R. Carter, N. T. Konijn, etc.). Kluwer Acad. Publ. (IIASA, UNEP), 1988, v. 1, p. 183—195.
10. Tchebakova N. M., Monserud R. A., Leemans R. Possible vegetation shifts in Siberia under climatic change. — IIASA publ., 1992. — 23 p.

## POSSIBLE GLOBAL WARMING CAUSED CHANGES OF THE NATURE ZONES BOUNDARIES IN THE NORTHERN HEMISPHERE

*N. Yu. Kondrashova, K. I. Kobak*

*State Hydrological Institute, Rosgidromet*

The nature zones boundaries shifts due to projected global warming are analyzed for North America and the former USSR. The percentage area changes corresponding to a 1.4 °C warming are estimated. The recent and forecast maps of the nature zones for the above territories are given.

## ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БДЕЛЛОИДНОЙ КОЛОВРАТКИ *HABROTROCHA ROSA* ДЛЯ БИОИНДИКАЦИИ НЕКОТОРЫХ ВЕЩЕСТВ, ПРИМЕНЯЕМЫХ В БЫТОВОЙ ХИМИИ

*А. Е. Кухта*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

В последние годы природные экосистемы подвергаются воздействию новых химических агентов. Синтезируются все новые химические вещества, которые, попадая с промышленными и бытовыми выбросами в биоценозы, вызывают депрессию и зачастую необратимую деградацию последних. Встает проблема выявления и идентификации влияния отдельных химических агентов. Эту проблему можно эффективно решить, используя метод биоиндикации, на преимущества которого указывали многие авторы [1, 2, 6].

Примером новых веществ, предназначенных для использования в бытовой химии, могут служить хладон 122а и хладон 113 [5]. Вещества эти находят себе применение в бытовой химии, например при химической чистке одежды. Велика вероятность попадания их с бытовыми стоками в природные водоемы. Следовательно, необходимо выяснить реакцию на исследуемые хладоны гидробионтов и степень токсичности этих веществ. Для этого надо подобрать удобный тест-объект, биоиндикатор данного воздействия. На основании ряда проведенных ранее исследований [3, 4] мы предположили, что информативным и удобным тест-объектом могут послужить некоторые бделлоидные коловратки.

Для выявления различия токсичности хладона 122а и хладона 113 был поставлен ряд лабораторных тестов с коловратками *Habrotrocha rosa* Donner (о. Bdelloidea, кл. Rotifera). Это мелкие (размеры достигают долей миллиметра), прозрачные, червеобразные организмы, обитатели дна водоемов, илов, песка, мха, листового опада. Они весьма толерантны к недостатку кислорода и воздействию многих химических загрязнителей, поэтому они зачастую процветают и в сточных водах. Эти животные легко переносят полную и длительную потерю влаги, высыхая до тончайших пленок. Если такие пленки намочить водой, то в течение нескольких минут коловратки «оживут» и вернутся в нормальное состояние.

Вид *H. rosa* широко распространен в средней полосе России. Его представителей легко содержать в культуре, поскольку они не слишком требовательны к качеству воды (их среды обитания) и устойчивы ко многим воздействиям [3]. Это позволяет производить исследования с веществами, не поддающимися токсикологической оценке с помощью обычных, широко известных тест-объектов в силу гибели последних даже при очень низких концентрациях химических агентов. Широкая распространенность и типичность этих организмов позволяет экстраполировать результаты исследований на широкий ряд различных природных водоемов. Высокая интенсивность размножения в культуре позволяет осуществлять различные типы опытов. Все эти качества делают бделлоидных коловраток весьма удобными для использования в качестве тест-объектов и для проведения эколого-токсикологических опытов.

В опытах использовались насыщенные растворы хладона 122а и хладона 113, которые разбавлялись до определенных концентраций. Материалом для опытов служили коловратки *H. rosa,* обитающие во мху *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Пробы мха отбирались в сосняке-зеленомошнике кисличном с еловым подростом близ поселка Тарасовка Московской области.

Животные выделялись из субстрата по разработанной нами ранее методике [3]. Полученные особи помещались в отстоянную питьевую воду. Кормом служили культуры водорослей *Chlorella* sp. и *Scenedesmus* sp. Для наращивания численности тестируемой популяции и адаптации животных к лабораторным условиям

культура выдерживалась неприкосновенной 1,5 месяца. Затем производились опыты по специально разработанной нами для данного исследования методике. Определенное количество коловраток пипеткой вносилось в чашку Петри. Вода, в которой находились организмы, удалялась с помощью фильтровальной бумаги. Затем в чашку Петри наливался тестируемый раствор с известной концентрацией хладона. Время экспозиции составляло от 72 до 144 ч. За время экспозиции несколько раз определялась численность коловраток. Повторность опыта была четыре. Контролем служила популяция, помещенная в хорошо отстоянную питьевую воду.

Степень токсичности хладонов для данных организмов оценивалась по изменению коэффициента размножения, который определялся по формуле

$$k = N_2/N_1,$$

где $k$ — коэффициент размножения; $N_1$ — начальная численность организмов; $N_2$ — конечная численность организмов.

Если коэффициент размножения $k$ больше 1, это означает, что рождаемость популяции превышает смертность и численность растет. Если же коэффициент размножения $k$ меньше 1, это означает превалирование смертности над рождаемостью и падение численности популяции. Таким образом, с помощью коэффициента размножения мы будем оценивать изменение численности популяций *H. rosa* при воздействии на них хладона 122а и хладона 113. Коэффициенты размножения представлены в табл. 1 и 2. Данные, представленные в табл. 1 и 2, обладают незначительным разбросом.

На рис. 1 и 2 представлена динамика изменения численности *H. rosa* за время экспозиции в насыщенных растворах хладона 122а и хладона 113 по материалам табл. 1 и 2. Как видно из данных рисунков, корреляция процессов изменения численности в эксперименте и в контроле является отрицательной. В контроле в первый момент наблюдается усиленное размножение, вспышка численности коловраток. Затем, когда вся среда обитания заселяется, интенсивность размножения падает, коэффициент размножения заметно снижается (хотя и не опускается ниже 1).

Противоположная картина наблюдается в экспериментах с хладоном 122а и хладоном 113. И в том, и в другом случае первой реакцией тестируемой популяции является сокращение численности. Другими словами, смертность превышает рождаемость, которую необходимо брать в расчет в данном длительном эксперименте. Коэффициент размножения особей (т. е. произведение плодовитости на выживаемость) равен 0,36 для раствора хладона 122а, а для раствора хладона 113 — 0,84. Затем в силу летучести хладонов токсичность среды обитания снижается. В растворе хладона 122а за 96 ч экспозиции коэффициент размножения коловраток составил 0,72, за 120 ч — 2,20, за 144 ч —

*Таблица 1*

**Оценка изменения численности особей *H. rosa* в насыщенном растворе хладона 122а**

| Номер опыта | Коэффициент размножения в опыте | Среднее | Среднее квадратическое отклонение | Коэффициент размножения в контроле | Среднее | Среднее квадратическое отклонение |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Экспозиция 24 ч | | | |
| 1 | 0,60 | 0,355 | 0,224 | 3,12 | 3,17 | 0,312 |
| 2 | 0,07 | | | 3,00 | | |
| 3 | 0,44 | | | 2,93 | | |
| 4 | 0,31 | | | 3,62 | | |
| | | | Экспозиция 96 ч | | | |
| 1 | 0,56 | 0,72 | 0,206 | 1,89 | 1,50 | 0,281 |
| 2 | 1,00 | | | 1,26 | | |
| 3 | 0,57 | | | 1,34 | | |
| 4 | 0,75 | | | 1,53 | | |
| | | | Экспозиция 120 ч | | | |
| 1 | 2,40 | 2,20 | 0,623 | 1,18 | 1,23 | 0,203 |
| 2 | 3,00 | | | 1,24 | | |
| 3 | 1,75 | | | 1,49 | | |
| 4 | 1,67 | | | 1,00 | | |
| | | | Экспозиция 144 ч | | | |
| 1 | 1,00 | 1,25 | 0,175 | 0,95 | 0,99 | 0,062 |
| 2 | 1,33 | | | 0,92 | | |
| 3 | 1,28 | | | 1,05 | | |
| 4 | 1,40 | | | 1,03 | | |

1,25. В растворе хладона 113 коэффициент размножения коловраток за 48 ч равнялся 1,05, за 72 ч — 1,05.

На основании полученных данных мы, очевидно, вправе говорить об относительно низкой токсичности для *H. rosa* хладона 122а и хладона 113. При этом достоверного различия между степенью токсичности этих хладонов обнаружено не было. За время длительной экспозиции негативный эффект данных веществ на коловраток заметно уменьшается, что связано, вероятно, с высокой летучестью хладона 122а и хладона 113.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о том, что коловратки *H. rosa* являются весьма информативным тест-объектом для данного класса веществ. Очевидно, возможен и более широкий спектр применения этих животных в биоиндикации различных видов загрязнения, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

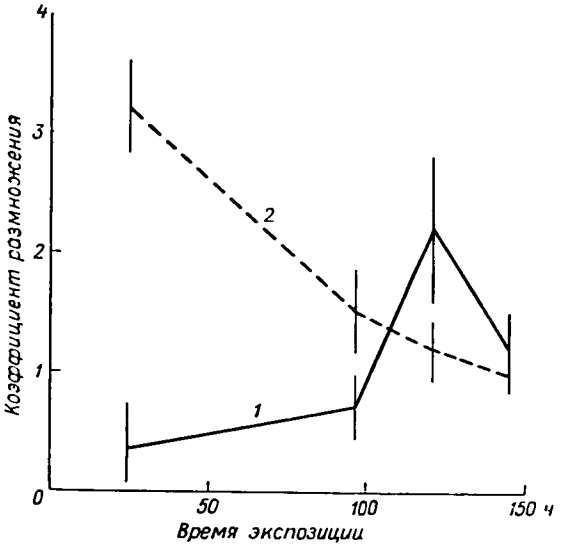



Рис. 1. Изменение коэффициента размножения особей при экспозиции в насыщенном растворе хладона 122а.

*1* — эксперимент, *2* — контроль.

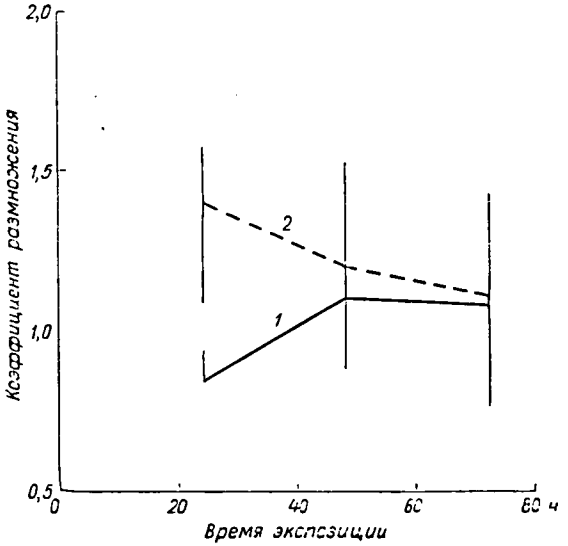



Рис. 2. Изменение коэффициента размножения особей при экспозиции в насыщенном растворе хладона 113.

*1* — эксперимент, *2* — контроль.

*Таблица 2*

**Оценка изменения численности особей *H. rosa* в насыщенном растворе хладона 113**

| Номер опыта | Коэффициент размножения в опыте | Среднее | Среднее квадратическое отклонение | Коэффициент размножения в контроле | Среднее | Среднее квадратическое отклонение |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Экспозиция 24 ч | | | |
| 1 | 0,83 | 0,840 | 0,0688 | 1,65 | 1,41 | 0,272 |
| 2 | 0,94 | | | 1,20 | | |
| 3 | 0,79 | | | 1,15 | | |
| 4 | 0,80 | | | 1,64 | | |
| | | | Экспозиция 48 ч | | | |
| 1 | 1,00 | 1,05 | 0,144 | 0,85 | 1,22 | 0,294 |
| 2 | 0,87 | | | 1,50 | | |
| 3 | 1,20 | | | 1,40 | | |
| 4 | 1,12 | | | 1,11 | | |
| | | | Экспозиция 72 ч | | | |
| 1 | 1,35 | 1,08 | 0,300 | 1,25 | 1,11 | 0,153 |
| 2 | 0,77 | | | 0,89 | | |
| 3 | 0,89 | | | 1,14 | | |
| 4 | 1,32 | | | 1,15 | | |

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Абакумов В. А. Гидробиологический контроль пресноводных экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1973. — 17 с.
2. Андрушайтис Г. П., Зандмане А. К., Качалова О. А. и др. Гидробионты — показатели степени загрязнения водотоков. — В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Труды советско-английского семинара. Л.: Гидрометеоиздат, 1977, с. 162—172.
3. Кухта А. Е. Коловратки — обитатели эпигейного мохового покрова как объекты биомониторинга закисления осадков. Автореферат на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Москва, 1990.
4. Кухта А. Е. Методические вопросы использования коловраток как объектов мониторинга экосистем суши. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, т. XII, 1989, с. 176—187.
5. Промышленные фторорганические продукты. Л.: Химия, 1990. — 464 с.
6. Mills K. H., Schindler D. W. Biological indication of lake acidification. — Water, Air and Soil Pollution, 1986, v. 30, N 3—4, p. 776—789.

## THE USE OF BDELLOID ROTIFER, *HABROTROCHA ROSA*, AS BIOINDICATOR OF SOME HOUSEHOLD CHEMICALS

***A. E. Kukhta***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

The results of laboratory experiments made to specify survival of the Bdelloid Rotifer (*Habrotrocha rosa* Donner) in the 122 a and 113 coolant solutions are presented. The organisms were exposed to various concentrations of the agents during 48 hours and longer. The initial and final values of rotifer density in solution are given in the paper. Coefficient of survival is estimated.

## ЛИШАЙНИКИ КАК КОМПОНЕНТ СЕВЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА

***М. А. Магомедова***

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

В задачи исследования входили фиксация современного состояния лишайниковых синузий на севере восточного склона Урала и Западной Сибири, выявление закономерностей распределения лишайников в растительном покрове; анализ естественной динамики лишайникового покрова; выявление, типизация антропогенных воздействий и характеристика лишайников как реципиентов антропогенной нагрузки; обоснование использования лишайников как компонента системы экологической экспертизы; оценка возможностей лихеномониторинга.

Информация о лишайниках севера Урала и Западной Сибири поступала из трех источников: описаний растительности, материалов инвентаризации оленьих пастбищ, специальных лихенологических исследований. Геоботанические описания и материалы устройства оленьих пастбищ обычно содержат упоминание о десятке видов и характеризуют распространение лишайников в первом случае через самую общую оценку участия в растительных сообществах, а во втором через оленеемкость. Лихенологические исследования имели следующую направленность: рефераты и анализ коллекций [2, 31], флора [5, 11, 23, 24, 26, 28—30, 32], динамика [12, 23], состав и структура лихеносинузий [14, 16, 24, 25, 29], анализ антропогенных воздействий [13, 15, 17, 18].

### Методика исследований

По восточному склону Урала от предгорных равнин до главного водораздела на Полярном, Приполярном и Северном Урале заложены и обследованы высотные экологические профили. На

территории Западной Сибири исследования проводились в арктических, субарктических тундрах, лесотундре, полосе северотаежных редкостойных лесов.

Во всех точках (42) анализировалась структура растительного покрова, вдоль экологических профилей описывались растительные сообщества и лихеносинузии, понимаемые нами как структурные единицы фитоценозов — совокупность лишайников, имеющих определенное ценотическое значение, занимающих однородные местообитания. В связи с особенностями рельефа и структуры растительного покрова число и длина профилей, число описанных сообществ сильно различаются. Подробная характеристика некоторых профилей дана автором в публикациях [19, 20, 22]. При описании лихеносинузий использовали традиционные геоботанические методы, адаптированные в отношении лишайников: учитывали видовой состав, встречаемость, покрытие, количество и размеры особей, жизненность, фитомассу, конкурентные отношения, наличие повреждений. Описания лихеносинузий выполнялись на учетных площадках 1 и 0,625 м$^2$. Видовое разнообразие оценивалось двумя показателями: 1) общим числом видов лишайников, зарегистрированных на всех площадках в данном фитоценозе; 2) видовой насыщенностью — числом видов на одну учетную площадку (0,625 м$^2$).

Встречаемость оценивалась как процент площадок, где вид был зарегистрирован, от общего их числа. Покрытие оценивалось на двух уровнях — как доля лихеносинузий в сложении растительного покрова и как собственно покрытие (внутрисинузиальное) в пределах занятых ими участков на площадках 0,625 м$^2$ (плотностью, густота). Фитомасса учитывалась на площадках 0,625 м$^2$, пересчет производился на 1 м$^2$ или на 1 % покрытой лишайниками площади в зависимости от задач последующего анализа и использования данных. Повторность описаний составляла от 10 до 25. Ошибка средних, приводимых в таблицах, не превышает 10—15 % (в предположении независимости и нормального распределения). Анализировали эпигейные, эпилитные и эпифитные лихеносинузии.

Сукцессионные процессы анализировались в эколого-динамических рядах на основе относительных датировок с помощью метода лихеноценометрии [12]. На антропогенно нарушенных территориях профили прокладывались по градиенту нагрузки от более нарушенных к менее нарушенным участкам, а также по возможности анализировались разновременные нарушения.

## Лишайники в растительном покрове

Анализ структуры растительного покрова и доли лишайников в фитоценозах свидетельствует о значительной роли лишайников в сложении растительного покрова на севере Западной Сибири (табл. 1). В подзоне арктических тундр лишайники составляют основу широко распространенных лишайниковых тундр, преоб-

*Таблица 1*

**Соотношение (%) растительных сообществ в растительном покрове севера Западной Сибири (в числителе) и доля (%) лихеносинузий в фитоценозах (в знаменателе)**

| Сообщества | Тундры | | | Предтундровые леса | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | субарктические | | | |
| | арктические | северные (типичные) | южные (кустарниковые) | лесотундра | северотаежные редкостойные леса |
| Тундровая растительность | 75 | 42 | 61 | 18 | — |
| лишайниковые тундры | 26/60 | 5/50 | 9/60 | 1/70 | — |
| кустарничково-моховые | 27/15 | 2/20 | 17/35 | — | — |
| травяно-моховые заболоченные | 11/5 | 4/0 | 0/0 | — | — |
| Кустарниковые | — | 31 | 33 | 17 | — |
| ерниковые | — | 2/10 | 10/30 | 17/40 | — |
| ивняковые | — | 29/10 | 23/20 | — | — |
| Открытые группировки | 10 | 5 | 0 | 0 | — |
| на песках | 3/30 | 2/30 | 0/30 | 0/25 | — |
| на солифлюкционных склонах | 8/60 | 3/40 | 0/30 | — | — |
| Заросли кустарников | — | — | 9 | — | — |
| ивняки | — | — | 6/85 | — | — |
| ерники | — | — | 3/25 | — | — |
| Болота | 20 | 38 | 30 | 38 | 36 |
| травяно-моховые | 14/5 | 34/0 | 17/0 | 2/0 | — |
| полигональные | 1/10 | — | 1/20 | — | — |
| плоскобугристые | 5/20 | 4/20 | 12/40 | 36/50 | 10/60 |
| крупнобугристые | — | — | 0/20 | — | 2/25 |
| Луговины | 5/— | 11/— | 0/— | — | — |
| Лесная растительность | — | — | 0 | 44 | 88 |
| Редколесья | — | — | 0 | 33 | — |
| лиственничные и елово-лиственничные | — | — | 0/20 | 33/60 | — |
| Редкостойные леса | — | — | — | 11 | 76 |
| сосново-лиственничные | — | — | — | 11/80 | 35/80 |
| лиственнично-сосновые и сосновые | — | — | — | — | 41/95 |
| Северотаежные леса | — | — | — | — | 12 |
| лиственнично-елово-кедровые | — | — | — | — | 8/5 |
| долинные ивняково-березово-еловые с кедром и лиственницей | — | — | — | — | 4/0 |

ладают в растительных группировках на пятнах голого грунта, дефляционных обнажениях, солифлюкционных склонах. Как существенный компонент присутствуют в сообществах плоскобугристых болот и кустарничково-моховых тундр, зарегистрированы даже в сообществах травяно-моховых болот. Особенно разнообразны и обильны лишайники во всех сообществах, где имеют место процессы мерзлотного пятнообразования, образования бугорков, трещин, разрушения моховой дернины. Наибольшую роль сообщества с преобладанием лишайников играют в растительном покрове водораздельной части Ямала. В субарктических тундрах, особенно южных, структура растительного покрова значительно усложняется. Лишайниковых тундр меньше, но лишайники играют значительую роль в кустарниковых, особенно в ерниковых тундрах. Увеличивается их роль в кустарничково-моховых тундрах, которые сменяют лишайниковые тундры на экспонированных участках водоразделов. В лесотундровой зоне сохраняется тенденция увеличения доли лишайников в фитоценозах. В лиственничных редколесьях, северотаежных сосновых и лиственничных редкостойных лесах лишайники составляют основу напочвенного покрова.

В зависимости от встречаемости зарегистрированные в описаниях две сотни видов лишайников разделены на четыре группы. Около половины выявленных видов отнесены к группе с очень низкой встречаемостью (1—4 %). В группу с относительно низкой встречаемостью входит около 25 % всех видов. Некоторые из этих видов демонстрируют высокое обилие в ограниченном числе сообществ, будучи привязаны к определенному сочетанию условий среды. Яркий пример — *Solorina crocea* (L.) Ach. на солифлюкционных склонах. Выделяется также группа видов с невысоким обилием, но встречающихся довольно часто. Сюда следует отнести прежде всего корковые лишайники (*Ochrolechia* sp., *Pertusaria* sp. и прочие). Обилие видов с низкой встречаемостью, значительное общее число видов в сообществах при относительно низкой видовой насыщенности свидетельствуют о пестроте и мозаичности лишайникового покрова. Около двух десятков видов лишайников с высокой встречаемостью создают основу лихеносинузий, выступают в качестве доминантов. В арктических тундрах на профиле от вершины водораздела до берега озера из тринадцати сообществ лишайники зарегистрированы в одиннадцати, в четырех доминировали лишайники рода *Cetraria* и *Alectoria*, пяти была свойственна полидоминантность. Всего в арктических тундрах в качестве доминантов лихеносинузий отмечены представители одиннадцати родов, в северных субарктических — пяти родов, в южных — четырех. Далее к югу видовой состав доминантов лихеносинузий в зональных сообществах еще более обедняется. Полидоминантность сохраняют лихеносинузии болот. В редкостойных лесах всецело господствует один вид — *Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo. Анализ доминирования также свидетельствует

о снижении разнообразия и уменьшении мозаичности структуры лишайникового покрова.

Анализ структуры лихеносинузий в сообществах показывает увеличение с севера на юг внутрисинузиального покрытия, запаса фитомассы; видовое разнообразие и видовая насыщенность снижаются, свидетельствуя об уменьшении пестроты, мозаичности лихеносинузий, фитоценозов, растительного покрова в целом (табл. 2).

*Таблица 2*

**Характеристика типичных лихеносинузий севера Западной Сибири**

| Сообщества | Характеристика лихеносинузий | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Общее число видов | Видовая насыщенность, число видов/м² | Внутрисинузиальное покрытие, % | Запас фитомассы, г/м² | Доминанты |
| Тундры кустарничково-мохово-лишайниковые | | | | | |
| арктические | 67 | 10 | 50 | 225 | *Cetraria* sp., *Alectoria* sp. |
| субарктические северные | 76 | 7 | 60 | 362 | *Cetraria* sp. |
| субарктические южные | 61 | 8 | 70 | 495 | полидоминантные |
| лесотундровые | 38 | 7 | 70 | 370 | *Cladonia* sp., *Cetraria* sp. |
| Болота плоскобугристые | | | | | |
| субарктические | 33 | 7 | 60 | 360 | полидоминантные |
| лесотундровые | 40 | 13 | 50 | 527 | полидоминантные |
| северотаежные | 37 | 10 | 70 | 616 | полидоминантные |
| Редколесья | | | | | |
| лиственничные лишайниковые | 33 | 6 | 90 | 1330 | *Cladonia* sp. |
| Редкостойные леса | | | | | |
| лиственничные лишайниковые | 26 | 6 | 90 | 1674 | *Cladonia stellaris* |
| сосновые лишайниковые | 16 | 4 | 95 | 1222 | *Cladonia stellaris* |

На восточном склоне Урала проанализированы закономерности высотного распределения лишайников и изменение состава и структуры лихеносинузий на высотных профилях в зависимости от широты (табл. 3). На наиболее разнообразном по растительному покрову североуральском профиле в горнолесном поясе представлены еловые, пихтовые, кедровые леса преимущественно из групп ассоциаций кустарничково-зеленомошных и каменистых [20]. Участие лишайников в сложении напочвенного покрова колеблется от 8 до 1 %. Распространены они пятнами среди зеленых мхов на выходах горных пород, у основания стволов, на гниющей древесине. Эпилитные лишайники в горно-лесном поясе

*Таблица 3*

**Характеристика лихеносинузий восточного склона Урала**

| Показатель | Горные леса | | | Подгольцовые редколесья | | | Горные тундры | | | Холодные гольцовые пустыни | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Северный | Приполярный | Полярный | Северный | Приполярный | Полярный | Северный | Приполярный | Полярный | Приполярный | Полярный |
| Высота над уровнем моря, м | до 700 | до 450 | до 200 | 700—800 | 350—500 | до 350 | 800—1200 | 500—800 | 350—450 | более 800 | более 450 |
| Доля в растительных сообществах, % | | | | | | | | | | | |
| эпигейные | 4 | 10 | 15 | 7 | 10 | 20 | 30 | 40 | 40 | 10 | 20 |
| эпилитные | 5 | 10 | 20 | 20 | 35 | 30 | 75 | 60 | 50 | 60 | 40 |
| Внутрисинузиальное покрытие, % | | | | | | | | | | | |
| эпигейные | 50 | 60 | 45 | 60 | 50 | 50 | 75 | 60 | 50 | 30 | 30 |
| эпилитные | 20 | 30 | 40 | 30 | 50 | 50 | 60 | 50 | 40 | 30 | 30 |
| Видовое разнообразие, число видов | | | | | | | | | | | |
| эпигейные | 27 | 30 | 31 | 27 | 30 | 30 | 37 | 27 | 26 | 23 | 16 |
| эпилитные | 15 | 25 | 30 | 25 | 30 | 30 | 51 | 47 | 47 | 36 | 34 |
| Видовая насыщенность, число видов/м$^2$ | | | | | | | | | | | |
| эпигейные | 5 | 5 | 10 | 5 | 5 | 5 | 6 | 10 | 10 | 5 | 5 |
| эпилитные | 3 | 5 | 6 | 5 | 5 | 3 | 8 | 12 | 8 | 5 | 5 |
| Запас фитомассы, г/м$^2$ | 600 | 700 | 500 | 500 | 450 | 400 | 450 | 500 | 250 | | |
| эпигейные | | | | | | | | | | | |
| эпилитные | | | | | | | | | | | |

представлены небольшим числом видов. В подгольцовых редколесьях распространение лишайников связано главным образом с каменными россыпями. В горных тундрах лишайники составляют основу очень многих сообществ, на огромной по площади поверхности выветривающихся каменных глыб лишайники являются основной формой жизни.

С увеличением высоты над уровнем моря уменьшается видовое разнообразие лишайников. Видовая насыщенность изменяется мало, примерно на одном уровне остается общее покрытие, а покрытие листоватых лишайников уменьшается. С высотой происходит смена доминантов в эпилитных (*Parmelia — Umbilicaria, Alectoria—Sphaerophorus*) и эпигейных (*Cladonia—Alectoria—Cetraria*) синузиях, уменьшение площадей наиболее сукцессионно продвинутых группировок, увеличивается доля группировок, относящихся к начальным стадиям формирования лишайникового покрова [19].

На Приполярном и Полярном Урале роль лишайников в растительном покрове горно-лесного и подгольцового пояса увеличивается, в том числе и за счет увеличения площади каменных россыпей. В горно-тундровом поясе лишайники менее разнообразны, но значительно больше видовая насыщенность группировок, покрытие и роль в сложении фитоценозов. Запас фитомассы, однако, не растет, так же как и внутрисинузиальное покрытие (что может быть объяснено и влиянием выпаса). Фитоценотические оптимумы большинства видов снижаются. Обращает на себя внимание перестройка лишайникового покрова в верхних частях гор в поясе холодных гольцовых пустынь — сокращается покрытие, снижается видовая насыщенность, видовое разнообразие (см. табл. 3). Если в нижних поясах гор роль лишайников и разнообразие лихеносинузий возрастает с севера на юг, то в горных тундрах и холодных гольцовых пустынях имеет место обратный процесс.

Все вышеизложенное позволяет заключить, что на севере Урала и Западной Сибири лишайники являются важным структурным компонентом растительного покрова и демонстрируют отчетливые закономерности распределения в зависимости от широты и высоты над уровнем моря.

## Динамика лишайникового покрова

Естественная динамика лихеносинузий связана с динамикой субстратов. Поскольку характеризуемая территория расположена в пределах криолитозоны, ведущее значение на севере Западной Сибири имеет мерзлотная динамика переувлажненных субстратов [33, 34], а также дефляционные процессы на песчаных отложениях. Установлено, что наиболее разнообразен лишайниковый покров в сообществах с выраженной динамикой — солифлюкцией, пятнообразованием, образованием трещин и проч. Видимо, имеет значение ослабление конкуренции со стороны мхов и высших ра-

стений, создание различий в условиях, скорость же всех процессов такова, что лишайники успевают осваивать новый субстрат.

В высокогорьях Урала динамика растительного покрова определяется процессами морозного выветривания [8] — разрушением горных пород, переносом и аккумуляцией продуктов выветривания. Разнообразие горных пород создает разнообразие типов местообитания для лишайников, поскольку характер формирования, состав и строение лишайниковых группировок определяются химическими и физическими свойствами породы, ее отношением к выветриванию [12]. В ходе сукцессий уменьшается значение свойств субстрата, формируются ценотические связи, проявляется роль условий увлажнения, освещения, особенно при переходе к эпигейным сообществам.

Формирование каменистых и лишайниковых тундр может происходить тремя путями: при разрастании кустистых лишайников в эпилитных группировках, на скоплениях мелкозема между глыбами, на дезинтегрированной до щебня породе. Пятнообразование, солифлюкция свойственны высокогорным сообществам, где, так же как и в зональных, увеличивается разнообразие лишайников, а зачастую и их покрытие. В подгольцовом поясе, горных и зональных лесах лихеносинузии малодинамичны в связи с общей стабильностью условий по сравнению с высокогорьями и Арктикой. Набор видов, активно осваивающих динамичный субстрат, один и тот же в зональных и горных тундрах, меняется лишь их соотношение.

Данных о динамике эпифитных лихеносинузий для анализа недостаточно. Наиболее чуткими реакциями могут отличаться эпифитные группировки на верхней и северной границе леса, где заложены постоянные площадки для анализа изменения лихеносинузий вследствие изменения условий непосредственно или через состояние деревьев.

Антропогенная динамика лишайникового покрова на севере Урала и Западной Сибири связана с выпасом оленей, пожарами, механическими нарушениями и загрязнением в зонах промышленного освоения и анализируется ниже.

## Характеристика антропогенных воздействий

Растительный покров севера Западной Сибири испытывает нагрузки на четырех разновременных и резко отличных по характеру уровнях: 1 — выпас оленей; 2 — разведка, бурение, изыскательские работы; 3 — строительство объектов промкомплексов по добыче, подготовке и транспортировке газа; 4 — эксплуатация промкомплексов. Каждому из перечисленных уровней присущ свой характер и масштаб воздействий.

Оленеводство является главной отраслью в системе традиционного природопользования на характеризуемой территории. Естественная кормовая база используется круглогодично. Доля лишайников в рационе оленя составляет зимой 80 %, летом — 20 %

[7]. Растительный покров в зоне оленеводства претерпевает значительные изменения, в наибольшей степени от выпаса страдают лишайники [1]. Изменение растительного покрова, падение его продуктивности в связи с выпасом оленей на Ямале отмечалось в начале века [9]. С тех пор нагрузки значительно возросли — здесь пасется второе по величине стадо в России.

Север Западной Сибири известен колоссальными запасами газа, добыча которого ведется более 30 лет и неуклонно расширяется. С газодобычей связано подавляющее большинство техногенных воздействий на растительность. Для этапа разведочного бурения характерны локальные механические нарушения почвенно-растительного покрова разной интенсивности, атмосферные (углеводороды, сажа, окислы азота, окись углерода, двуокись серы, тяжелые металлы) и поверхностные загрязнения буровыми растворами, их компонентами, нефтью и нефтепродуктами, бытовыми стоками обычно в зоне с уничтоженным или сильно поврежденным механически почвенно-растительным покровом [27]. Со строительством промкомплексов по добыче, подготовке и транспортировке газа связан максимум механических нарушений почвенно-растительного покрова — карьеры, отсыпки, внедорожное движение техники (70 %), временные и постоянные дороги; трансформация за счет изменения гидрологического режима. С жилыми поселками связаны загрязнение бытовыми стоками, рекреационные нагрузки. Выбросы двигателей автотранспорта приводят к локальному загрязнению почвенно-растительного покрова тяжелыми металлами. При эксплуатации промкомплексов специфическим является действие продуктов сгорания газа на компрессорных станциях. В атмосферу выбрасываются пыль, окислы азота, углерода серы, метан. К неспецифическим относятся механическое нарушение почвенно-растительного покрова. Этому этапу присущи и рекреационные нагрузки. Загрязнение почвенно-растительного покрова нефтепродуктами, сточными водами сконцентрировано у жилых комплексов и промышленных объектов. Загрязнения носят локальный характер, как правило, сопровождаются или перекрываются глубокими механическими повреждениями. Аварийные ситуации на объектах газодобывающего комплекса, присутствие большого числа людей на ранее безлюдных территориях увеличивают пожарную опасность. С развитием комплекса по добыче газа происходит сокращение и перераспределение пастбищных площадей, что вызывает увеличение нагрузки на оставшейся территории. Загрязнение поверхности, воды, воздуха ухудшает качество кормов.

В высокогорьях Урала широкомасштабное воздействие на растительность оказывает выпас оленей, а локальное — тремплинг, геологоразведочные работы и добыча полезных ископаемых. Среди техногенных воздействий преобладают механические нарушения.

## Лишайниковый покров как реципиент антропогенных нагрузок

Выделено три стадии пастбищной трансформации: I — относительной стабильности состава, структуры и продуктивности; II — активной трансформации; III — деградации [15]. При умеренном выпасе во всех исследованных сообществах отмечено увеличение видовой насыщенности и, менее отчетливо, видового разнообразия вследствие активизации динамики субстрата, нарушения моховой дернины или монолитного покрова *Cladonia stellaris*, что имеет место и вне антропогенных воздействий и демонстрирует те же эффекты. Выявлено сокращение доли лихеносинузий в сложении фитоценозов и внутрисинузиального покрытия (табл. 4).

*Таблица 4*

**Видовое разнообразие лишайников в напочвенном покрове северотаежных сосновых лесов**

| Степень нарушенности (характер воздействия) | Число видов | | Доминанты |
|---|---|---|---|
| | общее | на учетную площадку | |
| Эталонные участки | | | |
| относительно стабильные сообщества | 4 | 2±0,1 | *Cladonia stellaris* |
| динамичные сообщества | 20 | 6±0,5 | Полидоминантные |
| Выпас оленей | | | |
| стадия трансформации | 26 | 5±0,5 | Полидоминантные |
| стадия деградации | 18 | 3±0,4 | Полидоминантные |
| Тремплинг | | | |
| стадия трансформации | 12 | 8±0,9 | Полидоминантные |
| смена структуры | 3 | 1 | *Cetraria nivalis* |
| деградация | 7 | 4±0,5 | Полидоминантные |
| Проезды гусеничной техники | 12 | 4±0,5 | Полидоминантные |
| Восстановительные процессы на гарях | | | |
| стадия I (10—15 лет) | 23 | 7±0,6 | Полидоминантные |
| II (20—30 лет) | 27 | 9±1 | Полидоминантные |
| III (более 40 лет) | 17 | 6±0,4 | *Cladonia stellaris* |
| На техногенных пустошах | | | |
| стадия I | 3 | 1—2 | *Cladonia mitis*, *C. uncialis*, *Cetria nivalis* |
| II | 10 | 6±0,7 | Полидоминантные |
| III | 16 | 6±0,4 | *Cladonia stellaris* |

Высота живой части лишайников уменьшается особенно значительно в каменистых и лишайниковых зональных и горных тундрах, а наименее — в кустарниковых тундрах. На лесных зимних пастбищах уменьшение высоты наблюдается лишь на стадии деградации. В то же время достоверное сокращение плотности дернины, отмеченное для лесов, не выявлено в тундрах. С уменьшением покрытия, высоты лишайников или плотности дернины свя-

зано сокращение запасов фитомассы, особенно заметное на участках летнего выпаса. Сокращаются запасы важных в кормовом отношении *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flotow., *C. rangiferina* (L.) Web. Влиянию выпаса можно приписать сочетание высокой встречаемости с низким обилием этих видов в тундрах Ямала. Возрастает обилие и запас толерантных, но менее ценных видов. Выявлено расчленение однородного лишайникового покрова в редкостойных лесах на участки с разным видовым составом, соотношением видов, покрытием; в тундровых сообществах это менее очевидно из-за их исходной неоднородности. Отмечено уменьшение площади сообществ, чувствительных к выпасу. Выпас стимулирует также образование и увеличение пятен голого грунта. В наибольшей степени страдает лишайниковый покров там, где выпас производится в бесснежные сезоны.

Аналогичное выпасу воздействие оказывает тремплинг (вытаптывание). Изучение влияния тремплинга на почвенный покров редкостойных сосновых лесов показало, что по степени трансформации лихеносинузий можно выделить две стадии: на первой происходит нарушение однородного покрова *Cladonia stellaris,* увеличение покрытия прежде всего других видов *Cladonia,* а также *Cetraria, Stereocaulon* (табл. 5). В связи с этим растет видовая насыщенность, падает покрытие. При интенсивном воздействии могут образовываться чистые покровы из *Cetraria nivalis* (L.). В горных и зональных тундрах, более влажных вариантах лесных сообществ при интенсивном вытаптывании лишайники замещаются высшими растениями, особенно активно — злаками.

*Таблица 5*

**Изменение лихеносинузий под влиянием выпаса оленей**

| Ценотический показатель | Стадии трансформации | Летний выпас | | Зимний выпас |
|---|---|---|---|---|
| | | Горные тундры | Зональные тундры | Предтундровые леса |
| Видовая насыщенность, число видов/учетная площадка | I | 5 | 4 | 5 |
| | II | 8 | 7 | 4 |
| Общее число видов | I | 26 | 34 | 18 |
| | II | 30 | 41 | 22 |
| Доля лихеносинузий в фитоценозах, % | I | 52 | 50 | 70 |
| | II | 20—45 | 20 | 61 |
| Внутрисинузиальное покрытие, % | I | 60 | 60 | 58 |
| | II | 30—50 | 40 | 55 |
| Высота живой части лишайников, см | I | 5 | 4 | 3 |
| | II | 2 | 2 | 2 |
| Плотность дернины, число подециев (слоевищ)/учетная площадка | I | 176 | Не определялась | 238 |
| | II | 182 | | 153 |
| Фитомасса, на 1 % покрытия | I | 0,39 | 0,55 | 0,29 |
| | II | 0,25 | 0,45 | 0,21 |

Большинство тундровых сообществ пожаром полностью разрушается. Вторичные пирогенные ценозы сложены злаками, осоками, мхами. Наиболее пожароопасны редколесья и редкостойные леса с мощным лишайниковым покровом, где лишайники уничтожаются даже слабым низовым пожаром. Восстановление лишайникового покрова после пожара проходит в три стадии [13, 17]. Первая характеризуется господством бокальчатых и шиловидных *Cladonia* и продолжается не менее десяти лет, лишайниковые синузии осваивают до 30 % гари, фитомасса может достигать 80 г/м². На второй стадии общее число видов лишайников продолжает увеличиваться, видовая насыщенность достигает максимума. Доминирование переходит к *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina*. Лишайниковый покров занимает около 45 % гари. Запас фитомассы в среднем 170 г/м². На завершающей стадии происходит унификация видового состава — доминирование переходит к *Cladonia stellaris*, все прочие лишайники вытесняются. Фитомасса приближается к таковой в исходных сообществах, в среднем составляя 720 г/м².

Использующиеся техника и технологии создают механические нагрузки, превышающие предельно допустимые для растительного покрова [3, 4, 6, 10, 18, 22], лишайники исчезают из состава сообществ. Все сообщества со значительным участием лишайников отнесены к неустойчивым, восстанавливающимся с трудом или не восстанавливающимся.

Участие лишайников в восстановительных сукцессиях характеризуется следующими особенностями. Пойменная растительность и травяно-моховые болота восстанавливаются быстро — через 15—20 лет — без участия лишайников. На плоскобугристых болотах лишайники появляются в постантропогенных сообществах не менее чем через 10 лет, воссоздавая через 20 лет лишь половину своего исходного покрытия и треть видового состава. В тундрах и через 20 лет восстановление лишайникового компонента фитоценозов не отмечено. Восстановление лишайников в редколесьях и редкостойных лесах происходит в течение не менее чем 20 лет. Наиболее успешно восстанавливается лишайниковый покров на юге полосы редкостойных лесов в лиственничниках.

Анализ и контроль влияния загрязнений на растительность является наиболее сложной частью оценок как по многообразию воздействий, так и вследствие крайне слабой изученности. Пыль, окислы серы и углерода представляют угрозу для наземной растительности лишь вблизи источников эмиссий, где реципиенты обычно уничтожены механически. Как главный фактор поражения рассматриваются окислы азота [6, 36]. Проведенное исследование не выявило различий в составе и структуре эпифитных лихеносинузий на разном расстоянии от компрессорной станции, но зарегистрировано значительное азотное загрязнение лишайников на расстоянии десятка километров. Связь выявленных морфологических изменений у *Cladonia* spp. с кислым загрязнением [38] требует исследования и доказательств. Из поверхностных наиболь-

шее значение имеют загрязнения нефтью и нефтепродуктами. Лишайники, а также сообщества, где они широко представлены, очень чувствительны к этому типу воздействий [22] и исчезают из растительного покрова на загрязненной территории.

Анализ естественной и антропогенной динамики лишайникового покрова, характеристика лишайников как реципиентов антропогенной нагрузки демонстрируют высокую чувствительность лишайников к воздействиям и изменению условий среды, наличие методических возможностей фиксации состояния и контроля динамики лихеносинузий. Наиболее информативными следует считать показатели видовой насыщенности, фитомассы, доли лихеносинузий в фитоценозах, видовой состав и наличие видов-индикаторов.

## Лихеномониторинг

В условиях возрастающей интенсивности антропогенных воздействий на экосистемы для контроля за процессами их трансформации или деградации необходимы данные о состоянии, естественной и антропогенной динамике растительного покрова и его наиболее чувствительных компонентов.

Лихеномониторинг рассматривается как подсистема, элемент ботанического мониторинга. В северных и горных районах в связи с широким распространением лишайников, их высокой чувствительностью, особой ролью для традиционных форм природопользования он может быть эффективен. В соответствии со схемой, предложенной для севера Урала и Западной Сибири [21], ботанический мониторинг осуществляется на трех уровнях: глобальном, региональном, локальном, и имеет наибольшую эффективность как система раннего предупреждения при наличии связанных наблюдений на всех трех уровнях, позволяет при более простой и экономически эффективной организации работ получить максимальную информацию, обеспечить контроль за процессами и раннее предупреждение возможного перехода контролируемых параметров на более высокий уровень. Организуются также горизонтальные связи. Единство этой системы, успех ее функционирования обеспечивается прежде всего корректным подбором оптимального количества опорных пунктов (тест-полигонов) и контролируемых на них параметров. Отбор объектов осуществляется в соответствии с требованиями репрезентативности, экологической или хозяйственной важности, чувствительности по отношению к контролируемым воздействиям, возможности организации фиксированных точек наблюдений. Там, где это возможно и необходимо, предусмотрена организация контрольных площадок вне действия рассматриваемого фактора, а также четкая дифференциация площадок по наблюдаемым параметрам для последующей дифференциации эффектов.

На верхней границе леса в горах Северного, Приполярного и Полярного Урала закладываются тест-полигоны для сопряжен-

ного дендроклиматического и лихенологического мониторинга глобальных климатических изменений, контроля структуры и динамики лихеносинузий, содержания серы и азота [35]. Эрозионные процессы, их эскалация, восстановление растительного покрова и его лишайникового компонента предполагается контролировать в зоне освоения новых месторождений газа и на территории действующих промкомплексов.

Мониторинг состояния оленьих пастбищ актуален на всей характеризуемой территории. Промышленное освоение усложняет структуру землепользования, увеличивает скорость трансформации растительного покрова. Существующая система землеустройства методически не ориентирована на оперативный контроль. Именно здесь максимальны возможности лихеномониторинга.

Анализ и контроль влияния загрязняющих веществ является наиболее сложной частью как по многообразию воздействий, так и вследствие слабой изученности. Контроль атмосферных загрязнений предполагается осуществлять в промзонах, буферных зонах, на предположительно чистых (эталонных) участках. Контролируется состав, структура лихеносинузий, жизненность лишайников и концентрация в них загрязняющих веществ. Поверхностные загрязнения контролируются без создания системы опорных точек — режимными наблюдениями на локальном уровне. Предусмотрено сопряжение ботанического мониторинга с гео- и гидрохимическим, сведения о загрязнениях следует соотносить с качеством кормов на прилегающих пастбищных территориях.

На севере Урала и Западной Сибири формируется сеть опорных точек для оценки влияния выпаса, степени техногенной трансформации, атмосферных загрязнений, дифференцированных по зонам, высотным поясам, типам растительности, сезонным участкам и прочее. Разрабатывается система сочетания приемов контроля на постоянных площадках и массовых по всей территории с использованием двуступенчатого учета состояния лишайников: оценки участия в сложении растительного покрова и тщательного анализа динамических процессов в лихеносинузиях [37].

## Заключение

Лишайники являются важным компонентом растительного покрова, составляя основу многих фитоценозов, демонстрируют зональные и высотные изменения в составе и структуре лихеносинузий, четкую приуроченность к условиям среды и динамичность в связи с изменением последних.

Наибольшее воздействие на лишайниковый компонент растительного покрова на севере Урала и Западной Сибири оказывают выпас оленей, пожары, механические повреждения. Влияние антропогенных факторов выражается в перестройке состава и структуры лихеносинузий, сокращении занятой ими площади.

Значительная роль лишайников в растительных сообществах, интенсивное использование территории для выпаса оленей в сочетании с активным промышленным освоением создает объективную необходимость контроля состояния лишайникового покрова, разработки мер по его рациональному использованию и охране.

Предлагаемая система лихеномониторинга опирается на анализ состояния растительного покрова и его лишайникового компонента. Типизация антропогенных воздействий позволила выделить направления мониторинга. На основании характеристики лихеносинузий как реципиентов нагрузки выделены и обоснованы приемы, объекты и методы мониторинга.

Лихеномониторинг как компонент системы ботанического мониторинга направлен на контроль всех специфических и неспецифических воздействий и реализуется как система формирования экологических ограничений в промышленных и буферных зонах. В отношении оленеводства целью создания системы мониторинга является не только регламентация, но и оптимизация использования ресурсов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Андреев В. Н. Некоторые данные о делихенизации тундры. — В кн.: Растительность и почвы Субарктической тундры. Новосибирск: Наука, 1980, с. 201—205.

2. Андреев В. Н. Лишайники полуострова Ямал. — В кн.: Новости сист. низш. раст. Л.: Наука, 1984, т. 21, с. 127—136.

3. Андреяшкина Н. И. К вопросу об устойчивости фитоценозов Крайнего Севера к транспортным воздействиям. — В кн.: Ботанич. исследования на Урале. Свердловск, УрО АН СССР, 1990а, с. 5.

4. Андреяшкина Н. И. Оценка состояния растительного покрова на нарушенных землях в районе Бованенковского ГКМ. — В кн.: Освоение Севера и проблема рекультивации. Сыктывкар: КНЦ УрО АН СССР, 1991, с. 11—12.

5. Волкова А. М. Флора лишайников Косьвинского Камня и смежных гор. — В кн.: Споровые растения Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1970. Вып. 70, с. 93—133.

6. Влияние объектов Мингазпрома на растительный покров полуострова Ямал / М. А. Магомедова, Н. И. Андреяшкина, И. Е. Бененсон и др. — В кн.: Экология нефтегазового комплекса. М.: Миннефтегазстрой, 1988, с. 207—209.

7. Востряков П., Броднев М. Оленеводство Ямала. — Л.: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1964. — 98 с.

8. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. — М.: Наука, 1975. — 284 с.

9. Житков Б. М. Полуостров Ямал. — Зап. Русск. геогр. о-ва, С.-Петербург, 1913. Вып. 49. — 113 с.

10. Игошева Н. И. Трансформация тундровых сообществ под влиянием антропогенного воздействия. — В кн.: Освоение Севера и проблема рекультивации. Сыктывкар: Коми НЦ АН СССР, 1991, с. 89—90.

11. Куваев В. Б. Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин. — В кн.: Споровые растения Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 61—92.

12. Магомедова М. А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала. — Экология, 1979, № 3, с. 29—38.

13. Магомедова М. А. Послепожарное восстановление лишайникового покрова на севере Тюменской области. — В кн.: Биол. проблемы Севера. Труды IX Симпозиума, Сыктывкар, 1981. Ч. II, с. 17—19.

14. Магомедова М. А. Лишайниковый покров высокогорий Северного Урала. — В кн.: Растит. сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984, с. 91—101.

15. Магомедова М. А. Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров редколесий. — В кн.: Ботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985а, с. 5.

16. Магомедова М. А. К вопросу о роли лишайников в горных экосистемах. — В кн.: Грибы и лишайники в экосистеме. Рига: ЛГУ им. П. Стучки, 1985б, с. 80—82.

17. Магомедова М. А. Лишайниковые группировки на гарях в редколесьях Тюменского Севера. — В кн.: Человек и ландшафты. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985, с. 3—4.

18. Магомедова М. А. Антропогенная динамика лишайникового покрова на Тюменском Севере. — В кн.: Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство. Тезисы докладов XI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск, ЯО СО АН СССР, 1986. Вып. 2, с. 84—86.

19. Магомедова М. А. Высотное распределение лишайников на горе Косьвинский Камень. — В кн.: Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986, с. 103—118.

20. Магомедова М. А. Лишайники в растительном покрове Центрального водораздельного хребта на Северном Урале. — В кн.: Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1991, с. 86—103.

21. Магомедова М. А. Ботанический мониторинг в зонах воздействия объектов газодобычи на севере Западной Сибири. — В кн.: Освоение Севера и проблема рекультивации. Сыктывкар: КНЦ, 1991, с. 125—126.

22. Магомедова М. А., Морозова Л. М., Степанова А. В. Естественное восстановление растительности арктических тундр. — В кн.: Освоение севера и проблема рекультивации. Сыктывкар: КНЦ УрО АН СССР, 1991, с. 126—127.

23. Мартин Ю. Л. О возрастной структуре лишайникового покрова морен некоторых современных ледников. — В кн.: Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск: УФАН СССР, 1969, вып. 69, с. 206—207.

24. Мартин Ю. Л. Заметки о лихенофлоре и основных синузиях лишайников стационара «Харп». — В кн.: Споровые растения Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 134—139.

25. Мартин Ю. Л. Роль лишайников в некоторых биогеоценозах Полярного Урала. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: КФАН СССР, 1970, с. 85—89.

26. Мартин Ю. Л. О лихенофлоре стационара Харп. — В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УФАН АН СССР, 1974, с. 28—29.

27. Охрана природы при производстве разведочных работ на нефть и газ / А. П. Братцев, В. П. Гладков, З. И. Воеводина и др. Сыктывкар: КФ АН СССР, 1987. — 26 с.

28. Рандлане Т. О. О лишайниках полуострова Ямал. — В кн.: Брио-лихенол. исслед. высокогор. р-нов и Севера СССР. Апатиты, 1988, с. 17—22.

29. Рябкова К. А. Лихенологический очерк северо-восточного склона «Денежкин Камень». — Бот. журн., 1965, т. 50, № 1, с. 16—21.

30. Рябкова К. А. К изучению лихенофлоры Урала. — В кн.: Брио-лихенол. исслед. высокогор. р-нов и Севера СССР. Апатиты: КФ АН СССР, 1981, с. 114—115.

31. Савич В. П., Еленкин А. А. Введение к флоре лишайников Азиатской части СССР. — В кн.: Споровые растения. Л.: АН СССР, 1956, с. 181—343.

32. Сторожева М. М., Рябкова К. А., Кондратьева М. А. К флоре лишайников Приполярного Урала. — В кн.: Научные труды Свердл. гос. пед. ин-та. Биология: Свердловск, 1973, вып. 3, с. 17—27.

33. Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. — 268 с.

34. Тыртиков А. П. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. — М.: Наука, 1979. — 116 с.
35. Экологические эффекты загрязнения природной среды глобального масштаба / Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1987, т. 10, с. 10—21.
36. Экологическая экспертиза воздействий на растительный покров / М. А. Магомедова, Н. И. Андреяшкина, Н. И. Игошева и др. — В кн.: Экологические проблемы охраны живой природы. М.: Гос. ком. по охране природы, 1990, с. 213.
37. Magomedova M. A. Lichens in the monitoring of Northern ecosystems. — In: Arctic Research: Advances and Prospects. Proceedings of Conference of Arctic and Nordic Countries on Coordination of Research in the Arctic, Leningrad, 1988. Moscow, Nauka, 1990, Part 2, c. 114.
38. Scott M. G., Hutchinson T. C. The use of lichen growth abnormalities as an early warning indicator of forest dieback. — Environ. Monit. and Assessment, 1990, v. 15, N 3, p. 213—218.

## LICHENS AS A COMPONENT OF NORTHERN ECOSYSTEMS AND THE MONITORING OBJECT

***M. A. Magomedova***

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian AS*

The role of lichens in the Northern Ural and the Western Siberia vegetation cover is characterized. The land-use influence on lichens is considered and the major anthropogenic effects on lichenosinusias composition and structure are described. The lichenomonitoring concept based on the analysis of anthropogenic dynamics is proposed and its importance for ecological monitoring in Arctic region is discussed.

## СОДЕРЖАНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В МОХОВО-ЛИШАЙНИКОВОМ ПОКРОВЕ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ П-ВА ЯМАЛ

**М. Г. Нифонтова, Ю. М. Малафеев**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

Радиоэкологические исследования в районах Крайнего Севера, проведенные в конце 50-х — начале 60-х годов, позволили установить, что за Полярным Кругом концентрация радионуклидов в воздухе в 2—3 раза, а уровни радиоактивного загрязнения почв в 1,5—2,0 раза ниже, чем в средних широтах северного полушария. Вместе с тем выяснилось, что характерной особенностью арктических районов является необычно высокая (по сравнению со средними широтами) концентрация долгоживущих ($^{90}Sr$ и

$^{137}Cs$) и естественных ($^{210}Pb$) радионуклидов в цепи лишайники—олень—человек. При этом уровни радиоактивного загрязнения всей трофической цепи определяются первичным звеном — лишайниками [3, 4, 10, 12, 13].

В конце 70-х — начале 80-х годов не наблюдалось существенных поступлений радиоактивных продуктов с атмосферными выпадениями [2, 11], и интерес к радиоэкологическим исследованиям в арктических районах несколько снизился.

Однако интенсивное освоение п-ва Ямал, его относительная близость к местам ядерных испытаний на Новой Земле [9], крайне слабая изученность радиационной обстановки [7] обусловили необходимость оценки степени возможного радиоактивного загрязнения почвенно-растительного покрова территории. Известно, что радиационная обстановка на Крайнем Севере определяется главным образом распространенностью и кормовой значимостью растений, накапливающих в большом количестве радионуклиды [1]. Поэтому в наших исследованиях основное внимание было обращено на лишайники и мхи, которые благодаря специфическим анатомо-морфологическим и физиологическим особенностям способны к повышенной аккумуляции $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$, а также более прочному и длительному закреплению радионуклидов в тканях.

Лишайники и мхи разной таксономической принадлежности собраны в типичных кустарниковых и кустарничковых мохово-лишайниковых тундрах в северных (пос. Сабетта), средних (пос. Бованенково, стационар Хановей) и южных (стационары Старик и Хадыта) районах п-ва Ямал. Определяли концентрацию $^{90}Sr$ (радиохимический анализ) и $^{137}Cs$ (гамма-спектрометрический метод) в отдельных видах растений и мохово-лишайниковых сообществах; для тундр южного Ямала рассчитаны общий запас и распределение радионуклидов в отдельных компонентах почвенно-растительного покрова *.

Данные о содержании радионуклидов в изученных 29 видах напочвенных лишайников и мхов приведены в табл. 1. Минимальная концентрация $^{90}Sr$ в растениях составляет 30—50 Бк/кг сухой массы, а максимальная — достигает 140—160 Бк/кг; для $^{137}Cs$ значения концентрации соответственно равны 50—80 и 350—410 Бк/кг сухой массы. В целом содержание радионуклидов в лишайниках и мхах изменяется в пределах одного порядка величин, а наблюдающиеся различия связаны с видовой специфичностью и возрастом растений, а также неидентичностью места отбора проб. Так, в типичных тундрах от северных до южных границ п-ва Ямал концентрация радионуклидов в мохово-лишайниковом покрове варьирует от 40 до 120 Бк/кг для $^{90}Sr$ и от 70 до 260 Бк/кг для $^{137}Cs$.

Максимальные значения концентрации радионуклидов в лишайниках Крайнего Севера зарегистрированы в 1964—1965 гг.

* Авторы благодарят К. А. Рябкову, Г. В. Троценко за определение видового состава растений, В. К. Рябицева, Н. С. Алексееву — за помощь в отборе материала.

*Таблица 1*

**Концентрация радионуклидов (Бк/кг сухой массы) в лишайниках и мхах разной таксономической принадлежности**

| Виды растений | $^{90}Sr$ | $^{137}Cs$ |
|---|---|---|
| **Лишайники** | | |
| *Cladina rangiferina* | 40±10 | 315±30 |
| *C. sylvatica* | 50±10 | 280±30 |
| *C. stellaris* | 40±10 | 155±30 |
| *C. arbuscula* | 70±10 | 220±30 |
| *C. mitis* | 50±5 | 320±30 |
| *Cladonia uncialis* | — | 350±60 |
| *C. elongata* | 150±20 | 160±20 |
| *C. amaurocraea* | 110±30 | 335±50 |
| *Cetraria chrysantha* | 30±5 | 180±30 |
| *C. hepatison* | 90±20 | 140±20 |
| *C. islandica* | 40±5 | 280±90 |
| *C. laevigata* | 30±10 | 50±10 |
| *Thamnolia vermicullaris* | 120±20 | 140±10 |
| *Stereocaulon tomentosum* | 60±10 | 40±10 |
| **Мхи** | | |
| *Dicranum spadiceum* | 160±40 | 170±10 |
| *D. elongatum* | 110±15 | 270±20 |
| *Hylocomnium splendens* | 130±10 | 120±10 |
| *Polytrichum commune* | 150±20 | 340±60 |
| *P. strictum* | 50±10 | 150±10 |
| *P. gracilis* | 90±20 | 80±20 |
| *Racomitrum lamiginosum* | 160±30 | 410±10 |
| *Sphagnum riparium* | 110±20 | 300±30 |
| *Sph. rubellum* | 120±20 | 220±20 |
| *Sph. squarrosum* | 30±10 | 120±20 |
| *Sph. wulfianum* | 60±10 | 80±20 |
| *Sph. majus* | 70±10 | 90±10 |
| *Sph. fuscum* | 130±10 | 330±50 |
| *Sph. balticum* | 150±10 | 360±90 |
| *Sph. lenense* | 120±30 | 260±50 |

[8]. К настоящему времени на п-ве Ямал, территория которого типична для арктических регионов, содержание $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$ в лишайниках и мхах снизилось в среднем в 3—7 раз (см. табл. 1).

Для тундр южного Ямала оценена динамика концентрации радионуклидов в мохово-лишайниковой растительности (табл. 2). Полученные усредненные данные и ориентировочные расчеты показывают, что в первое десятилетие после максимальных глобальных радиоактивных выпадений концентрация $^{90}Sr$ в мохово-лишайниковой растительности уменьшилась незначительно, а $^{137}Cs$ — примерно на 60—70 %. В последующие годы содержание $^{90}Sr$ в растительности снизилось дополнительно еще на 30—40 %, а $^{137}Cs$ — на 10—20 %. Эти крайне приблизительные результаты без учета поступления радионуклидов в растения из

*Таблица 2*

**Концентрация (минимальные и максимальные значения) радионуклидов (Бк/кг сухой массы) в мохово-лишайниковом покрове кустарниковых тундр Южного Ямала**

| Годы | $^{90}Sr$ | $^{137}Cs$ |
|---|---|---|
| 1963—1965 * | 110—370 | 1400—3200 |
| 1976 | 130—350 | 480—750 |
| 1988—1991 | 60—140 | 90—370 |

* Приведены данные для лишайников с территории Ямало-Ненецкого автономного округа [8].

почвы и глобальных атмосферных выпадений, скорости отмирания растений и процесса вымывания радионуклидов из мохово-лишайниковой растительности принципиально согласуются с прогнозами, полученными на основании использования рассчитанной величины эффективного периода полуочищения $^{137}Cs$ у лишайников [8], и показывают, что освобождение мохово-лишайниковых сообществ от радиоактивного загрязнения — процесс достаточно инерционный, а скорость его со временем в значительной степени убывает.

Анализ соотношения изученных радионуклидов в лишайниках и мхах подтверждает полученные нами результаты. Так, если в 1963—1965 гг. отношение удельной активности $^{137}Cs$ к $^{90}Sr$ в лишайниках составляло от 4 до 10 (в выпадениях оно равно 1,6—1,7), то в настоящее время соотношение радионуклидов в лишайниках и мхах колеблется в среднем от 2,1 до 3,7.

Следует отметить, что лишайники и мхи на Крайнем Севере не обладают какими-либо специфическими особенностями накопления $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$ относительно аналогичных растений, произрастающих в других регионах [5, 6, 14].

Для кустарниковых мохово-лишайниковых тундр южного Ямала определены величины запаса радионуклидов в почвенно-растительном покрове (на площадках 1 м$^2$ при глубине почвенного слоя 0—5 см). В 1976 г. общий запас $^{90}Sr$ в почвенно-растительном покрове тундр достигал в среднем 2440 Бк, а $^{137}Cs$ — 3760 Бк, в 1988—1991 гг. эти показатели равнялись соответственно 1350 и 2530 Бк. Основное количество радионуклидов сосредоточено в почве и тундровом опаде (70—85 %), минимальное содержание $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$ отмечено для травянистой и кустарниковой растительности (1,6—10,8 %). В то же время мохово-лишайниковые сообщества аккумулируют до 20 % радионуклидов общего их содержания в почвенно-растительном покрове. Характерно, что общий запас радионуклидов и распределение их по компонентам почвенно-растительного покрова изменились за прошедшие 12—15 лет незначительно. По-видимому, в районах Крайнего Севера на поведении радионуклидов, поступивших с атмосферными вы-

падениями, в значительной степени сказывается влияние специфических особенностей тундровых ландшафтов.

Наблюдается постепенное уменьшение содержания радиоактивных продуктов в верхнем (0—5 см) слое почвы. Если в 1963—1965 гг. плотность загрязнения этого слоя почв $^{90}Sr$ в арктических тундрах составляла в среднем 0,034 Ки/км$^2$, то к началу 90-х годов плотность загрязнения почв уменьшилась до 0,017 Ки/км$^2$; для $^{137}Cs$ эти величины изменились соответственно с 0,048 Ки/км$^2$ до 0,031 Ки/км$^2$.

Таким образом, впервые для территории п-ва Ямал приведены данные о концентрации $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$ в лишайниках и мхах разной таксономической принадлежности, о содержании радионуклидов в мохово-лишайниковой растительности и компонентах почвенно-растительного покрова типичных тундровых сообществ. По всем рассмотренным радиоэкологическим параметрам загрязнения территории $^{90}Sr$ и $^{137}Cs$ не обнаружено. Полученные результаты могут служить основой для оценки радиационной ситуации в регионах Крайнего Севера, а также для проведения мониторинга радиоактивного загрязнения окружающей среды. Тем не менее представленные материалы следует рассматривать в определенной степени предварительными, так как не затронуты многие аспекты, оказывающие влияние на радиационную обстановку полуострова. Необходимо более подробное исследование содержания естественных и искусственных радионуклидов в почвах, водных экосистемах и береговых шельфах, а также изучение процессов вертикальной миграции нуклидов в почвенно-растительном покрове и влияния на эти процессы специфических особенностей тундровых ландшафтов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гигиеническая оценка радиоактивности внешней среды на Крайнем Севере / М. Н. Троицкая, А. П. Ермолаева, М. С. Ибатуллин и др. — Радиационная гигиена. 1975, вып. 5, с. 108—114.

2. Глобальное загрязнение $^{137}Cs$ и $^{90}Sr$ и дозы внешнего облучения на территории СССР / Л. И. Болтнева, Ю. А. Израэль, В. А. Ионов, И. М. Назаров. — Атомная энергия, 1977, с. 355—360.

3. Методы исследования радиоактивных изотопов в цепочке лишайник — северный олень — человек / П. В. Рамзаев, М. С. Ибатуллин, Э. М. Крисюк, Э. П. Лисаченко и др. — В кн.: Методы радиоэкологических исследований. М.: Атомиздат, 1971, с. 167—175.

4. Моисеев А. А., Рамзаев П. В. Цезий-137 в биосфере. — М.: Атомиздат, 1975. — 180 с.

5. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. О накоплении стронция-90 и цезия-137 лишайниками в природных условиях.— Экология, 1977, № 3, с. 93—96.

6. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. Радиоэкологический мониторинг природных экосистем в зоне Белоярской атомной электростанции на Урале. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. Т. XIII, с. 162—175.

7. Радиоактивное загрязнение полуострова Ямал и оценка радиационной опасности для человека. / Н. М. Любашевский, В. И. Стариченко,

М. И. Балонев, Г. Я. Брук, М. Г. Нифонтова, В. Н. Шугов и др. — Экология, 1993.
8. Радиоэкология ландшафтов Крайнего Севера. / М. Н. Троицкая, П. В. Рамзаев, А. А. Моисеев, А. И. Нижников и др. — В кн.: Современные проблемы радиобиологии. Т. 2. Радиоэкология. М.: Атомиздат, 1971, с. 325—353.
9. Северный полигон / А. М. Матущенко, В. Г. Сафронов, В. П. Червонный, Ю. Е. Шипко. — Информ. бюлл. Межвед. совета по информации и связям с общественностью в области атомной энергии. М., 1990, № 22, с. 2—10.
10. Цезий-137 в цепочке лишайник — олень — человек на Крайнем Севере СССР (1962—1968 гг.) / А. И. Нижников, М. А. Невструева, П. В. Рамзаев, А. А. Моисеев и др. — М.: Атомиздат, 1969, с. 1—16.
11. Челюканов В. В., Савельев В. А. О влиянии ядерных испытаний Китайской Народной Республики на радиоактивное загрязнение территории СССР. — Метеорол. и гидрол., 1991, № 11, с. 118—119.
12. Hansson W. C. $^{137}Cs$ in Alaskan lichens, caribou and Eskimos. — Health. Phys., 1963, N 13, p. 383.
13. Mattsson S. Radionuclides in lichens, reindeer and man. — Lund., 1972, 230 p.
14. Taylor F. G., Witherspoon L. P. Retention of similated fallout particles by lichens and mosses. — Health. Phys., 1972, v. 23, N 6, p. 867—869.

## THE CONCENTRATIONS OF RADIONUCLIDES IN MOSSES AND LICHEN COVER IN YAMAL TUNDRA

***M. G. Nifontova, Yu. M. Malafeev***

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian AS*

The concentrations of radionuclides in mosses and lichens were measured in northern tundra (Yamal peninsula, Russia). These values for each element ($^{90}Sr$ and $^{137}Cs$) were of the same order in different samples. They varied along with taxonomic characteristics of an organism, its age and particular location. It has been found that concentrations of investigated radionuclides declined by factor 3 to 7 as compared with respective concentrations in 1964—1965. The upper soil layer (0—5 cm) revealed the similar trend. The analyzed radioecological parameters did not show any significant deviation from their natural values.

## ДИНАМИКА ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГАРИ В ПРИУНЖЕНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

***С. Ю. Попов***

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова*

Изучению растительности и почв на гарях посвящено очень много работ [4, 5, 11, 12, 14 и др.]. Несмотря на широкий спектр исследований, проведенных к настоящему времени, в них очень

редко можно найти результаты многолетних визуальных наблюдений за изменением как почв, так и растительности. Для района, в котором проводились наши исследования, такие работы отсутствуют.

С 1988 по 1993 г. нами были проведены наблюдения за изменениями растительности и почв на территории крупной гари 1972 г. Она находится в юго-восточной части Костромской области между городами Мантурово и Макарьев, простираясь полосой длиной 40 км и 20 км шириной. Гарь занимает часть зандровой равнины Приунженской низменности (или Ветлужско-Унженского междуречья), сложенной флювиогляциальными песками. Рельеф местности полого-волнистый, мещерского типа (песчаные дюны чередуются с междюнными понижениями). Согласно районированию [11], Приунженская низменность находится на территории южной тайги.

Для проведения мониторинга на этой гари в 1988 г. нами были сделаны серии описаний почв и растительности по экологическому профилю. На болотах выполнены стратиграфические микропрофили (ботанический анализ серии колонок по микрорельефу, глубина которых не более 50 см, включая и мощность очеса; средняя длина такого профиля не более 1 м.). В 1993 г. были проведены повторные исследования.

Автор благодарит преподавателей кафедры общего почвоведения МГУ им. Ломоносова В. Д. Васильевскую и Л. Г. Богатырева за любезно предоставленный материал и консультации, научного сотрудника ИЭМЭЖ РАН Е. С. Преображенскую, которая описала растительность на трансекте в 1988 и 1993 гг. За помощь в составлении и определении микропрофилей на болотах автор благодарит студентов Московских ВУЗов С. А. Мошковского и А. А. Преображенскую.

## Результаты

До пожара на изучаемой площади сильно дренированные местообитания были заняты сосняками лишайниковыми и зеленомошными, недостаточно дренированные — ельниками черничными и долгомошными. Слабо дренированные местообитания междюнных понижений были заняты сосняками багульниковыми и сфагновыми и открытыми осоково-сфагновыми болотами (по материалам лесоустройства 1965 г. Шемятинского лесничества Макарьевского лесхоза, а также по [7]). В результате пожара на месте сухих сосняков возникли лишайниковые и вересково-лишайниковые пустоши. Болота лишились спелого древостоя. На месте остальных лесов в основном образовались долгомошные пустоши с *Polytrichum strictum* и *P. commune* [7]. Через два года после пожара на гари был произведен аэросев сосны, а на сильно дренированных дюнах сосна была высажена сеянцами. Поэтому теперь во всех типах местообитаний произрастает сосновый молодняк (жизненность которого наихудшая — в верхних частях рель-

ефа, промежуточная — на болоте в междюнных понижениях, наилучшая — в переходной полосе).

Таким образом, к 1987 г. на месте сведенного пожаром леса преобладали долгомошные сообщества, по покрову которых возобновлялась молодая сосна. Таким образом, шла нормальная пирогенная сукцессия, ведущая к разболачиванию местообитаний [8, 10]. Посмотрим теперь, какие изменения почв и растительности на гари произошли за последние пять лет. Приводим их описания за 1988 и 1993 гг.

## Описания почвенных разрезов

Географическое положение всех разрезов: Костромская обл., граница Мантуровского и Макарьевского районов, водораздел между реками Пушкино и Тоехта, в 15 км к югу от с. Угоры. Эти описания сделаны вдоль экологического профиля.

*Разрез № 5-88.* Автор: Л. Г. Богатырев. 10.08.88. Пологий склон мезорельефа. Несомкнутый молодняк сосны, $H = 1—4$ м. *Carex globularis 50 %, Calluna vulgaris* — ед., *Polytrichum commune 95 %, P. strictum 5 %.*

| | |
|---|---|
| $A_0$ (0—23) | — живой очес *Polytrichum commune;* |
| $T_2$ (23—26) | — полуразложившиеся остатки мхов; |
| pir (26—29) | — черный мажущийся слой, представленный органогенными остатками и угольками; волокнистая структура как своеобразный индикатор бывших пожаров; |
| $A_2$ (29—76) | — белесый, рыхлый, влажный, хорошо сортированный, пылеватый мелкозернистый песок с угольками в верхней части, влажность книзу возрастает; |
| $B_{fg}$ (76—90) | — буроватый мокрый песок, менее сортированный, по сравнению с предыдущим не сцементированный; |
| $C_{aq}$ (90—. . .) | — мокрый опылеваченный буро-охристый песок, отмечаются отмытые зерна кварца. |

Почва: торфянистый, пирогенно-деградированный подзол глубинно-глееватый иллювиально железистый глубокий (рис. 1 *А*, 1988); здесь и далее название почв дается по [2, 14].

*Разрез № 3-88.* Автор: Л. Г. Богатырев. 10.08.88. Пологий склон мезорельефа. Несомкнутый молодняк сосны, $H = 1—3$ м. *Calluna vulgaris, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Carex globularis* — 10 %, *Polytrichum strictum* 100 %.

| | |
|---|---|
| $A_0$ (0—3) | — слой мхов, непосредственно поселившихся на пирогенном слое, представленном угольками; |
| $A_{2pir}$ (3—6) | — верхняя часть подзолистого горизонта, интенсивно прокрашенная угольками; |

$A_2$ (6—37) — белесый, влажноватый, рыхлый, хорошо сортированный мелкозернистый песок, без ржавоохристых пятен, встречаются мелкие угольки, граница неровная, переход ясный по цвету и плотности;

$B_{fg}$ (37—70) — темноокрашенный, влажный, сильноопылеваченный песок, менее сортированный, с отдельными темноокрашенными зонами, почти до черного, встречаются хорошо сохранившиеся корни деревьев, переход постепенный, по уменьшению темных тонов;

$C_{g\ aq}$ (70—...) — мокрый, течет вода, светлее предыдущего, преобладают бурые тона с отдельными зонами более светлого песка, песок грубозернистый, опылеваченный, встречаются хорошо отмытые зерна кварца.

Почва: торфянистый пирогенно-деградированный подзол глубинно-глееватый иллювиально-железистый глубокий (рис. 1 *В*, 1988).

*Разрез № 6-88.* Автор: Л. Г. Богатырев. 10.08.88. Склон водораздела к заболоченой низине, уклон 1°, южная экспозиция. Несомкнутый молодняк сосны, $H = 1—5$ м. *Calamagrostis epigeios* 60 %, *Vaccinium vitis-idaea* 10 %, *Arctostaphylos uva-ursi* ед., *Calluna vulgaris* 5 %, *Polytrichum juniperinum* 90 %, *Pleurozium schreberi* 10 %.

$A_{02}$ (0—1) — подстилка деструктивного типа, горизонтов не выделяется, опад прошлых лет различной степени разложенности, граница резкая;

$A_{2\ plr}$ (1—9) — белесый тонкозернистый песок, влажноватый, сильно прокрашенный угольками, рыхлый, бесструктурный, обильные корешки растений, преимущественно освобожден от гидроокисных пленок железа;

$A_2$ (9—49) — белесый, рыхлый, хорошо сортированный тонкозернистый песок, более осветлен в верхних 20 см, в нижней части — слабые желтоватые тона, влажноватый, корни растений, переход резкий по цвету и плотности;

$B_f$ (49—77) — желтовато-охристый, влажноватый, бесструктурный, плотный, хорошо сцементированный, мелкозернистый песок, слабо опылевачен, встречаются сцементированные зоны темных тонов до черного, очень редкие корни растений на границе с $A_2$, без новообразований и включений;

C (77—...) — желтовато-охристый, хорошо отсортированный, опылеваченный песок, влажноватый, значительно менее плотный.

Почва: малогумусный пирогенно-деградированный подзол иллювиально-железистый глубокий (рис. 1 *C*, 1988).

*Разрез № 2-88.* Автор: Л. Г. Богатырев. 9.08.88. Вершина дюны. Отдельные высыхающие березы и сосны. *Calluna vulgaris, Arctostaphylos uva-ursi, Carex ericetorum* — до 5 %, *Calamagrostis epigeios* 2 %, *Festuca ovina* 2 %, *Polytrichum piliferum* 60 %, *P. juniperum* 5 %, *Cladonia sylvatica, C. rangiferina, C. alpestris* — 20 %, мертвый покров 15 %.

$A_{02}$ (0—1) — очень маломощная подстилка, представлена остатками мхов и лишайников, деструктивный тип, ферментативного горизонта нет;

$A_{2pir}$ (1—8) — белесый, влажноватый, тонкозернистый песок, густо прокрашен в темные тона за счет большого количества угольков, рыхлый, тонкие корни растений, в верхней части под слоем мхов обнаруживаются тонкие прослойки, представленные угольками, горизонт неравномерный, переход постепенный по количеству угольков;

$A_2$ (8—15) — белесый, влажноватый, хорошо сортированный, мелкозернистый песок, рыхлый, бесструктурный, редкие корни, мелкие угольки, переход постепенный по цвету и плотности;

$B_f$ (15—40) — горизонт неоднородный по мощности, отдельные затеки хорошо сцементированного ортзандового песка обнаруживаются до глубины 80 см, горизонт плотноватый, особенно в местах сильной цементации, влажноватый, ржаво-охристых тонов, отдельные корни, в местах слабой цементации рыхлый, на нижней границе — горизонтально ориентированные ортзандовые прослойки мощностью 0,1—0,2 см, переход ясный по цвету и плотности;

BC (40—80) — отличается от предыдущего более светлой окраской, желтоватый, мелкозернистый, хорошо сортированный, слабопылеватый песок, влажный, без включений и новообразований, могут встречаться тонкие псевдофибры, тоже горизонтально ориентированные, переход ясный по цвету;

C (80—...) — влажноватый, хорошо сортированный песок, рыхлый, светлых тонов с отдельными горизонтальными псевдофибрами, слабопылеватый, легче предыдущего.

Почва: малогумусный пирогенно-деградированный подзол иллювиально-железистый мелкий (рис. 1 *D*, 1988).

*Разрез № 25-93.* Автор: С. Ю. Попов. Рядом с бывшим разрезом № 5-88. Сомкнутый молодняк сосны. *Carex globularis* — ед., *Polytrichum commune* 100 %.

| | |
|---|---|
| $A_0$ (0—10) | — живой очес *Polytrichum commune;* |
| $T_1$ (10—19) | — слаборазложившиеся остатки его же, темно-бурого цвета; |
| $T_2$ (19—25) | — среднеразложившиеся остатки *Polytrichum commune* черно-бурого цвета, с грибницей; |
| $T_3$ (25—30) | — свежая, сильно разложившаяся органическая масса, наполовину состоящая из угольков, с очень мелкими корнями растений, переход заметен; |
| $A_2$ (30—58) | — сырой, светло-серый, бесструктурный песок, переход постепенный; |
| $B_h$ (58—65) | — коричнево-серый, рыхлый, влажный песок творожистой структуры, переход постепенный; |
| $B_{fg}$ (65—...) | — мокрый (сочится вода), темно-охристого цвета, грубозернистый песок с ортштейнами, плотноватый. |

Почва: торфянистый пирогенно-деградированный подзол глубинно-глееватый иллювиально-гумусовый глубокий (рис. 1 *А*, 1993).

*Разрез № 23-93.* Автор: С. Ю. Попов. 16.08.93. Рядом с бывшим разрезом № 3-88. Сомкнутый молодняк сосны. *Vaccinium uliginosum* 25 %, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* — 10 %, *Polytrichum strictum* 50 %, *Aulacomnium palustre* 30 %, мертвый покров — 20 %.

| | |
|---|---|
| $A_0$ (0—2) | — живой слой *P. strictum,* на котором произрастает *Cladonia;* |
| pir (2—5) | — черный слой угольков; |
| $A_2$ (5—43) | — свежий, белесый, бесструктурный, тонкозернистый песок, с корнями деревьев и кустарничков (в верхней части), сверху также прокрашен углем, но незначительно; |
| $B_h$ (43—62) | — темно-серо-коричневый, рыхлый, влажный песок творожистой структуры, переход постепенный; |
| $B_f$ (62—...) | — темно-кофейного цвета, мокрый (сочится вода), плотноватый песок. |

Почва: малогумусный пирогенно-деградированный подзол иллювиально-гумусовый глубокий (рис. 1 *В*, 1993).

*Разрез № 19-93.* Автор: С. Ю. Попов. 16.08.93. Рядом с разрезом № 6-88. Сомкнутый молодняк сосны. *Vaccinium vitis-idaea,*

*Arctostaphulos uva-ursi* 10 %, *Calluna vulgaris* 30 %, *Polytrichum juniperinum* 40 %, *Cladonia* spp. 60 %, *Dicranum* spp. 10 %.

| | |
|---|---|
| $A_0$ (0—2) | — живой слой *Cladonia;* |
| $A_0A_1$ (2—5) | — хорошо разложившиеся органические остатки (частично *Polytrichum)* черно-бурого цвета, в нижней части с многочисленными белесыми зернами кварца, переход заметен; |
| $A_2$ (5—29) | — свежий, палево-белесый, рыхлый, бесструктурный песок, вверху прокрашен углем, с корнями деревьев и кустарничков, переход заметен по цвету; |
| $B_{fg}$ (29—54) | — охристый, с серовато-сизыми пятнами глея и более темными пятнами окисного железа, комковато-порошистой структуры, переход заметен; |
| C (54—...) | — серо-желтый, мокрый (сочится вода) песок, бесструктурный. |

Почва: сухой грубогумусный подзол глубинно-глееватый иллювиально-железистый неглубокий (рис. 1 *C*, 1993).

*Разрез № 2-93.* Автор: С. Ю. Попов. 15.08.93. Рядом с разрезом № 2-88. Несомкнутый молодняк сосны. Сосны имеют низкую жизненность, много усохших. *Calamagrostis epigeios* 2 %, *Arctostaphylos uva-ursi* 5 %, *Calluna vulgaris* 10 %, *Festuca ovina, Cladonia* spp. 60 %, *Polytrichum piliferum* 30 %, *P. juniperinum* 20 %, мертвый покров 10 %.

| | |
|---|---|
| $A_{02}$ (0—2) | — тонкий слой *Cladonia,* под ней — слаборазложившиеся остатки *P. piliferum* и хвойного опада, переход резкий; |
| $A_1A_2$ (2—28) | — светло-серый, рыхлый, свежий, бесструктурный песок, в верхней части с многочисленными вкраплениями мелких угольков по всей толще, переход постепенный; |
| $B_f$ (28—68) | — свежий, охристо-рыжий песок, порошисто-комковатый, местами — с пятнами плотного сцементированного песка темно-кофейного цвета глыбисто-порошистой структуры, переход постепенный; |
| C (68—...) | — желто-серый, свежий, рыхлый, бесструктурный песок с редкими корнями сосны и редкими железистыми конкрециями. |

Почва: малогумусный подзол глубинно-глееватый иллювиально-железистый неглубокий (рис. 1 *D*, 1993).

В табл. 1 показаны изменения видового состава и проективного покрытия соответствующих участков за 5 лет. В первую очередь обращает на себя внимание высокий процент мертвого

*Таблица 1*

**Изменение обилия видов разных типов местообитаний**

| Вид | *A* | | *B* | | *C* | | *D* | | *E* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 88 | 93 | 88 | 93 | 88 | 93 | 88 | 93 | 88 | 93 |
| Травяно-кустарничковый ярус | | | | | | | | | | |
| *Carex ericetorum* | | | | | | | Sp | — | | |
| *Calamagrostis epigeios* | | | | | $Cop_3$ | — | Sp | $Cop_1$ | | |
| *Festuca ovina* | | | | | | | Sp | Sp | | |
| *Arctostaphylos uva-ursi* | | | | | Sol | $Cop_1$ | Sp | $Cop_1$ | | |
| *Calluna vulgaris* | Sol | — | Sp | $Cop_1$ | $Cop_1$ | $Cop_1$ | Sp | $Cop_1$ | $Cop_2$ | $Cop_1$ |
| *Vaccinium vitis-idaea* | | | Sp | $Cop_1$ | $Cop_2$ | $Cop_1$ | | | — | $Cop_2$ |
| *V. myrtillus* | | | | | | | | | $Cop_1$ | $Cop_1$ |
| *V. uliginosum* | | | $Cop_1$ | $Cop_2$ | | | | | $Cop_1$ | $Cop_1$ |
| *Carex globularis* | $Cop_3Sp$ | | $Cop_1$ | — | | | | | $Cop_2$ | $Cop_3$ |
| *Ledum palustre* | | | | | | | | | $Cop_2$ | $Cop_2$ |
| *Chamaedaphne calyculata* | | | | | | | | | $Cop_3$ | $Cop_2$ |
| *Eriophorum vaginatum* | | | | | | | | | — | Sp |
| Моховой ярус | | | | | | | | | | |
| *Cladonia* spp. | | | | | — | $Cop_3$ | $Cop_2$ | $Cop_3$ | | |
| *Polytrichum piliferum* | | | | | | | $Cop_3$ | $Cop_2$ | | |
| *P. juniperinum* | | | | | Soc | $Cop_3$ | Sp | $Cop_1$ | | |
| *Pleurozium schreberi* | | | | | $Cop_1$ | — | | | | |
| Усохший *Polytrichum* (мертвый покров) | | | — | $Cop_2$ | | $Cop_2$ | $Cop_1$ | | | |
| *P. strictum* | $Cop_1$ | — | Soc | $Cop_3$ | | | | | $Cop_2$ | $Cop_2$ |
| *P. commune* | Soc | Soc | | | | | | | Sp | Sp |
| *Dicranum* sp. | | | | | — | $Cop_1$ | | | | |
| *Aulacomnium palustre* | | | — | $Cop_2$ | | | | | — | Sp |
| *Sphagnum nemoreum* | | | | | | | | | $Cop_3$ | $Cop_2$ |
| *S. russowii* | | | | | | | | | $Cop_2$ | $Cop_2$ |
| *S. magellanicum* | | | | | | | | | $Cop_2$ | $Cop_1$ |
| *S. angustifolium* | | | | | | | | | $Cop_1$ | $Cop_3$ |

Примечание. *A*, *B*, *C*, *D* — то же, что на рис. 1; *E* — кустарничково-сфагновое болото.

покрова (отмерших мхов), представленного в сосняке лишайниковом отмершим *Polytrichum piliferum*, а в сосняках долгомошных — отмершими *P. strictum* и *P. juniperinum*. Это говорит об изменении каких-то параметров среды в данных местообитаниях.

В ходе нормальной сукцессии такие изменения вызываются самой растительностью. При этом на живом покрове уходящей ассоциации поселяются пионерные виды новой и, захватывая все большую ее площадь, вытесняют первую в результате большей конкурентной мощности в изменившихся условиях среды [9]. Мы, однако, имеем дело со случаем отмирания старой ассоциации без своевременного вселения видов новой, причем за последние пять лет этот процесс явно прогрессирует (см. табл. 1). Видимо, это явление необходимо связать с экзогенным изменением местообитания, а именно со сменой режима увлажнения.

Результаты почвенного мониторинга подтверждают намеченные нами тенденции изменения местообитаний на основе анализа растительности.

Почвенный профиль под долгомошными сообществами (рис. 1 *A*, *B*) претерпел за это время качественные изменения. В 1988 г. под подзолистым горизонтом наблюдался только иллювиально-железистый горизонт $B_{fg}$, располагавшийся по верхней кромке подпертых грунтовых вод. В таких условиях, как известно, происходит цементация иллювиального горизонта [1]. Действительно, частично она имела место (см. описания разрезов № 5-88 и 3-88). Будучи сцементированным, горизонт В сам стал выступать в роли водоупора для верховодки. В результате произошло новообразование иллювиально-гумусового горизонта $B_h$ над иллювиально-железистым. Очевидно, что он образовался вследствие выноса органических соединений из пирогенного горизонта. Все это говорит если не о заболачивании, то, во всяком случае, об ухудшении дренажа местообитаний.

На вершине дюны, где господствуют лишайниково-долгомошные пустоши, профиль качественно не изменился, но его мощность за последние пять лет возросла (рис. 1 *C*, *D*) за счет увеличения мощности подзолистого горизонта $A_2(A_1A_2)$, и это также говорит о возрастании влажности почвы [1, 6 и др.].

## Обсуждение результатов

Если проследить смены растительности и почв на гари по экологическому профилю, то мы получим следующую картину.

*Вершина дюны.* Здесь *Polytrichum piliferum* сменяется кладонией и *P. juniperinum*. Появление последнего в этой части рельефа, видимо, обусловлено сменой влажности местообитания.

*Верхняя часть склона дюны.* Здесь *Polytrichum juniperinum* сменяется кладонией и дикранумом. Появление его, несомненно, связано с повышением влажности. При этом он приурочен к приствольным кругам молодых сосен. Что касается кладоний, то похоже, что они в данных условиях не реагируют на смену видов

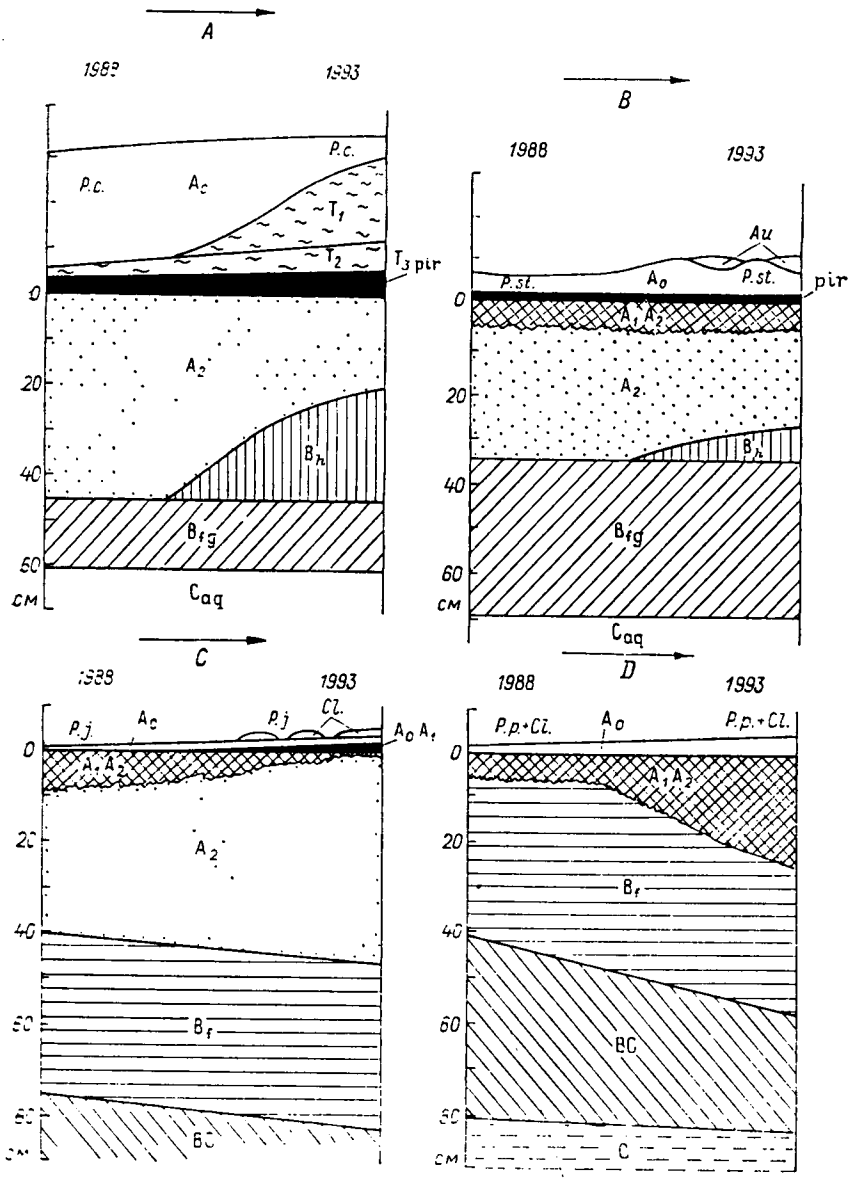



Рис. 1. Изменения почвенного профиля за 5 лет в разных типах местообитаний.

*A* — нижняя часть склона дюны, переходная к кустарничково-сфагновому болоту; *B* — средняя часть склона; *C* — верхняя, *D* — вершина дюны. *P. c.* — *Polytrichum commune*; *P. st.* — *P. strictum*; *P. j.* — *P. juniperinum*; *P. p.* — *Polytrichum piliferum*; *Cl.* — *Cladonia*; *Au.* — *Aulacomnium palustre*. Стрелка — направление движения времени.

среди политрихумов и продолжают поселяться на ковре из этих мхов, там, где сосновый молодняк более или менее разрежен.

В почвенном профиле за эти пять лет, как уже говорилось, произошло большее или меньшее увеличение мощности подзолистого горизонта. За счет этого почвы превратились из мелкоподзолистых в неглубокоподзолистые, иллювиально-железистые. Тип гумуса при этом не изменился, хотя некоторое увеличение мощности подстилки все же произошло (см. описания разрезов № 6-88 и 19-93, 2-88 и 2-93).

*Средняя часть склона.* Господствовавший в 1988 г. долгомошник из *Polytrichum commune* и *P. strictum* (с преобладанием последнего) уступает свое место другим мхам той же степени гидрофильности, таким, как *Sphagnum nemoreum, Aulacomnium palustre.* При этом сокращается количество видов травяно-кустарничкового яруса. Все это очень похоже на смену видов, относящихся к различным ценотипам в пределах одной и той же ассоциации (смена доминанта эксплерентами, по С. М. Разумовскому [9]).

В нижней части склона долгомошное сообщество из *P. commune* осталось практически без изменений, если не считать того, что сократился травяно-кустарничковый ярус (см. табл. 1).

Судить по растительности об увеличении влажности местообитания по полученным данным проблематично, но его показывает изменение почвенного профиля. С 1988 по 1993 г. почвы из иллювиально-железистых превратились в иллювиально-гумусовые, глубокоподзолистые, с торфянистой подстилкой.

Если мы спустимся в междюнное понижение на кустарничково-сфагновое болото, то обнаружим здесь несомненную смену менее гидрофильных видов на более гидрофильные. На рис. 2 приведены различные варианты поверхности болота. Первые 10—20 см в глубину составляет очес этого года, затем (2—5 см) — очес прошлых лет, затем — торф, уплотненность которого возрастает книзу. Масса слаборазложившегося торфа мощностью 0,5 см плюс очес мощностью 15—30 см соответствуют примерно 20 годам, т. е. времени, прошедшему с момента пожара (1972 г.). При датировке слоев часто помогают прослойки угольков.

До пожара на болоте обнаруживается магелланикум- и ангустифолиум-торф, либо минеральный горизонт ($A_2$). Нахождение последнего под современной болотной растительностью говорит о том, что после пожара болото расползлось в стороны. На основании этих и других наших профилей можно выделить следующие временные последовательности видов:

1. *Sphagnum angustifolium* → *S. magellanicum* → *S. nemoreum* → *Polytrichum strictum* → *P. commune.*

2. *Sphagnum angustifolium* → *S. magellanicum* → *Polytrichum strictum* → *Cladonia sylvatica, rangiferina.*

3. *Sphagnum magellanicum* → *S. nemoreum* → *S. russowii* → *S. angustifolium*
   ↳ *S. magellanicum.* ↗

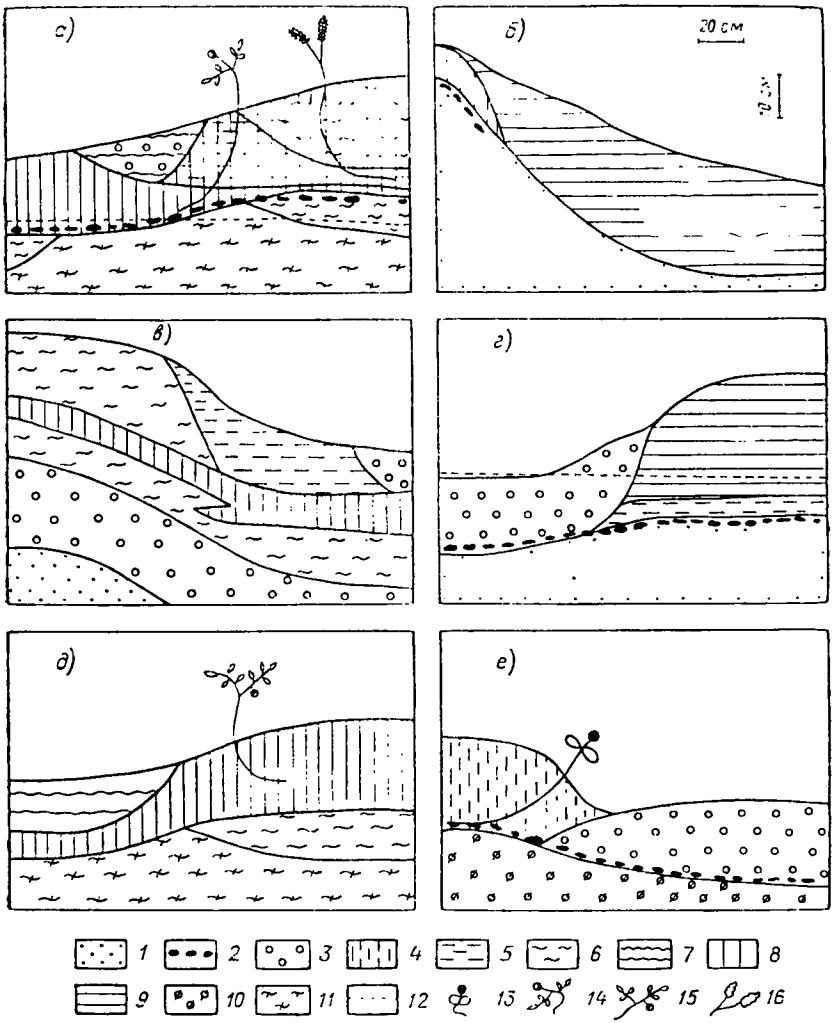



Рис. 2. Стратиграфия верхних 0,5 м различных вариантов (*а—е*) поверхности болота на гари.

*1* — песок, *2* — угольки; *3* — *Sphagnum Angustifolium*; *4* — *S. nemoreum*; *5* — *S. russowii*; *6* — *S. magellanicum*; *7* — *Aulacomnium palustre*; *8* — *Polytrichum strictum*; *9* — *P. commune*; *10* — ангустифолиум — торф; *11* — магелланикум — торф; *12* — уровень воды; *13* — *Vaccinium vitis-idaea*; *14* — *V. myrtillus*; *15* — *V. uliginosum*; *16* — *Chamaedaphne calyculata*.

4. *Sphagnum magellanicum* → *Polytrichum strictum* → *S. angustifolium*
↳ *S. russowii* ↗

По площади на болоте преобладают третий и четвертый типы смен.

Это говорит о происходящем в данный момент заболачивании. Ранее нами было показано [7], что за 15 лет после пожара (к 1987 г.) площадь ранних стадий гидросерий (т. е. заболоченных сообществ) увеличилась в 2,5 раза. Судя по приведенным в настоящей статье материалам, заболачивание на гари продолжается. При этом, по данным наблюдений на границах болот, которые мы, к сожалению, не смогли привести, площадь заболоченных сообществ не увеличивается по горизонтали.

Наиболее вероятные причины этих процессов следующие.

1. Подъем уровня грунтовых вод в результате внезапного сведения растительности на огромной площади. Этот хорошо известный науке процесс [3], видимо, еще усилился в конкретных условиях тем, что на пожарище осталось много поваленных обгоревших деревьев, сучьев и т. п. (которые сильно уменьшают поверхность испарения). С другой стороны, за 20 лет после пожара уже вырос сомкнутый молодняк сосны, который, видимо, оказывает нивелирующее действие на этот процесс (т. е. усиливает испарение из почвы).

2. Образование плотного сцементированного горизонта $B_f$ под долгомошными сообществами, которые преобладают на гари. Наличие уплотненной прослойки недалеко от поверхности способствует скоплению воды в почвенной толще значительную часть вегетационного периода. Это выражается в образовании горизонта $B_h$ и приводит к смене гигрофильных *P. commune* и *P. strictum* на гидрофильные сфагновые мхи (например, *S. angustifolium*). Кроме того, увеличение влажности заболоченных местообитаний сказалось и на хорошо дренированных (выше по склону). Это вызвало смену ксерофильного *P. piliferum* на более мезофильный *P. juniperinum*.

## Выводы

Теперь можно выявить пирогенные трансформации свойств изученных почв. Прежде всего это изменение гидротермического режима как в автоморфных условиях (вершина дюны), так и в полугидроморфных в сторону его ухудшения. В первом случае режим увлажнения изменился, судя по описаниям разрезов (например, № 2-88 и 2-93), в результате некоторого утяжеления механического состава горизонта $B_f$, что привело также и к увеличению мощности подзолистого горизонта. Во втором — это спекание горизонта $B_f$ с образованием ортзанда, что, как известно [13], происходит в результате усиления гидрофобности почв.

Следствием изменения гидротермического режима явилось увеличение мощности подзолистого горизонта в автоморфных

почвах и новообразование иллювиально-гумусового горизонта в полугидроморфных почвах. И то, и другое происходит при преобладании в почве восстановительных процессов, когда появляются растворимые гуминовые и фульвокислоты, быстро мигрирующие в нижние горизонты почвы [1].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Дюшофур Ф. Основы почвоведения. Эволюция почв. — М.: Прогресс, 1970. — 591 с.
2. Классификация и диагностика почв СССР. — М.: Колос, 1977. — 220 с.
3. Кощеев А. Л. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. — М.: Изд-во АН СССР, 1955. — 320 с.
4. Мелехов И. С. О лесовозобновлении на гарях. — В кн.: Сб. н.-и. работ Архангел. лесотехн. ин-та, 1937. Т. 46, ч. 2, с. 89—119.
5. Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. — М.; Л.: Гослестехиздат, 1948. — 122 с.
6. Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. — Л.: Наука, 1991. — 184 с.
7. Преображенская Е. С., Попов С. Ю. Растительность гарей Ветлужско-Унженского междуречья. — В кн.: Структура и динамика экосистем южно-таежного Заволжья. М., 1989, с. 64—86.
8. Работнов Т. А. Фитоценология. — М.: Изд-во Московского университета, 1983. — 291 с.
9. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. — М., 1981. — 290 с.
10. Разумовский С. М., Тихомирова А. Л., Богач Я., Карасева Н. А. Динамика биоценозов Костромской станции. — В кн.: Животный мир Южной тайги. М.: Наука, 1984, с. 91—122.
11. Растительный покров СССР. 1956.
12. Рихтер И. Э. Влияние низовых пожаров на структуру и химический состав лесной подстилки сосняков мшистых. — Лесовед. и лес. х-во. Минск, № 24, 1989, с. 20—23.
13. Сапожников А. П. Роль огня в формировании лесных почв. — Экология. № 1, 1976, с. 47—51.
14. Чертов О. Г. Экология лесных земель. — Л.: Наука, 1980. — 191 с.
15. Dyrness C. T., Norum R. A. The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska. — Can. J. Forest Res., v. 13, N 5, 1983, p. 879—893.


# SOIL AND VEGETATION DYNAMICS OF A BURN AT THE UNZHA RIVER BASIN


***S. Yu. Popov***

*Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Russian AS*



The results of long-term observations of the soil and vegetation changes caused by forest fire are presented. The monitoring site was located in the Eastern part of Kostroma province (European Russia). It was found that paludification process began after fire in 1972. It resulted in a plant succession, namely in changes from

hygrophytes to hydrophytes (paludal habitats) and from xerophytes to mesophytes (drained habitats). Soil analysis showed the significant changes in iron stratum. New humic stratum was established above the latter during the last five years and the depth of podzol layer was also increased.

## ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГИДРОСЕРИЙ ПРИУНЖЕНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

*С. Ю. Попов, Е. С. Преображенская*

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова*

Смены одних растительных сообществ другими — естественная форма существования растительного покрова. Они могут происходить как под влиянием изменений условий местообитания самим сообществом, которое тем самым подготавливает среду для внедрения растений следующей стадии, так и под воздействием различных внешних факторов. Смены первого типа обозначаются как эндогенные, второго — как экзогенные [1, 2].

Согласно концепции, разработанной С. М. Разумовским [4] на основе идей Клементса, эндогенные смены фитоценозов в пределах территории ботанико-географического района организованы в сукцессионную систему. Это система-гомеостат; ее действие основано на том, что растительность, предоставленная самой себе, преобразует среду в сторону устойчивого климаксного состояния. Фактором, постоянно возобновляющим эндогенные смены, являются различные нарушения.

Сукцессионные системы фитоценозов способны противостоять значительному объему нарушений. Однако антропогенный прессинг в последнее время увеличился настолько, что может превысить их восстановительные способности и привести к распаду. Эта опасность грозит, в частности, ряду регионов лесной зоны Европейской части России, где катастрофически сократилась площадь коренных лесных сообществ, развиваются явления заболачивания лесов и т. п. В связи с этим одной из основных задач мониторинга является слежение за динамикой растительности и выявление случаев, когда объем нарушений приближается к критическому. Решение этой задачи невозможно без глубоких знаний закономерностей естественной динамики биоценозов.

Исследования динамики фитоценозов Приунженской низменности были начаты С. М. Разумовским [4, 5]. Одним из основных ключевых участков послужила территория Костромской таежной станции ИЭМЭЖ. Она располагается в среднем течении реки Унжи (притока Волги), на ее правом берегу, уходя в глубь берега на 25 км и простираясь вдоль него на 18 км. Флористически левый и правый берега несколько различаются, составляя разные

фитоландшафты. Однако динамически они однородны и принадлежат к Ветлужскому ботанико-географическому району Восточно-европейской провинции зоны летнезеленых лесов (согласно районированию С. М. Разумовского [4]).

Ботанико-географический район представляет собой территорию, растительность которой обладает одними и теми же тенденциями к эндогенным сменам фитоценозов во времени и организована в одну сукцессионную систему. Схемы сукцессионных систем многих районов России были разработаны и опубликованы С. М. Разумовским [4]. На основе одной из них — для Ветлужского ботанико-географического района — были проведены наши исследования. Они показали, что сукцессионная схема, составленная С. М. Разумовским, совпадает в общих чертах с действительностью, но требует еще значительных доработок, не затрагивающих принцип ее работы (что отмечал и сам автор).

Нами была изучена динамика растительности олиготрофной и мезотрофной гидросерий. В предложенном ранее виде [5] эти сукцессионные ряды состоят из последовательности следующих ассоциаций.

Олиготрофная гидросерия:
*Scheuchzeria palustris — Sphagnum cuspidatum → Eriophorum vaginatum — Sphagnum balticum → Andromeda polyfolia — Sphagnum magellanicum → Ledum palustre — Sphagnum fuscum → Pinus sylvestris — Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi.*

Мезотрофная гидросерия:
*Carex globularis — Sphagnum girgensohnii → Equisetum sylvaticum — Polytrichum commune → Picea abies — Maianthemum bifolium.*

В данной схеме мы для краткости привели названия только доминантов основных ярусов, опустив названия видов, принадлежащих к прочим ценотипам (терминология ценотипов приводится по Разумовскому [4]). Для последних стадий каждого ряда здесь указано название только коренной ассоциации, в то время как они имеют еще ряд производных. На местности эти стадии обычно представлены демутационным комплексом (ДК). В состав ДК последних стадий и в олиготрофной и в мезотрофной гидросерии входят березняк-черничник и сосняк бруснично-зеленомошный. Растительность обеих серий часто образует комплексы в покрове, так что невозможно решить, к какой из них отнести то или иное сообщество. В связи с этим мы не сочли возможным, в отличие от С. М. Разумовского, разделять эти демутационные комплексы и на схеме.

Геоботанические исследования на территории станции проведены авторами в 1982—1991 гг. Они позволили выделить в мезотрофной гидросерии три новые ранние стадии (отсутствовавшие у С. М. Разумовского), а также внести поправки во флористический состав большинства ассоциаций олиготрофной и мезотрофной гидросерий.

## Материалы и методы

В ходе работ использованы следующие методы (предложенные С. М. Разумовским [4]).

1. *Метод ключевых территорий.* Проведено крупномасштабное картирование (1 : 10 000) участка размером около 25 км$^2$, на котором представлено максимальное разнообразие сообществ.

2. *Метод экологических профилей.* Заложено 4 маркированных маршрута общей протяженностью 5,5 км с тем расчетом, чтобы они пересекали поперек положительные и отрицательные элементы рельефа. Маршруты закартированы в масштабе 1 : 1000 в виде полосы шириной 50 м.

3. *Метод многократного бурения.* На различных болотах и в заболоченных лесах выполнены стратиграфические микропрофили (средняя длина 1 м, глубина 50 см), дающие представление о распределении видов мхов и сосудистых растений по микрорельефу. Сделано около 250 профилей.

## Результаты

Флористические различия левого и правого берегов р. Унжи связаны с ландшафтной неоднородностью территории. Так, низменный левый берег представляет собой флювиогляциальную равнину, которая постепенно переходит в пойму. В засушливое лето 1972 г. здесь прошел мощный верховой пожар, который выжег площадь примерно 20 × 40 км$^2$. За первые три года после него с гари была вывезена большая часть обожженного делового леса, а затем произведен аэросев семян сосны. Ландшафт правого (коренного) берега р. Унжи представлен волнистой равниной с почвами более тяжелого механического состава, в основном на двучленных отложениях.

Растительноть левобережья Унжи была подробно описана ранее [2]; в общих чертах она представляет собою следующее. Большую часть территории занимают долгомошные сообщества (с *Polytrichum commune, P. strictum, P. juniperinum*). Они располагаются на пологих склонах мезорельефа. Немного меньшая площадь приходится на ксеросериальные сообщества самого различного вида: от кладониевых и вересковых пустошей до спелых бруснично-зеленомошных сосняков. Они занимают песчаные гривы, дюны и плоские сильно дренированные участки вдоль лесных речек с крутыми обрывистыми берегами. Довольно широко представлены комплексы стадий олиготрофной гидросерии — верховые слабо выпуклые открытые и облесенные болота. Их местообитания — «блюдца» различной формы между дюнами, где глинистый водоупор подходит близко к поверхности. Незначительная часть исследованной площади левобережья принадлежит сообществам эвтрофной гидросерии, располагающимся в основном по поймам ручьев и руслам временных водотоков. Они представлены осоковыми болотами, разновозрастными влажнотравными сероольшан-

никами и смешанными лесами. В целом сообщества гидросерий занимают здесь около 80 % всей исследованной площади [2].

Облик правобережья Унжи также в основном складывается из сообществ гидросерий, среди которых преобладает по площади мезотрофная. Леса здесь подвергались концентрированной вырубке в 1940-х годах, а по настоящее время — поквартальным рубкам главного пользования. Кроме того, в начале века по территории правобережья, видимо, прошел сильный пожар. Остатки его обнаруживаются повсюду в верхних генетических горизонтах почвы в виде прослойки углей мощностью 2—3 см. В настоящее время почти вся площадь описываемой территории покрыта лесами на разных стадиях возобновления.

## Сукцессионные комплексы и ассоциации гидросерий

Небольшие островки олиготрофной гидросерии приурочены к бессточным понижениям. В таких местах образуются комплексные переходные болота с очень сильно развитым микрорельефом и контрастными условиями увлажнения. Так, в межкочьях здесь вода стоит у поверхности. Травянистый ярус в таких условиях образуют *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*, проективное покрытие которых составляет до 10 %, *Menyanthes trifoliata* (1 %), *Equisetum fluviatile* (5 %), *Chamaedaphne calyculata* (5 %), *Oxycoccus palustris* (15 %); в моховом ярусе — *Sphagnum majus* (50 %; ассоциируется исключительно с *Scheuchzeria* и *Carex limosa*) и *Sphagnum fallax* (50 %, с ним произрастают все остальные виды). В межкочьях, где уровень воды на 10—15 см выше поверхности, растет *Urticularia vulgaris* (50 % проективное покрытие).

Кочки заняты в верхней части *Sphagnum magellanicum*, а в нижней — *Sphagnum angustifolium*. Вместе с ними растут *Oxycoccus palustris* и *Chamaedaphne calyculata*. При наличии соснового древостоя (рям) на верхних частях кочек поселяются *Vaccinium vitis-idaea* и *Pleurozium schreberi*. На открытых болотах верхние части кочек иногда занимает *Polytrichum commune*.

Слой торфа здесь не превышает 2 м. Стратиграфия его интересна тем, что с глубины 40—50 см среди переходного торфа, состоящего из остатков *S. fallax* и *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, прослеживается своеобразный местный «пограничный горизонт» мощностью 20—30 см из гигрофильных и психрофильных мхов — *Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum commune*, а также *Eriophorum vaginatum* и многочисленные древесные остатки. Верхняя граница этого горизонта представлена прослойкой углей мощностью 2—3 см. Такая картина свидетельствует о прерванной пожаром смене сфагнового болота на долгомошное и о пирогенном происхождении рямов (по крайней мере на изучаемой территории).

В бессточных понижениях мезорельефа, не столь увлажненных, как только что описанные, происходит заболачивание леса по олиготрофному типу. В таких местах под пологом средневозра-

стного древостоя из ели (*Picea abies*), сосны (*Pinus sylvestris*) и березы пушистой (*Betula pubescens*) (сомкнутость 0,5—0,6) или в сомкнутых молодняках из березы пушистой (сомкнутость 0,3—0,4) образуется сплошной моховой ковер из *Sphagnum angustifolium*, иногда — с кочками из *Sphagnum nemoreum* с травяным покровом *Eriophorum vaginatum* (всегда около 70 % проективного покрытия). Слой торфа здесь от 5 до 50 см, что говорит о сравнительно недавно начавшемся вторичном заболачивании этих лесов. На участках со средневозрастным древостоем в приствольных

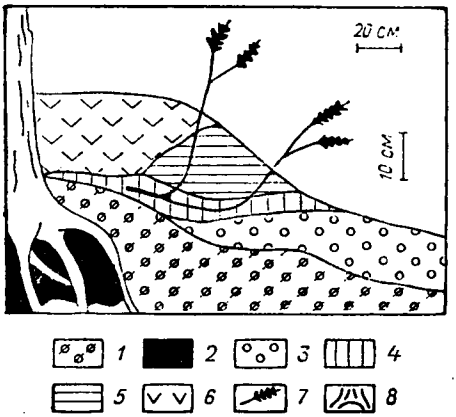



Рис. 1. Стратиграфический микропрофиль на олиготрофном болоте. Сосняк сфагновый (правый берег Унжи).

*1* — верховой сфагновый торф, *2* — пустоты в корнях, *3* — *Sphagnum angustifolium*, *4* — *S. magellanicum*, *5* — *S. fuscum*, *6* — *Polytrichum strictum*, *7* — *Chamaedaphne calyculata*, *8* — *Pinus sylvestris*.

кругах сфагнума нет, а растут *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea* — остатки бывшего леса. Местами старые трухлявые пни, возвышающиеся над ковром *Sphagnum angustifolium*, обрастают *Pleurozium schreberi*.

Верховые болота крайне редки, а имеющиеся обладают слабовыпуклой, как бы размытой по рельефу поверхностью. Для них характерен сильно развитый микрорельеф. Кочки образованы *Sphagnum nemoreum* или *S. fuscum*, к которым может примешиваться *Polytrichum strictum* с кустарничками *Chamaedaphne*, *Andromeda* (редко), *Ledum*, *Vaccinium vitis-idaea*. По краям болота появляются кочки из *Sphagnum russowii*, *Polytrichum strictum*, *P. commune* и *Carex globularis*, *C. canescens*. Верховые болота на территории Костромской станции облесены сосной 40—80-летнего возраста.

Интересно отметить, что *Sphagnum magellanicum* здесь практически отсутствует (встречается крайне редко в средней части кочек). Однако стратиграфия очеса и верхнего слоя торфа показывает, что еще совсем недавно он занимал на олиготрофных болотах одно из господствующих положений (рис. 1).

Значительно более разнообразны сообщества мезотрофной гидросерии. В этой серии нами обнаружены три ранее не известные инициальные стадии. Одна представлена ассоциацией *Carex rostrata* — *Sphagnum riparium*. Она имеет наибольшее распростра-

нение на правом берегу, где приурочена к слабопроточным понижениям с постоянно стоящей в них водой, которые были сделаны при строительстве лесовозных дорог. Помимо этого, эта ассоциация за последние два года стала появляться и на глазах расширять свою площадь в заболачивающихся лесах, где ранее ее можно было встретить крайне редко (очевидно, что это связано с метеорологическими условиями — влажные 1988—1991 гг.).

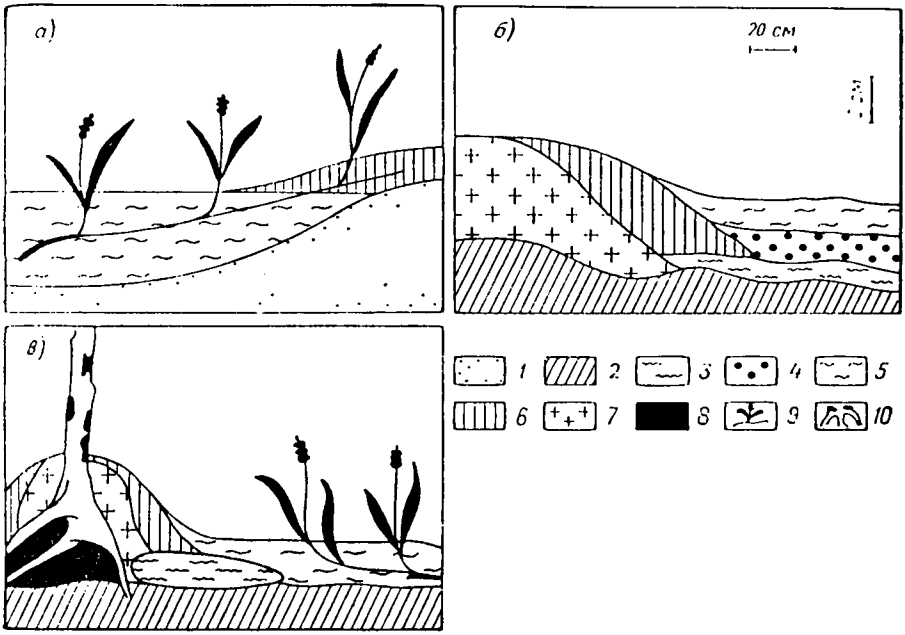



Рис. 2. Стратиграфические микропрофили в сообществах, образованных ранними стадиями мезотрофной гидросерии.

*а* — зарастающее искусственное понижение у заброшенной дороги (левый берег Унжи), *б* — заболачивающееся окно в осиново-еловом лесу (правый берег Унжи), *в* — заболачивающийся и вываливающийся вследствие экспансии соседнего болота ельник (правый берег); *1* — песок, *2* — гумусовый горизонт погребенной под торфом почвы, *3* — неразложившиеся листья осины, *4* — *Drepanocladus fluitans*, *5* — *Sphagnum riparium*, *6* — *S. fallax*, *7* — *S. girgensohnii*, *8* — пустоты в корнях, *9* — *Carex rostrata*, *10* — *Betula pubescens*.

На заболачивающихся вырубках на месте ельников обнаружена другая инициальная ассоциация мезотрофной гидросерии — *Sphagnum cuspidatum*. Наибольшее распространение она получает на левом берегу, где образует сплавины в водоемах по искусственным понижениям у дорог. Иногда сплавину совместно образуют *Carex rostrata, Sphagnum cuspidatum* и *S. riparium*. Выше по микрорельефу с ними всегда соседствует *Sphagnum fallax* (рис. 2 *а*). Кроме того, *Sphagnum cuspidatum* на левом берегу нами был встречен и в сосняке зеленомошном (*Pinus sylvestris — Pleurozium schreberi*). Этот сосняк располагался на пологом склоне дюны, на переходе от осоково-сфагнового болота

к сосняку-лишайниковому (*Pinus sylvestris — Cladonia sylvatica, rangiferina, alpestris* etc.). Здесь, в образовавшемся в результате вывала сосны понижении, сформировался микрокомплекс: межкочья — *Sphagnum cuspidatum;* нижние части кочек — *Sphagnum fallax*; средние части кочек — *Sphagnum angustifolium — Eriophorum vaginatum;* верхние части кочек — *Sphagnum nemoreum — Chamaedaphne calyculata.*

Обе описанные стадии сменяются в ходе сукцессии ассоциацией *Carex lasiocarpa — Sphagnum fallax (Calamagrostis canescens, langsdorfii,* etc.). Она очень распространена на переходных открытых болотах со слоем торфа от 2 м и более. На таких болотах обычно практически отсутствует микрорельеф. Однако изредка встречаются участки, где кочки образует *Sphagnum fimbriatum.* Он разрастается довольно сильно, занимая до 30 % проективного покрытия. Обычно в таких местах появляются еще *Comarum palustre, Selinum carvifolia, Naumburgia tyrsiflora* (до 10 %).

Заболоченные леса с господством *Sphagnum fallax* представляют собой экогенетические микрокомплексы. Они формируются в местах выхода грунтовых вод на поверхность. Древостой может быть здесь самый разный — березовый с подростом ели или без него, сосновый, березово-осиновый, и березово-осиново-еловый и т. п.

Березняки без подроста ели (сомкнутость 0,3—0,5) с *Carex rostrata, Calamagrostis canescens* и *Sphagnum fallax* в моховом ярусе образуют четко отграниченные от соседнего незаболоченного леса выделы. Последние обычно невелики по площади — от 300 до 3000 м$^2$. Изредка здесь попадаются кочки из *Sphagnum russowii.* Слой торфа не более 30 см.

В сосняках (сомкнутость 0,5—0,6) с примесью березы пушистой и подростом ели *Sphagnum fallax* занимает около 60 % проективного покрытия и около 10 % — *Sphagnum angustifolium;* оба формируют межкочья и ковер. Кочки образует *Sphagnum girgensohnii, S. russowii, Polytrichum commune.* На их долю приходится не более 20 % покрытия. В приствольных кругах (до 10 %) встречаются *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Eriophorum vaginatum.*

В березняках с подростом ели (сомкнутость 0,5—0,6) сфагновый покров составляет от 80 % (тогда в приствольных кругах мхов нет и растут брусника и черника) до 100 %. Ковер и межкочья занимают площадь около 60 % и состоят из *Sphagnum fallax.* Остальные 40 % приходятся на долю кочек из *Sphagnum girgensohnii, S. russowii.* Слой торфа не более 30 см.

На участках, где древостой состоит из осины (*Populus tremula*) и березы пушистой (сомкнутость 0,3—0,5) с примесью ольхи черной (*Alnus glutinosa*) и подростом ели, господство в моховом ярусе тоже принадлежит *Sphagnum fallax* (до 60 %). Кроме него, в понижениях разрастается *S. riparium* (до 30 %), а кочки (не более 10 %) состоят из *Sphagnum girgensohnii* и *Polytrichum com-*

*mune*. По фону сфагнумов (кроме *S. riparium*) разбросаны *Equisetum sylvaticum, Carex globularis, C. nigra, Calamagrostis langsdorfii, Viola palustris, Epilobium* sp., составляя около 30 %. На фоне *S. riparium* иногда растет *Calla palustris*, реже — *Scirpus sylvaticus*. Этот вид сфагнума начал расти здесь недавно (см. выше). Во всяком случае, он обнаруживается только в самых верхних слоях очеса и «наползает» на *S. fallax* (рис. 2 *б, в*). Приствольные повышения заняты *Trientalis europaea, Oxalis acetosella, Dryopteris linneana, Vaccinium vitis-idaea*, составляющими около 10 % покрытия. В наиболее мокрых местах, особенно там, где присутствует черная ольха, вокруг стволов деревьев разрастается *Sphagnum squarrosum*.

Следующая стадия экогенеза мезотрофной гидросерии — тоже болотная. Ее эдификатором является *Sphagnum girgensohnii*. Вместе с *Equisetum sylvaticum* они образуют одну ассоциацию. Открытых болот с этой стадией нами не обнаружено, но зато она часто присутствует в заболоченных лесах.

Сукцессионные микрокомплексы с ассоциациями более ранних стадий мезотрофной гидросерии (где *S. girgensohnii* образует кочки и занимает небольшую долю площади местообитания) рассмотрены выше. Сплошной ковер он, так же как и *S. fallax*, образует в заболоченных лесах, но на более сухих участках. Например, ельник сфагновый, где *S. girgensohnii* разрастается так сильно, что вытесняет мезофильные виды как травяно-кустарничкового, так и мохового ярусов.

На более влажных (но не настолько, чтобы разросся *S. fallax*) участках *S. girgensohnii* покрывает сплошным ковром всю подстилку. Иногда вместе с ним (до 50 % проективного покрытия) присутствует и *Sphagnum russowii*. В травяном ярусе господство принадлежит *Equisetum sylvaticum* (70 %), но не всегда. До 20 % покрытия составляют *Carex canescens, Calamagrostis canescens, Viola palustris, Naumburgia tyrsiflora, Epilobium* sp., *Rubus saxatilis, Dryopteris carthusiana, Dryopteris cristata*. В приствольных кругах произрастают лесные виды, которые в зависимости от состава древостоя могут быть разными. Так, если последний состоит из березы пушистой и ели (сомкнутость 0,5—0,6), то в приствольных кругах растут *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*, иногда — *Linnaea borealis, Pleurozium schreberi*. В сумме они составляют до 30 % проективного покрытия.

Там, где древостой образован елью, осиной и березой пушистой (сомкнутость 0,3—0,4), в приствольных кругах видовой состав более разнообразен. Здесь растут *Trientalis europaea, Luzula pilosa, Oxalis acetosella, Stellaria holostea, Maianthemum bifolium, Vaccinium myrtillus*. В сумме они могут составлять до 30 % проективного покрытия.

На участках, где идет разболачивание, покров из *Sphagnum girgensohnii* может сокращаться до 10 %. Вместе с ним исчезают болотные виды травяного яруса, и тогда разрастаются лесные или *Polytrichum commune*. Слой торфа во всех этих сообществах от

5 до 20 см. Торф состоит из остатков *S. girgensohnii* и *S. russowii.*

Следующая, четвертая, стадия мезотрофной гидросерии представляет собой долгомошник из *Polytrichum commune.*

Левобережные фрагменты ассоциации этой стадии отличаются от правобережных тем, что первые образованы двумя ярусами *Carex globularis — Polytrichum commune.* Они занимают песчаные пологие склоны дюн, простираясь на площадь, измеряемую гектарами. На правом берегу эта ассоциация встречается только под пологом леса, сменяя предыдущую (*Sphagnum girgensohnii*), и состоит из фрагментов, в которых *Carex grobularis* присутствует не всегда. Растительность с преобладанием этой стадии выглядит на правом берегу следующим образом.

В лесах из ели, березы и осины встречается сплошным ковром *Polytrichum commune,* по фону которого в редких понижениях нано-рельефа растет *S. girgensohnii* (до 10 %). В травяно-кустарничковом ярусе присутствуют такие виды, как *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Calamagrostis arundinacaea* (до 15 % проективного покрытия).

В более сухих сосняках (сомкнутость 0,4—0,5) покров из *P. commune* может быть нарушен. Тогда некоторую часть площади занимают *Sphagnum wulfianum* и *S. nemorem* (от 10 до 50 %). Помимо них, в таких сообществах могут встречаться *Sphagnum russowii, S. angustifolium* (до 20 %), а также *Pleurozium schreberi, Dicranum* spp., виды рода *Cladonia.* Травяно-кустарничковый ярус составляют *Vaccinium uliginosum* (около 50 %), *Carex globularis* (30 %), *V. myrtillus, V. vitis-idaea, Calamagrostis arundinacaea, Lycopodium anceps, Anthennaria dioica,* в сумме составляя около 15—20 % покрытия.

В старых искусственных понижениях (сделанных, видимо, бульдозером) у дорог в таких лесах сплошным ковром разрастаются *Sphagnum nemoreum, S. russowii, Polytrichum commune.*

Последняя стадия мезотрофной гидросерии представляет собой демутационный комплекс с коренной ассоциацией *Picea abies — Maianthemum bifolium.* Здесь мы не будем подробно описывать растительность этой стадии ввиду того, что нами она еще недостаточно изучена. Заметим только, что эта стадия на территории КТС часто образует топографические микрокомплексы с лесными стадиями евтрофной гидросерии и климакса.

Недостаточно изучена нами и растительность евтрофной гидросерии, поэтому от ее описания мы также воздерживаемся.

## Топографические комплексы разных стадий гидросерий

Топографические комплексы на болотистых местообитаниях всегда сложны. По-видимому, они представляют собой сообщества, подвергающиеся в настоящий момент трансверзальной смене (изменение трофности местообитания). Как правило, они находятся в местах слияния русел стока и представляют собой от-

крытые или облесенные переходные болота. Нами выделены два варианта местообитаний, занятых этими болотами.

1. Изначально низинные болота, приобретающие в настоящее время облик переходных (комплексы инициальных стадий евтрофной и мезотрофной гидросерий).

А. Древостой сильно угнетен, его сомкнутость не более 0,3. Состоит из ели, березы пушистой и сосны. В большом количестве стоят сухие стволы черной ольхи. Видимо, это остатки бывшего здесь леса. Микрорельеф сильно выражен. Осоковые кочки чередуются с топкими мочажинами и окнами открытой воды. В мочажинах господствует, составляя около 30 % проективного покрытия, *Sphagnum fallax*. На границах с кочками встречается *Sphagnum russowii* (до 10 %). Кочки образованы либо *Carex caespitosa*, либо *Sphagnum fimbriatum*. В последнем случае они могут быть довольно высокими (до 0,5 м) и крутыми, составляя около 30 % покрытия. Старые пни или поваленные деревья могут обрастать *Pleurosium schreberi*. Пятнами встречается сообщество «*Comarum palustre* — *Sphagnum riparium*», занимая до 30 % площади. На ковре из *Sphagnum fallax* господствует *Carex acuta* (50 %). Кроме нее, до 30 % составляют *Carex rostrata, C. aquatilis, C. vesicaria, C. canescens, Comarum palustre, Peucedanum palustre, Menyanthes trifoliata, Dryopteris cristata, Naumburgia tyrsiflora, Calla palustris.*

Б. Открытые болота с единичными кустами ивы и березы. Моховой покров очень пестрый, преобладающего вида нет. Сумма проективных покрытий видов мохового яруса 100 %, а травяного — примерно 80 %. Кочки из осок чередуются с топкими мочажинами, заросшими сфагнумами или мочажинными осоками. Кочки образованы видами мхов: *Sphagnum russowii, S. fimbriatum, S. fallax, S. centrale, S. subsecundum*. В мочажинах встречаются: *Sphagnum angustifolium, S. fallax, S. squarosum, S. riparium, S. cuspidatum*. Из видов травяного яруса на кочках произрастают *Carex vesicaria, C. caespitosa, Calamagrostis langsdorfii*, в мочажинах — *Carex rostrata, C. rhynchophysa.*

Мощность торфа — не более 2 м. До глубины (в среднем) 50 см торф переходный осоково-сфагновый, глубже — низинный (ботанический состав не определялся).

2. Изначально верховые болота, приобретающие в настоящее время облик переходных (комплекс разных стадий олиготрофной и мезотрофной гидросерий).

А. Древостой средневозрастный из сосны сомкнутостью до 0,5. В понижениях господствует *Sphagnum fallax* (до 30 % проективного покрытия мохового яруса). Кроме него, в мочажинах растет *Sphagnum angustifolium* (30 %). Остальные 40 % — это кочки из *Sphagnum magellanicum, S. russowii, S. nemoreum, S. fuscum*. Закрайки таких болот более сухие, и здесь в меж-

кочьях — *Polytrichum commune, Aulacomnium palustre.* На вершинах кочек или в приствольных повышениях — *Pleurozium schreberi, Cladonia spp.* Распределение видов травяно-кустарничкового яруса — независимо от рельефа. В его состав входят *Carex rostrata* (30 %), *Eriophorum vaginatum* (40 %), *Vacciunium myrtillus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, Oxucoccus palustris* — в сумме около 30 %.

Б. Древостой — сомкнутый молодняк из березы пушистой и сосны, сомкнутостью 0,4. Снизу стволы и старые пни обросли кочкам из мхов: *Sphagnum girgensohnii, S. angustifolium, S. fallax, S. magellanicum, S. centrale.* В сумме они составляют порядка 50 %. Остальные

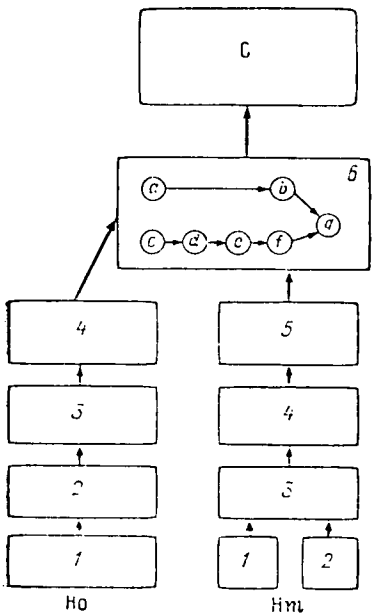



Рис. 3. Олиготрофный и мезотрофный гидросериальные ряды Ветлужского ботанико-географического района (С. Ю. Попов, Е. С. Преображенская).

Но — олиготрофный ряд; Нт — мезотрофный ряд, С — климакс. Жирные стрелки — направление экогенетических смен, тонкие — демутационных. Арабскими цифрами обозначены стадии экогенеза, строчными латинскими буквами — ассоциации демутационного комплекса.

50 % — мокрые межкочья из *Sphagnum fallax.* В травяном ярусе господствует *Carex lasiocarpa* (70 %) и присутствуют *Calamagrostis canescens, Vaccinium vitis-idaea, Carex rostrata, C. aquatilis, C. vesicaria* [*в сумме около* 20 %].

Мощность торфа — более 2 м. До глубины примерно 30 см он переходный, осоково-сфагновый, ниже — верховой, пушициево-сфагновый.

## Обсуждение результатов

Изучая растительность олиготрофной и мезотрофной гидросерий, мы убедились в том, что сукцессионные ряды этих серий, предложенные С. М. Разумовским, в целом верны, но требуют некоторых поправок.

В измененном и дополненном виде схема экогенеза олиготрофной и мезотрофной гидросерий выглядит следующим образом (рис. 3).

В олиготрофной гидросерии последовательно сменяют друг друга четыре безлесные стадии:

1) *Scheuchzeria palustris — Sphagnum majus (Carex limosa);*

2) *Eriophorum vaginatum — Sphagnum angustifolium;*

3) *Chamaedaphne calyculata — Sphagnum magellanicum (Andromeda polyfolia, Oxycoccus palustris);*

4) *Ledum palustre — Sphagnum fuscum (Vaccinium uliginosum, Aulacomnium palustre, Sphagnum nemoreum);*

5) последняя — предклимаксная — стадия в схеме С. М. Разумовского представлена демутационным комплексом: березняк черничный сменяется сосняком бруснично-зеленомошным. Эта стадия, по крайней мере в предложенном виде, нами на местности не найдена.

Начало мезотрофной гидросерии представлено двумя ассоциациями:

1) *Carex rostrata — Sphagnum riparium;*

2) *Sphagnum cuspidatum.*

Их сменяют три последовательные безлесные стадии:

3) *Carex lasiocarpa — Sphagnum fallax (Calamagrostis canescens, langsdorfii,* etc.);

4) *Sphagnum girgensohnii (Equisetum sylvaticum, Viola palustris, Sphagnum russowii, Sphagnum centrale);*

5) *Carex globularis — Polytrichum commune (Molinia caerulea, Aulacomnium palustre, Sphagnum nemoreum, S. wulfianum).*

Предклимаксная стадия соответствует третьей стадии в схеме С. М. Разумовского:

a) *Nardus stricta (Potentilla erecta, Orchis macullata);*

b) *Betula pubescens — Vaccinium myrtillus (Orthilia secunda, Hieracium vulgatum, Linnaea borealis);*

c) *Polytrichum piliferum (Cladonia sylvatica, C. rangiferina);*

d) *Polytrichum juniperinum (Polytrichum strictum, Antennaria dioica);*

e) *Calluna vulgaris;*

f) *Pinus sylvestris — Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi (Lycopodium anceps, L. clavatum);*

g) *Picea abies — Maianthemum bifolium (Trientalis europaea).*

Следует особо остановиться на вопросе о предклимаксной стадии олиготрофной гидросерии. На изученной нами территории олиготрофные болота с ярусом сосны встречаются. Это может быть рям или спелый древостой. Однако в моховом ярусе здесь всегда преобладает *Sphagnum angustifolium,* а в приствольных кругах появляются *Cladonia* spp., *Polytrichum strictum, Pleurozium schreberii, Vaccinium vitis-idaea, Calluna vulgaris.*

Первые два вида С. М. Разумовским отнесены к ассоциации *Ledum palustre — Sphagnum fuscum.* Однако, как показывают наши микропрофили, *Sphagnum fuscum* всегда сменяется на *Polytrichum strictum* (см. рис. 1), поэтому к одной стадии они не могут быть отнесены. Но в таком случае *Polytrichum strictum* должен принадлежать демутационному комплексу предклимакса. С другой стороны, по положению на микрорельефе и совместному произрастанию в разных сочетаниях, все эти виды (*P. strictum,*

*V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi, Calluna vulgaris, Cladonia* spp.) могут быть отнесены к ДК предклимаксной стадии.

Помимо этого, в спелых олиготрофных сосняках нами не отмечено возобновления сосны (равно как и любой другой породы). Ассоциация же *Betula pubescens — Vaccinium myrtillus* там вообще отсутствует. На левом берегу можно наблюдать еще такой экологический профиль, который состоит из трех элементов: междюнное понижение с осоково-сфагновым болотом с рямом из *Pinus sylvestris* f. litwinowii; пологий склон дюны занят спелым сосняком с покровом из одного лишь *Pleurozium schreberi;* далее, к вершине дюны, в этом сосняке покров может менять на *Cladonia* spp. или не меняться. В последнем случае такой сосняк невозможно отграничить от более влажного сосняка-зеленомошника ниже по склону (по физиономии). Если бы это был демутационный комплекс предклимакса олиготрофной гидросерии, то в окнах в таком сосняке должна была бы появляться ассоциация *Betula pubescens — Vaccinium myrtillus.* Но последняя, как мы уже говорили, не обнаружена. В то же время в самом сосняке зеленомошном можно наблюдать подрост ели, часто довольно густой и пышный, которая (по С. М. Разумовскому) в олиготрофной гидросерии отсутствует.

На основании всего сказанного, а главное, учитывая подрост ели в охарактеризованных выше сосняках и стратиграфию микропрофилей, мы пришли к выводу о том, что ДК предклимакса олиготрофной гидросерии у С. М. Разумовского представляет собой отрезок ДК мезотрофной гидросерии. Иначе говоря, мы берем на себя смелость утверждать, что обе эти гидросерии имеют общий предклимакс (см. рис. 3).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова. В кн.: Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, т. 3, 1964а, с. 300—447.

2. Преображенская Е. С., Попов С. Ю. Растительность гарей Ветлужско-Унженского междуречья. — В кн.: Структура и динамика экосистем южно-таежного Заволжья. М., 1989, с. 64—86.

3. Работнов Т. А. Фитоценология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 291 с.

4. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. — М.: Наука, 1981. — 290 с.

5. Разумовский С. М., Тихомирова А. Л., Богач Я., Карасева Н. А. Динамика биоценозов Костромской станции. — В кн.: Животный мир Южной Тайги. М.: Наука, 1984, с. 91—122.

# HYDROSERIAL VEGETATION DYNAMICS AT THE UNZHA RIVER BASIN

*S. Yu. Popov, E. S. Preobrazhenskaya*

*Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Russian AS*

The paper describes the paludal and swamp vegetation of the Kostroma biological station of the Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals (58°14′ N, 44°25′E). Composition and dynamics of plant associations of the mesotrophic and eutrophic hydroserias are presented.

# БИОИНДИКАЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ В ПРОШЛОМ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА СОДЕРЖАНИЯ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ГОДИЧНЫХ СЛОЯХ ДРЕВЕСИНЫ

*Р. М. Хантемиров*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

## 1. Введение

Использование геологического и биологического материала для реконструкции загрязнения в прошлом практикуется давно. Такие данные были получены, например, при анализе полярных и высокогорных льдов, торфа, донных отложений, скелетных остатков, музейных и гербарных образцов. Обзор подобных исследований можно найти в работе А. М. Никанорова с соавторами [6]. Эти способы полезны, но ограничены по возможностям, поскольку не обеспечивают широкого охвата по времени и территории. Более подходящими «биологическими архивами» могут быть деревья, которые живут долгое время, широко распространены географически, образуют ясно различимые годичные слои прироста. Широкое распространение получили исследования по реконструкции условий среды в прошлом (климат и другие природные явления, загрязнение среды) на основе анализа изменчивости показателей радиального прироста древесины. В связи с техногенным загрязнением среды токсичными веществами особый интерес вызывает использование одной из модификаций дендрохронологического метода — послойного определения элементного состава древесины.

## 2. Опыт использования содержания химических элементов в древесных слоях для реконструкций загрязнения среды в прошлом

Имеется ряд работ, авторы которых не всегда обоснованно, как нам кажется, исходят из предположения, что химический состав слоев древесины отражает лишь изменения окружающей среды.

Довольно много исследований проведено в придорожных насаждениях [5, 9, 14, 23, 31, 32, 40, 43, 49, 50]. Во всех этих работах авторы выявили прямую связь между содержанием свинца в годичных слоях деревьев, растущих на обочинах дорог, и уровнем интенсивности движения.

Несколько исследований проведено в окрестностях предприятий (в основном меде- и цинкоплавильных заводов) [3, 11, 21, 25, 42, 45]. В этих работах показано увеличение содержания Cu, Zn, Pb, Cd в годичных слоях деревьев, растущих вблизи предприятий, что авторы связывают как с увеличением содержания токсичных элементов в окружающей среде, так и с увеличением кислотности почв, ведущим к большей доступности этих элементов для растений. В работах [1, 10] отмечено, что с момента поступления внешних загрязняющих веществ изменяется естественное содержание большинства элементов в годичных слоях.

Ряд исследований проведен в районах, удаленных от источников загрязнения [12, 13, 16, 18, 26, 29, 34, 38]. Авторы этих работ полагают, что химический состав годичных слоев исследованных ими деревьев отражает уровень регионального загрязнения. В основном делается вывод о прямой связи между уровнем загрязнения региона и содержанием Al, Fe и некоторых тяжелых металлов в годичных слоях деревьев. В работе [26], наоборот, выявлена обратная связь между содержанием Fe и Mn и ежегодными выбросами вредных веществ.

В работе [24] показана возможность индикации деревьями истории загрязнения прибрежных территорий водным путем. В годы паводков в слоях прироста деревьев, растущих ниже впадения загрязненных вод, отмечено повышенное содержание Zr и Cd по сравнению с предыдущими годами.

Возможность индикации с помощью годичных колец времени внесения минеральных удобрений показана в работе [37].

## 3. Физиологические основы и ограничения метода

Таким образом, авторы большинства исследований считают, что полученные кривые распределения химических элементов в годичных слоях деревьев отражают только изменения уровня загрязнения среды в прошлом. Такой подход частично оправдан тем, например, что основная доля катионов в древесине хвойных пород связана со вторичными стенками трахеид [17, 44]. Но прочность связи элементов с клеточной стенкой не равнозначна для

разных ионов, она возрастает с увеличением валентности. В связывании двухвалентных металлов клеточной оболочкой установлен ряд прочности Cu > Zn > Fe > Mn [47]; для щелочноземельных элементов Ca > Mg [17].

Следует учитывать также, что годичные слои древесины, через которые движется ксилемный сок, можно рассматривать как систему ионообменных колонок. Поэтому содержание катионов в этих слоях будет изменяться тем сильнее, чем активнее эти слои участвуют в процессах транспорта ксилемного сока. Так, у сосны обыкновенной проводящими являются 23—30 колец, но уже примерно с 12-го года происходит закупорка сосудов и резкое снижение физиологической активности годичного слоя [7], т. е. изменение исходных уровней содержания металлов может происходить более или менее интенсивно в течение примерно 10 лет после формирования кольца.

Следует также отметить, что в общий уровень содержания химических элементов в стволе дерева вносят вклад и живые клетки древесины, в которых эти элементы могут находиться в подвижной форме, и ксилемный сок. Поэтому в некоторых случаях, особенно когда исследования проводятся на региональном уровне, увеличение концентраций металлов (Pb, Su, Al, Fe) в периферийных древесных слоях более правдоподобно объясняется, например, наличием этих элементов в ксилемном соке, который движется в основном по периферии ствола.

## 4. Свидетельства перераспределения элементов в годичных слоях деревьев

О перераспределении элементов в древесине свидетельствует работа Р. М. Алексахина и М. А. Нарышкина [2]. В поставленном ими эксперименте через полтора года после разового внесения Sr-90 на поверхность лесной подстилки этот изотоп был обнаружен во всех годичных слоях у молодых деревьев березы и сосны. Подобные результаты получены в работе [4] для сосен, произрастающих в окрестностях Чернобыльской АЭС.

Вывод о том, что концентрация Cs-137 и K-40 в годичном слое определяется прежде всего физиологическими процессами в древесине, а не временем поступления изотопов в дерево, делается в работах [20, 33]. Подобные результаты получены и в работе [19], где рассматривается распределение Na в древесных слоях различных видов деревьев при избыточном поступлении этого элемента в почву. Авторы статьи [11] также считают, что распределение K, Ca, P, Mn в древесных слоях можно объяснить физиологическими причинами.

На основе расчета коэффициента автокорреляции по результатам содержания металлов в годичных слоях сосен сделано предположение о наличии небольшого радиального передвижения Ca, Na и K [26].

В лабораторных экспериментах было показано, что свинец может перемещаться из древесины в кору [35, 36]. Косвенные свидетельства перераспределения Pb в древесных кольцах приводятся в работах [22, 27, 30, 46]. Авторы работ [14, 50] пришли к одинаковому заключению, что радиальный транспорт Pb в стволах рассеянососудистых видов намного выше, чем в кольцесосудистых.

На основании данных о содержании Pb, Cu и Zn в годичных слоях различных видов деревьев авторы работы [15] пришли к отрицательному выводу относительно возможности использования этого показателя в качестве индикатора загрязнения воздуха.

В работе [45] указывается на признаки радиального перемещения Cd и Zn в древесине сосны обыкновенной. Имеются также указания на радиальное перемещение Fe, Mo и Ti [12].

Авторы статьи [48] скептически относятся к возможности использования элементного состава годичных слоев древесины для документирования условий среды. В этой работе рассмотрены погодичные изменения концентраций 12 элементов в слоях древесины вяза и кедра. Характер распределения элементов свидетельствует, по мнению авторов, об их радиальном перемещении.

При анализе содержания тяжелых металлов в годичных слоях древесины у конского каштана, пораженного грибами [34], обнаружено, что Pb и Cd накапливаются в зонах активной деятельности грибной микрофлоры, а Zn и Cu перемещаются к зонам древесины, соседствующим с зонами грибной активности.

## 5. Особенности распределения отдельных элементов в древесных слоях

В наших работах [8, 28] на основе анализа годичных слоев более 30 деревьев сосны обыкновенной было показано, что все изученные элементы имеют свои особенности распределения (рис. 1), которые обусловливаются их химическими свойствами и физиологическими процессами в древесине.

Распределение калия объясняется, очевидно, слабой связью этого элемента с пектиновыми веществами клеточных стенок. Поэтому значительная доля этого элемента в древесине приходится на ксилемный сок и живые клетки заболони [17]. Наличие подвижных форм некоторых катионов (Cu, Al, Fe, Ni) в ксилемном соке также приводит к некоторому увеличению их общего содержания в заболони, но доля таких подвижных форм для двух- и трехвалентных элементов в древесине значительно ниже, чем у калия [17, 41].

Для Ca, Mn, Zn и Mg наблюдается снижение концентрации от центра к периферии ствола. Такое же снижение, по-видимому, характерно для всех катионов, но оно маскируется влиянием других факторов. Это снижение можно объяснить уменьшением концентрации мест связывания катионов от центра к периферии ствола [39]. Такое распределение может быть вызвано также сниже-

нием с возрастом доступности макроэлементов в прикорневой зоне дерева из-за большого поглощения или вследствие их естественного выщелачивания из почв.

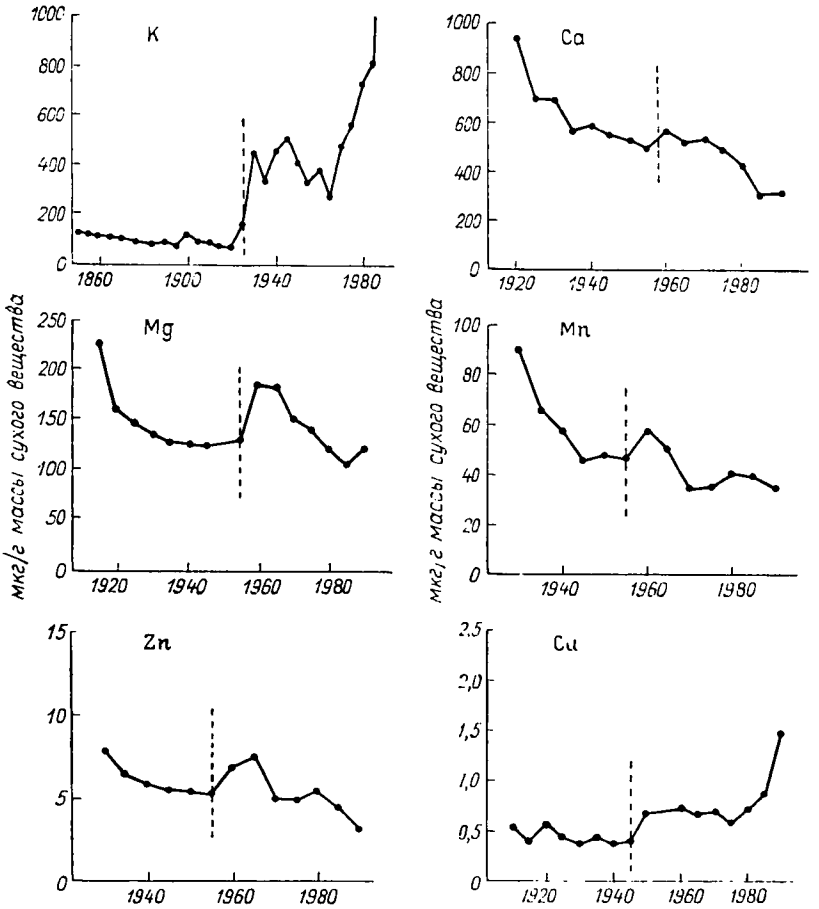



Рис. 1. Типичные случаи распределения химических элементов (мкг/г массы сухого вещества) в слоях прироста древесины сосен, не испытывающих влияния загрязнения.

**Вертикальная линия — граница между ядром и заболонью.**

Особенностью распределения Mg, Mn и Zn является повышение концентраций на границе ядровой и заболонной древесины. В этой зоне у сосны обыкновенной происходит синтез различных буроокрашенных веществ, в котором участвуют эти элементы.

В условиях воздействия выбросов медеплавильного комбината уровень концентраций и форма кривых для K, Ca, Mg не меняются, а для других элементов происходит увеличение их содер-

жания в годичных слоях, сформированных в годы загрязнения (анализ проводился по пятилетиям, поэтому практически не наблюдался эффект «размывания» из-за влияния уровня загрязнения последующих лет, в течение которых кольцо остается активным), т. е. происходит накладывание влияния загрязнения на естественную картину распределения элемента в годичных слоях (рис. 2).

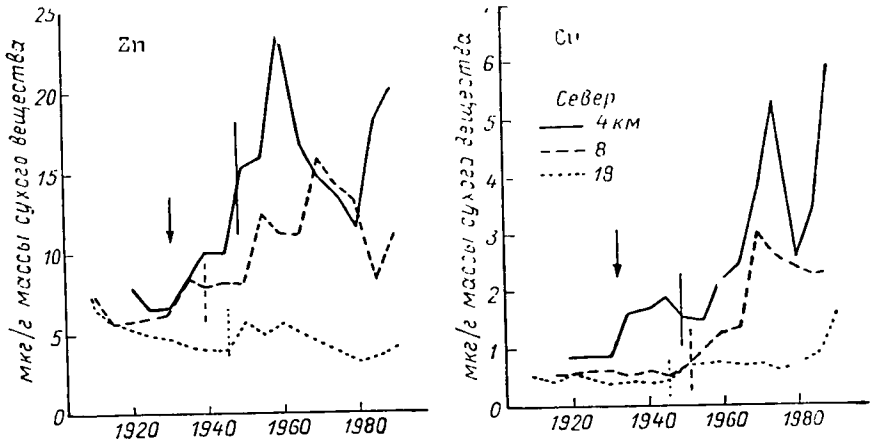



Рис. 2. Примеры содержания (мкг/г массы сухого вещества) цинка и меди в годичных слоях некоторых экземпляров сосны обыкновенной, растущих на различных расстояниях от медеплавильного комбината.

Вертикальными линиями отмечены границы ядра и заболони, стрелка указывает на год начала работы комбината.

Кроме того, в наших исследованиях выявлено, что господствующие деревья с наиболее развитой кроной накапливают в годичных слоях больше потенциально токсичных элементов (Cu, Zn, Al, Fe, Cr), чем согосподствующие.

## 6. Подходы к стандартизации первичных данных

Таким образом, ясно, что непосредственное использование для целей ретроспективной индикации содержания элемента в годичном кольце часто неоправдано, хотя для элементов, имеющих прочные связи с клеточными стенками трахеид, такой подход в принципе может быть принят.

Для получения более достоверных оценок состояния среды в прошлом некоторые исследователи предлагают различные способы модификации первичных данных. В работе [12] предложено использовать в качестве показателя не концентрацию элемента в древесине, а его абсолютное количество в слое прироста. Но поскольку практически невозможно точно оценить массу годичного прироста древесины, авторы использовали массу слоя в керне

Более обоснованным представляется подход, описанный в работе [39], где в качестве показателя использована насыщенность тем или иным элементом мест связывания катионов на клеточных стенках трахеид. Концентрация этих мест связывания (карбоксильных групп пектиновых веществ), как показано в этой работе, снижается в 1,5—2 раза от центра к периферии ствола. Однако и в данном случае при расчете показателя используется общая концентрация элемента, а не фиксированных форм, хотя сами авторы признают, что некоторые элементы, особенно калий,

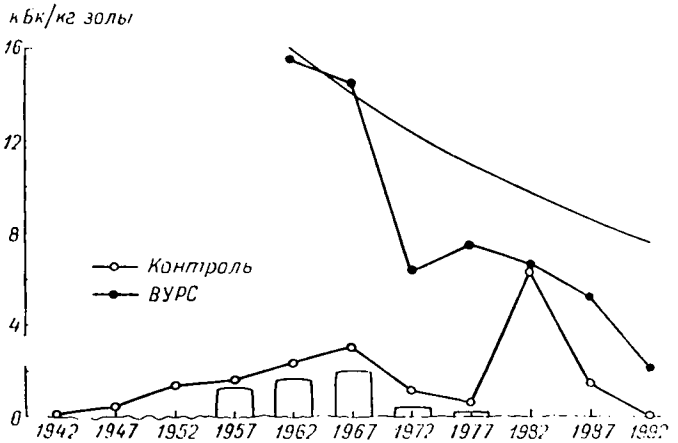



Рис. 3. Активность Sr-90 (кБк/кг золы) в годичных слоях древесины березы на период формирования годичного слоя.

Столбики — относительная суммарная мощность ядерных взрывов в атмосфере, верхняя линия — теоретическое снижение активности Sr-90 из-за радиоактивного распада.

могут в значительных количествах находится в цитоплазме паренхимных клеток недавно сформированных колец.

На наш взгляд, зольность древесины, также снижающаяся от центра к периферии ствола, тесно коррелирует с концентрацией мест связывания катионов в древесине. Поэтому содержание элемента на единицу массы золы должно также отражать его долю (от максимально возможного) для этого древесного слоя.

Такой подход был реализован нами при реконструкции истории радиоактивного загрязнения на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) с помощью анализа активности Sr-90 в годичных слоях березы повислой. Стронций имеет очень прочные связи со стенками проводящих клеток, поэтому можно пренебречь небольшой долей подвижных форм этого элемента. Хотя, как уже отмечалось, стронций может «размываться» по годичным слоям, активно проводящим ксилемный сок.

На рис. 3 представлена активность Sr-90 с учетом его радиоактивного распада в годичных слоях древесины двух берез (усред-

ненные данные), растущих на территории ВУРСа, и одной березы вне следа. Активность Sr-90 на контрольном участке предположительно отражает изменения интенсивности глобальных выпадений этого элемента. Высокое содержание стронция в слое годичных колец, сформированном в 1978—1982 гг., по-видимому, вызвано особыми климатическими условиями, отмеченными в этот период, которые привели к интенсивному росту деревьев и соответственно

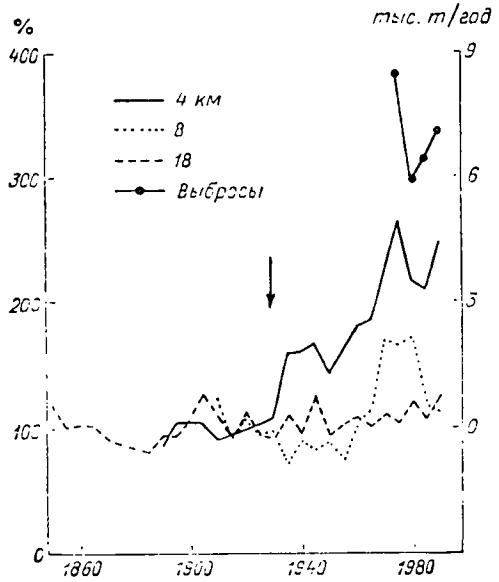



Рис. 4. Осредненные индексы накопления меди в годичных слоях сосен, растущих на различном удалении от медеплавильного комбината, и объемы выбросов (тыс. т/год) твердых веществ этого предприятия за последние годы.

к высокой скорости поглощения минеральных веществ. Это привело к увеличению зольности в данном слое. Однако при повышенном содержании двухвалентных катионов в ксилемном соке подавляется процесс связывания одновалентных катионов с клеточными стенками [39]. Поэтому, вероятно, и увеличилась доля стронция. Иная картина наблюдается у деревьев, растущих в зоне радиоактивного загрязнения: здесь явно выражена общая тенденция к снижению активности Sr-90 от центра к периферии ствола. Это связано с уменьшением поступления Sr-90 в дерево вследствие естественного радиоактивного распада, перехода в нерастворимые формы, накопления в растениях (в частности, самим же деревом). На основе полученных данных можно утверждать, что после аварии 1957 г. происходило постоянное снижение поступления Sr-90 в растения.

Другой подход к стандартизации, описанный нами ранее [28], основан на эмпирической оценке доли элемента, связанного с клеточными стенками трахеид. Эта доля определялась исходя из предположений о том, что в ядровой древесине элемент находится только в связанной форме и что в чистых местообита-

ниях не было изменений в поступлении элемента в дерево. На основе этих предположений рассчитывались коэффициенты, оценивающие долю подвижных форм, и проводилась стандартизация результатов анализа. Такой подход позволяет исключить влияние подвижных форм элемента и индивидуальных различий деревьев. Полученные этим методом индексы накопления металла удовлетворительно отражают изменения интенсивности загрязнения среды в прошлом (рис. 4).

Недостатком данного метода является его неуниверсальность, т. е. необходимость эмпирической оценки доли фиксированных форм элемента для каждого нового района исследований, вида деревьев, сезона. Тем не менее этот подход можно рекомендовать для практического использования в ретроспективной биоиндикации.

В заключение можно отметить, что для дальнейшего развития методов химической дендрохронологии необходимо широкое привлечение знаний о физиологии деревьев, проведение специальных исследований в области минерального питания и передвижения веществ в древесных растениях.

Работа выполнена при финансовой поддержке специального фонда для выплаты персональных стипендий и грантов молодым ученым, г. Новосибирск (грант А1.37).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаменко В. Н., Журавлева Е. Л., Четвериков А. Ф. Химический состав годичных колец деревьев и состояние природной среды. — Докл. АН СССР, 1985, т. 265, № 2, с. 507—512.

2. Алексахин Р. М., Нарышкин М. А. Миграция радионуклидов в лесных биогеоценозах. — М.: Наука, 1977. — 144 с.

3. Аржанова В. С., Елпатьевский П. В., Кравцова В. М., Толстова Л. М. Геохимическая дендрохронология фоновых и импактных эколого-геохимических условий. — В кн.: Мониторинг фонового загрязнения природных сред. — Л.: Гидрометеоиздат, 1987, вып. 4, с. 327—341.

4. Баженов А. В., Садыков О. Ф., Хантемиров Р. М. Бета-активность в годичных слоях древесины сосны обыкновенной из района Чернобыльской АЭС. — В кн.: Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. — Свердловск, 1990, с. 9—10.

5. Кузнецов Е. В., Мосина Л. В., Химина Е. Г. и др. Накопление тяжелых металлов в почвах и годичных слоях древесины ЛОД ТСХА. — В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду (Тез. докл.), 1984, Звенигород. — Пущино, 1984, с. 110—112.

6. Никаноров А. М., Жулидов А. В., Покаржевский А. Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 144 с.

7. Физиология сосны обыкновенной / Н. Е. Судачкова, Г. И. Гирс, С. Г. Прокушин и др. — Новосибирск, 1990. — 248 с.

8. Хантемиров Р. М. Возможности использования элементного состава годичных слоев деревьев для индикации загрязнения окружающей среды. — В кн.: Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. — Свердловск, 1990, с. 156—157.

9. Химина Е. Г., Кузнецов Е. В., Саломахина Г. И., Михальченко Г. Ф. Использование годичных колец дуба для получения информации

о накоплении микроэлементов и тяжелых металлов в динамике (на примере ЛОД ТСХА). — В кн.: Лесные экосистемы и вопросы моделирования. Сб. науч. тр. — М., 1985, с. 40—42.

10. Четвериков А. Ф. Химический состав годичных слоев прироста деревьев и условия природной среды. — В кн.: Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986, с. 126—130.

11. Arp P. A., Manasc J. Red spruce stands downwind from a coal-burning power generator: Tree-ring analysis. // Can. J. Forest Res. — 1988. — V. 18, No. 2. — P. 251—264.

12. Baes C. F., McLaughlin S. B. Trace elements in tree rings: Evidence of recent and historical air pollution. // Science. — 1984. — 224. — P. 494—496.

13. Baes C. F., McLaughlin S. B., Hagan T. A. Multielemental analysis of tree rings: Temporal accumulation patterns and relationships with air pollution. // Symp. «Air Pollution and the Productivity of the Forest»: (Proceedings) / Isaac Walton League. — Arlington (Virginia), 1984. — P. 273—286.

14. Baes C. F., Ragsdale H. L. Age-specific lead distribution in xilem rings of three genera in Atlanta, Georgia. // Envir. Pollut. — 1981. — Ser. B2. — P. 21—35.

15. Barnes D., Hamadah M. A., Ottaway J. M. The lead, copper and zinc content of tree rings and bark. // The Science of total Environm. — 1976. — V. 5. — P. 63—67.

16. Berish C. W., Ragsdale H. L. Chronological sequence of element concentrations in wood of Carya spp. in the southern Appalachian Mountains. // Can. J. Forest Res. — 1985. — V. 15, No. 3. — P. 477—483.

17. Bondietti E. A., Baes C. F., McLaughlin S. B. Radial trends in cation ratios in tree rings as indicators of the impact of atmospheric deposition on forests // Can. J. Forest Res. — 1989. — V. 19, No. 5. — P. 586—594.

18. Bondietti E. A., Momoshima N., Shortle W. C.. Smith K. T. A historical perspective on divalent cation trends in red spruce stemwood and the hypothetical relationship to acidic deposition // Can. J. Forest Res. — 1990. — V. 20, No. 12. — P. 1850—1858.

19. Breckle S.-W., Schüre B. Natriumionen im Holz streusalzbelasteter Bäume. // 13. Jahrestag «Verh. Ges. Ökol.», Bremen, 23 Sept. — 1 Okt. 1983. — Göttingen, 1985. — Bd. 13. — S. 664—670.

20. Brownridge J. D. The radial distribution of 137-Cs and 40-K in tree stems. // J. of Plant Nutrition. — 1984. — V. 7, No. 6. — P. 887—896.

21. Ciepal R., Niemtur N. Akumulacja synku, olowin i magnezu w drewnie sosny zwyczajney (Pinus silvestris L.) z rejonu przemyslowego (Miasteczko Slaskie). // Pr. nauk. Usl. Katowicach: Acta biol. — 1984. — V. 16. — P. 199—207.

22. Dollard G. J., Tian T. K., Lepp N. W. Some approaches to the development of tree ring analysis as a monitoring tool for heavy metal pollution. // Kuopio Meeting «Plant Damages Caused by Air Pollution» / Ed. by L. Karenlampi. — Kuopio (Finland), 1976. — P. 16—25.

23. Dutot A., Faucherre J. Le plomb et le zinc des anneaux des croissance des Coniferes en tant que traceurs chronologiques de la pollution atmospherique. // C. R. Acad. Sci. — 1979. — D288, No. 17. — P. 1283—1286.

24. Faucherre J., Dutot A. Le zinc et le cadmium des anneaux de croissance des vegetaux en tant que traceurs chronologiques de pollutions d'un cours d'eau. // C. R. Acad. Sci.— 1976. — D282. — P. 182—185.

25. Guyette R., McGinnes E. A. Potential in using elemental concentrations in radial increments of old growth eastern redcedar to examine the chemical history of the environment. // Int. Symp. «Ecol. Aspects of Tree-Ring Analysis»: (Proceedings), 1986 / Marymount College, Tarrytown. — New York, 1987. — P. 671—680.

26. Hall G. S. Multielemental analysis of tree-rings by proton-induced X-ray (PIXE) and gamma ray emission (PIGE). // Int. Symp. «Ecol. Aspects of Tree-Ring Analysis»: (Proceedings), 1986 / Marymount College, Tarrytown. — New York, 1987. — P. 681—689.

27. Hampp R., Holl W. Radial and axial gradients of lead concentration in barc and xylem of hardwoods // Arch. environm. contamination and toxicol. — 1974. — V. 2, No. 2. — P. 143—151.
28. Hantemirov R. M. Possibility to use chemical elements in tree rings of Scots pine for the air pollution reconstruction // LUNDQUA. — 1992.— V. 34. — P. 142—145.
29. Herrman R., Neuland H., Buss G. Zur Geschichte der Spurenmetallverunreinigung der Luft: Eine Zeitreihenanalyse der Metallgehalte in Baumringen. // Staub-Reinhalt. Luft. — 1978. — B. 38, No. 9. — S. 366—369.
30. Holtzman R. B. Discussion. Isotopic composition as a natural tracer of lead in the environment. // Environ. Sci. and Technol. — 1970. — V. 4, No. 4. — P. 314—317.
31. Karandinos M. G., Papakostidis G. K., Fantinou A. A. Lead assessment in aleppo pine trees from the Greater Athens region. // Int. Conf. «Heavy Metals Environ.», Athens, 1985. — Edinburgh, 1985. — V. 1. — P. 602—606.
32. Kardell L., Larsson J. Lead and cadmium in oak tree rings (*Quercus robur* L.). // Ambio. — 1978. — V. 7, No. 3. — P. 117—121.
33. Kohno M., Koizumi Y., Okumura K., Mito I. Distribution of environmental cesium-137 in tree rings. // J. Environ. Radioact. — 1988. — V. 8, No. 1. — P. 15—19.
34. Kosmus W., Grill D. Heavy metals in tree rings and forest disease // Int. Conf. «Heavy Metals Environ.», Athens, 1985. — Edinburgh, 1985. — V. 1. — P. 607—609.
35. Lepp N. W., Dollard D. J. Studies on lateral movement of Pb-210 in woody stems. // Oecologia. — 1974a. — V. 16, No. 2. — P. 179—184.
36. Lepp N. W., Dollard G. J. Studies on the behaviour of lead in wood. Binding of free and complexed Pb-210 to xilem tissue. // Oecologia. — 1974b. — V. 16, No. 4. — P. 369—373.
37. McClenahen J. R., Vimmerstedt J. P., Lathrop R. C. History of the chemical environment from elemental analysis of tree rings. // Int. Sump. «Ecol. Aspects of Tree-Ring Analysis»: (Proceedings), 1986 // Marymount College, Tarrytown. — New York, 1987. — P. 690—694.
38. Meisch H.-U., Kessler M., Reinle W., Wagner A. Distribution of metals in annual rings of the beech (*Fagus sylvatica*) as an expression of environmental changes. // Experientia. — 1986. — V. 42, No. 5. — P. 537—542.
39. Momoshima N., Bondietti E. A. Cation binding in wood: applications to understanding historical changes in divalent cation availability to red spruce. // Can. J. Forest Res. — 1990. — V. 20, No. 12. — P. 1840—1849.
40. Nedialkov S., Baeva K., Bratanova S. Dendrochronological methods to establish the dynamics of heavy metals accumulation in trees. // Regional Resource Management: Collaborative Paper / Ed. L. Kairiukstis; IIASA. — Laxenburg (Austria), 1986. — V. 1. — P. 245—251.
41. Osonubi O., Oren R., Werk K. S., Schulze E.-D., Heilmeier H. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline. IV. Xylem sap concentrations of magnesium, calcium, potassium and nitrogen. // Oecologia. — 1988. — V. 77, N 1. — P. 1—6.
42. Robitaille G. Heavy-metal accumulations in the annual rings of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) *Mill*). // Envir. Pollut. — 1981. — V. B2. — P. 193—202.
43. Rolfe G. L. Lead distribution in tree rings. // Forest Sci. — 1974. — V. 20, No. 3. — P. 283—286.
44. Saka S., Goring D. A. I. The distribution of inorganic constituents in black spruce wood as determined by TEMEDXA // Mokuzai Gakkaishi. — 1983. — V. 29. — P. 648—656.
45. Symeonides C. Tree-ring analysis for tracing the history of pollution: application to a study in Northern Sweden. // J. Environ. Qual. — 1979. — V. 8, No. 4. — P. 482—486.
46. Szopa P. S., McGuinness E. A., Pierce J. O. Distribution of lead within the xilem of trees exposed to airbone lead compounds. // Wood Sci. (Madison / Wis.). — 1973. — V. 6, No. 7. — P. 72—77.

47. Tepfer M., Taylor I. E. P. The interaction of divalent cations with pectic substances and their influence on acidinduced cell wall loosening // Can. J. Bot. — 1981. — V. 59, No. 8. — P. 1522—1525.
48. Tout R. E., Gilboy W. B., Spyron N. M. Neutron activation studies of trace elements in tree rings // J. Radioanal. Chem. — 1977. — V. 37, No. 2. — P. 705—715.
49. Ward N. J., Brooks R. R., Reeves R. D. Effect of lead from motor-vehicle exhausts on trees along a major thoroughfare in Palmerston North, New Zealand. // Environ. Pollut. — 1974. — V. 6. — P. 149—158.
50. Wickern M., Breckle S. W. Blei im Eichenholz vom Autobahnrand. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. — 1983. — B. 96. — S. 343—350.

## BIOINDICATION OF ENVIRONMENTAL POLLUTION HISTORY THROUGH TREE RINGS CHEMICAL ANALYSIS

***R. M. Hantemirov***

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian AS*

The possibility to use concentrations of chemical elements in the annual tree rings to reconstruct environmental pollution history is considered. The physiological basis and certain limitations of the method as well as potential effectiveness of various elements in such analysis are discussed. An approach to data normalization is proposed.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СРОКИ РАСПУСКАНИЯ И СКОРОСТЬ РОСТА ЛИСТА У ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ

***Ю. Л. Цельникер***

*Институт лесоведения РАН*

Изучение влияния внешних факторов на различные процессы жизнедеятельности показало, что рост — один из наиболее отзывчивых на действие внешних условий процессов. Пожалуй, наиболее бросается в глаза действие на рост листьев температурного режима воздуха и почвы. Это выражается прежде всего в варьировании сроков распускания деревьев от года к году [3, 10]. Разница в сроках распускания по годам может составлять 20 суток и более. При этом варьирует также и очередность распускания у отдельных пород. В меньшей степени варьирует продолжительность роста листа как от года к году, так и при сравнении роста листьев одной и той же породы из разных районов ее ареала.

Фенологами неоднократно предпринимались попытки отыскания связи между сроками распускания деревьев и температурным

режимом. Одна из таких попыток принадлежит И. Н. Елагину [2]. Он установил, что при значительных различиях в сроках распускания почек в разные годы и в разных пунктах температурный режим во время распускания остается близким и специфичным для каждой породы. Так, температура почвы на глубине 10 см во время распускания березы повислой составляет 5—7 °С, осины и ели — 6—9 °С, сосны обыкновенной — 9—12 °С, а средняя максимальная температура воздуха за 10 суток до распускания соответственно 7,7—11 и 15—16 °С.

В агрономической литературе и в исследованиях фенологов обычным приемом [10] являются поиски связи наступления какой-либо фазы развития сельскохозяйственных растений (например, появления всходов, кущения или колошения злаков) с так называемой суммой актуальных температур, т. е. с суммой среднесуточных температур, превышающих условный минимум (чаще всего за начало отсчета принимается температура воздуха 5 или 10 °С) за период, предшествующий наступлению данной фазы. Такой отсчет основан на представлении, что для наступления определенной фазы развития должны пройти процессы подготовки к ней, которые могут осуществляться лишь при температуре выше определенного минимума, а продолжительность этих подготовительных процессов обратно пропорциональна температуре.

Такой эмпирически выработанный подход хорошо согласуется с теоретическими представлениями Аррениуса, выразившего влияние температуры на скорость протекания жизненных процессов в виде нескольких математических функций и установившего, что для ряда химических процессов в растениях скорость реакций при повышении температуры на 10 °С повышается примерно вдвое. В химической и биологической литературе соотношение скоростей реакций при повышении температуры на 10 °С получило название температурного коэффициента и обозначается символом $Q_{10}$. Температурный коэффициент, близкий к 2, найден для роста листа хлопчатника [11].

Несколько модифицировав эмпирический подход, применяемый в агрономии, И. Н. Елагин рассчитал сумму градусо-часов, необходимых для распускания почек у разных пород, и получил следующие значения: в разные годы у березы эта величина равнялась 2600—3800, у осины — 7000, у сосны 10 000—12 000. Таким образом, несмотря на значительные колебания по годам, эта величина достоверно отличалась у разных пород.

Мы также сделали попытку установить связь между сроками распускания, продолжительностью роста листовых пластинок и температурным режимом.

## Объекты и методы исследования

Наблюдения проводили в Серебряноборском опытном лесничестве под Москвой. Объектами исследования служили отдельно стоящие деревья 20—30-летнего возраста березы повислой (*Betu-*

*la pendula* Roth), осины (*Populus tremula* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), клена отролистного (*Acer platanoides* L.). Деревья росли на большой лесной поляне на супесчаной почве, обогащенной гумусом, и были хорошо освещены (интенсивность ФАР составляла в среднем за день 70—90 % интенсивности ФАР на открытом месте).

С середины апреля в течение ряда лет велось наблюдение за состоянием почек. За начало распускания принималось состояние, когда из почек появлялись сложенные листочки.

После этого отмечали этикетками по 10 листьев каждой породы, растущих на незатененных ветках, находящихся на высоте 1,3—1,5 м над землей с восточной или западной стороны кроны. У этих листьев каждые 3 дня измеряли длину. Наблюдения заканчивали после того, как длина переставала увеличиваться.

Параллельно в разные сроки измеряли на одних и тех же листьях длину и площадь. Для определения площади контуры листьев обрисовывали на бумаге, вырезали и взвешивали. Зная массу единицы площади бумаги, определяли площадь листа. В каждый срок брали по 20 листьев каждой породы. На основании полученных данных рассчитывали формулу зависимости между длиной и площадью листьев. Для всех пород тип зависимости был одинаков и выражался общей формулой

$$S = kL^2,$$

где $S$ — площадь листа, $L$ — его длина, $k$ — коэффициент пропорциональности.

Для разных пород коэффициент $k$, зависящий от формы листа, был разным, но для одной и той же породы он оставался постоянным в течение всего периода жизни листа. Для разных пород его значение было следующим: для березы — 0,465, для осины — 0,626, для дуба — 0,326, для клена — 0,850. По этим формулам на основании измерений длины рассчитывалась площадь в разные сроки наблюдений.

Для определения влияния температуры на скорость роста листьев в период экспоненциального роста листа (обычно в первые 10—12 дней после распускания) рассчитывали относительную скорость роста площади листа $RGR_S$. Ее определяли по формуле

$$\ln RGR_S = (\ln S_2 - \ln S_1)/(t_1 - t_2),$$

где $S_1$ и $S_2$ — площадь листа в два последовательных срока наблюдений, $t_1$ и $t_2$ — число дней между наблюдениями. Величина $RGR_S$ равнялась относительному приросту площади листа за сутки в долях единицы. Этот показатель использовали для расчета температурного коэффициента роста площади листа ($Q_{10}$). Полученные результаты мы сопоставляли с метеорологическими данными обсерватории МГУ, находящейся примерно в 10 км к юго-востоку от места наших наблюдений. Использовались данные срочных наблюдений температуры воздуха, среднесуточные

температуры и данные о температуре почвы на глубине 20 см под естественным покровом в 12.00.

## Результаты

Как видно из табл. 1, из четырех пород, за которыми велись наблюдения, три (береза, осина и клен) распускались в близкие и ранние сроки, а одна (дуб) — значительно позже, причем это отставание иногда составляло 10 дней, иногда же — всего 3—4 дня. Сдвиг дат распускания составлял для одной и тей же породы до 15 дней. Продолжительность роста листа также варьировала от года к году, но меньше, чем даты распускания.

*Таблица 1*

**Сроки распускания (числитель) и продолжительность (сут) фаз развития (знаменатель) листьев**

| Порода | 1978 | 1981 | 1983 | 1984 | 1985 | 1987 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Береза | — / — | — / — | 26.04 / 29 | 6.05 / 25 | 5.05 / 28 | 7.05 / — |
| Осина | 13.05 / 30 | — | 28.04 / 25 | 7.05 / 20 | 9.05 / 25 | 9.05 / — |
| Дуб | — / — | — / — | 5.05 / 30 | 10.05 / 25 | 15.05 / 22 | 17.05 / — |
| Клен | — / — | 9.05 / 24 | 27.04 / 27 | 6.05 / 30 | 7.05 / 31 | 8.05 / — |

Сопоставление дат распускания со среднесуточными температурами воздуха и почвы показало, что для каждой породы характерны свои температуры, при которых протекает последний 10-дневный период перед распусканием. Средняя температура воздуха перед распусканием колеблется от года к году у одной и той же породы на 4—6 °С, и это перекрывает различия по температурам распускания, имеющиеся между разными породами. Пределы колебаний температуры почвы гораздо уже — не более 1,5 °С (табл. 2). Вследствие значительных колебаний температурного режима перед распусканием можно считать, что в среднем за годы наблюдений различия между породами по этому признаку были недостоверными. Однако если учесть, что при сравнении температурного режима перед распусканием в один и тот же год у разных пород различия между породами во все годы наблюдений всегда сохранялись (за исключением различий в температурах воздуха при распускании дуба и осины, которые в разные годы имели разный знак), можно уверенно говорить о достоверности различий между породами по этому признаку. Так, если

*Таблица 2*

**Средняя тмпература (°С) воздуха (числитель) и почвы (знаменатель) на глубине 20 см за 10-дневный период перед распусканием**

| Порода | 1978 | 1981 | 1983 | 1984 | 1985 | 1987 | Среднее |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Береза | — / — | — / — | 10,2 / 6,7 | 11,6 / 7,4 | 9,3 / 7,2 | 12,1 / 6,4 | 10,8±1,0 / 6,9±0,3 |
| Осина | 7,6 / 6,8 | — / — | 13,1 / 8,1 | 13,6 / 7,9 | 11,3 / 8,2 | 15,5 / 8,1 | 12,2±1,8 / 7,8±0,3 |
| Дуб | — / — | — / — | 11,7 / 10,1 | 15,4 / 9,4 | 14,6 / 10,5 | 13,5 / 10,2 | 13,8±0,9 / 10,0±0,3 |
| Клен | — / — | 10,7 / 7,0 | 11,7 / 7,4 | 11,6 / 7,6 | 19,8 / 7,8 | 14,7 / 7,3 | 11,7±1,1 / 7,3±0,1 |

сравнивать режим перед распусканием у разных пород с температурами воздуха $T_в$ и почвы $T_п$ у березы, то превышение температур перед распуканием по сравнению с распусканием березы у разных пород оказалось следующим:

| | Осина | Дуб | Клен |
|---|---|---|---|
| $T_в$ . . . . . | 1,4±0,4 | 2,75±0,4 | 1,15±0,6 |
| $T_п$ . . . . . | 1,15±0,3 | 2,0±0,2 | 0,5±0,2 |

Полученные данные с достоверностью свидетельствуют о разной температурной чувствительности разных пород, однако значительные колебания температурного режима, особенно температуры воздуха, в период перед распусканием не позволяют выбрать этот критерий в качестве причины разных сроков распускания в разные годы.

Для проверки правильности представлений о том, что для наступления определенной фазы развития растений необходимо накопление суммы температур выше определенного минимума, за который в агрономической литературе принимается 5 или 10 °С, мы провели соответствующий расчет, результаты которого представлены в табл. 3.

Как видно из этой таблицы, сумма градусо-часов, необходимая для распускания или для завершения роста листа, сильно меняется по годам, особенно если принять температуру 5 °С за стартовую. Последнее, очевидно, связано с тем, что процессы подготовки почек к распусканию фактически осуществляются при температуре значительно выше 5 °С, а может быть, и выше 10 °С. Поэтому, включая в расчет дни с температурой ниже истинной стартовой, мы получаем более высокую сумму температур, чем ту, при которой действительно осуществляются эти процессы,

*Таблица 3*

**Сумма актуальных температуро-часов выше 5 или 10 °С до распускания и за период роста листа**

| Порода | Стартовая температура | До распускания | | За период роста листа | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Пределы колебаний | Средние | Пределы колебаний | Средние |
| Береза | 5 | 2102—3679 | 2735±425 | 5640—7064 | 6564±542 |
| | 10 | 686—1133 | 897±147 | 2942—4345 | 3626±406 |
| Осина | 5 | 2138—4001 | 2951±233 | 5450—6703 | 6012±641 |
| | 10 | 125—1337 | 959±224 | 2686—4558 | 3154±324 |
| Дуб | 5 | 4152—5134 | 4543±214 | 5450—6703 | 6012±641 |
| | 10 | 1270—2045 | 1735±168 | 2261—4726 | 3499±696 |
| Клен | 5 | 1817—3679 | 2810±242 | 5225—8729 | 6650±1205 |
| | 10 | 686—1133 | 845±72 | 2460—4325 | 3290±398 |

причем в зависимости от продолжительности периода с температурой ниже стартовой это превышение будет различным.

Мы предположили, что у разных пород стартовая температура может быть различной. Для того чтобы найти истинную стартовую температуру для процессов, предшествующих распусканию почек, мы поступили следующим образом: в разные годы подсчитали число дней с температурой выше определенного минимума до момента распускания, причем за минимальную считали последовательно температуру 5, 6, 7 °С и т. д. Полученные нами результаты представлены на рис. 1. Выяснилось, что если считать минимальной температуру 5 °С, то число дней до распускания в разные годы у одной и той же породы будет различным. Но по мере повышения устанавливаемого минимального предела число дней до распускания будет уменьшаться и в разные годы станет сближаться таким образом, что в конце концов кривые сойдутся в одной точке. По нашему мнению, это означает, что именно данная температура и является стартовой. Для завершения процесса или окончания фенофазы требуется определенное число дней с температурой выше стартовой.

Характеристика температурного режима и времени, необходимого для распускания разных пород, приведена в табл. 4. Из таблицы видно, что для исследуемых пород различны не только стартовые температуры воздуха и почвы, после которых начинается подготовка к распусканию, но и число дней, необходимых для завершения процесса. Сумма актуальных температуро-часов (превышающих стартовую температуру) при таком расчете сильно сокращается по сравнению с расчетом, когда за стартовую принималась температура 10 °С (см. табл. 3). Значительно уменьшились также и ошибки средних арифметических, характеризующие разброс этого показателя по годам.

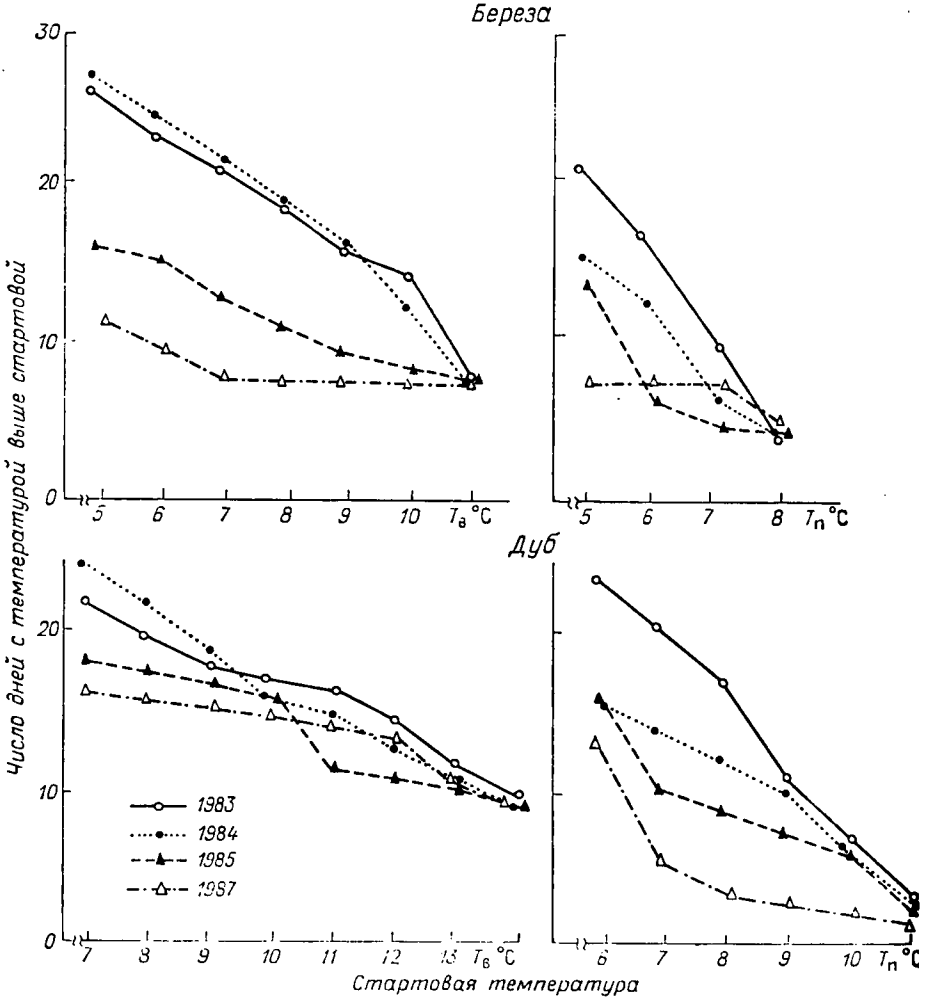



Рис. 1. Число дней до начала распускания в зависимости от температуры воздуха $T_в$ и почвы $T_п$, выбранной в качестве стартовой.

Становится понятным, почему в разные годы очередность распускания почек у разных пород может нарушаться: при медленном повышении температуры раньше других может распуститься клен, у которого период развития почек до распускания дольше, чем у других пород, но стартовая температура ниже; при быстром повышении температуры раньше распустятся береза или осина.

Обратимся к результатам наблюдений за ростом листьев. Они приведены в табл. 5. Данные этой таблицы послужили основой для расчета температурных коэффициентов роста площади листа

*Таблица 4*

**Стартовая температура, необходимое для распускания число дней с температурой выше стартовой и сумма актуальных температуро-часов до распускания**

| Порода | Температура воздуха | | | Температура почвы | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Стартовая температура | Число дней | Сумма актуальных температуро-часов | Стартовая температура | Число дней | Сумма актуальных температуро-часов |
| Береза | 11 | 7 | 497±53 | 8 | 4 | 86±35 |
| Осина | 13 | 5 | 114±94 | 8 | 6 | 158±55 |
| Дуб | 14 | 9 | 485±122 | 11 | 2 | 36±14 |
| Клен | 10 | 8 | 927±122 | 8 | 3 | 117±57 |

($Q_{10}$). Вычисленная по этим данным зависимость относительного прироста площади листа за сутки от температуры воздуха и почвы представлена на рис. 2. При представлении относительного

*Таблица 5*

**Площадь листьев и средняя температура воздуха и почвы за период между наблюдениями**

| Дата | Температура | | Площадь листа | | | Дата | Температура | | Площадь листа клена |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | воздуха | почвы | Береза | Осина | Дуб | | воздуха | почвы | |
| 18.05.78 | | | | 1,4 | — | 12.05.81 | | | 2,7 |
| 22.05 | 15,1 | 10,9 | — | 3,9 | — | 15.04 | 10.0 | 11,3 | 6,7 |
| 25.05 | 10,2 | 10,3 | — | 5,6 | — | 19.05 | 10,0 | 10,5 | 15,6 |
| 29.05 | 15,6 | 11,2 | — | 7,7 | — | 22.95 | 12,7 | 10,9 | 29,7 |
| | | | | | | 25.05 | 16,8 | 12,4 | 54,1 |
| 22.04.83 | | | 2,6 | 1,3 | — | 26.04.83 | | | 0,85 |
| 5.05 | 9,6 | 9,9 | 6,5 | 1,4 | — | 29.04 | 15,7 | 10,8 | 2,15 |
| 10.05 | 10,6 | 9,4 | 6,5 | 5,2 | 2,9 | 2.05 | 8,8 | 10,0 | 4,15 |
| 19.05 | 16,5 | 11,8 | 9,0 | 17,4 | 16,0 | 5.05 | 8,9 | 9,4 | 8,05 |
| 8.05.84 | | | 3,2 | 1,8 | — | 8.05.84 | | | 3,4 |
| 11.05 | 16,0 | 11,5 | 5,5 | 4,7 | 1,1 | 11.05 | 16,0 | 11,5 | 7,9 |
| 15.05 | 8,1 | 9,4 | 7,3 | 6,5 | 2,1 | 15.05 | 8,1 | 9,4 | 20,0 |
| 18.05 | 17,7 | 11,9 | 10,7 | 10,8 | 8,5 | 18.05 | 17,7 | 11,9 | 51,0 |
| 22.05 | 8,2 | 13,9 | 11,9 | 11,6 | 28,6 | 22.05 | 8,2 | 13,9 | 90,5 |
| 25.05 | 18,7 | 14,7 | — | — | 41,2 | | | | |
| 19.05.85 | | | 6,5 | 9,8 | 7,7 | 19.05.85 | | | |
| 23.05 | 7,3 | 9,5 | 7,8 | 12,1 | 9,2 | 23.05 | 7,3 | 9,5 | 22,1 |
| 26.05 | 13,0 | 10,0 | 9,2 | 15,7 | 12,8 | 26.05 | 13,0 | 10,0 | 30,3 |
| 29.05 | 15,5 | 11,7 | 10,4 | 17,3 | 18,0 | | 15,5 | 11,7 | 52,4 |

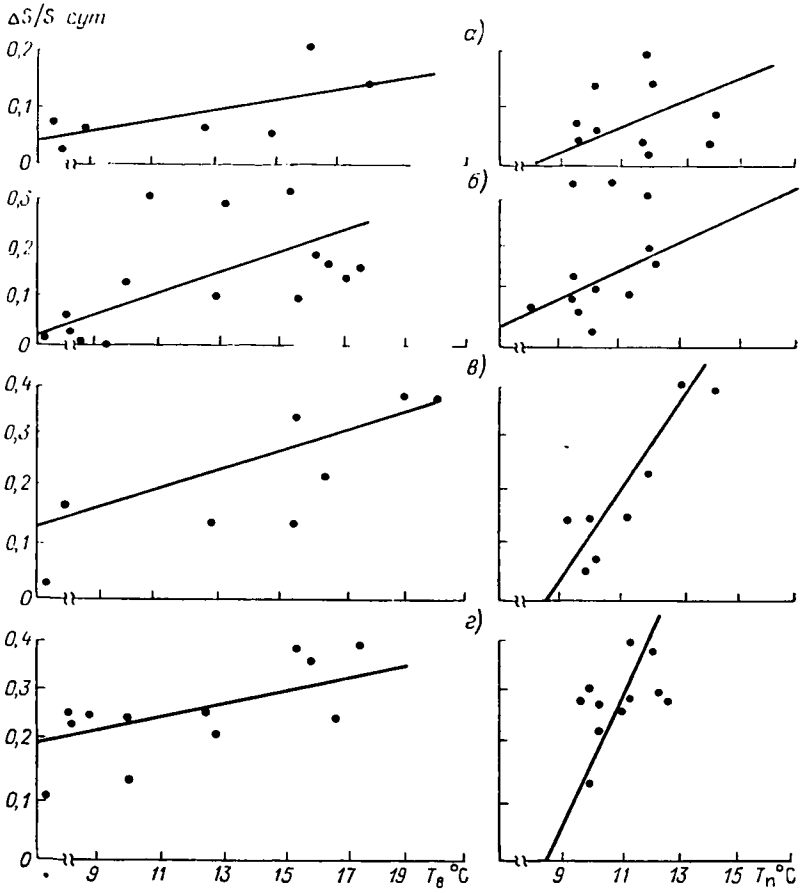



Рис. 2. Зависимость прироста площади листа от температуры воздуха ($T_в$) и почвы ($T_п$).

*а* — береза, *б* — осина, *в* — дуб, *г* — клен.

прироста в логарифмическом масштабе эта зависимость у всех пород была прямолинейной, хотя данные имели большой разброс и коэффициенты корреляции соответствующих зависимостей были невелики. По существу, они лежали на границе достоверности связи (табл. 6). В этой же таблице приводятся значения $Q_{10}$, рассчитанные в двух вариантах: для интервала температур 7—17 °С (диапазон реально наблюдаемых температур) и для интервала температур 10—20 °С. Во втором случае эти коэффициенты были ниже, чем в первом. В среднем для всех пород температурные коэффициенты роста площади листа были близки к 2. Наиболее низкая температурная чувствительность характерна для клена, наиболее высокая — для осины.

*Таблица 6*

**Зависимость относительного прироста площади листа за сутки $\Delta S/S_{сут}$ и температурного коэффициента $Q_{10}$ от температуры воздуха ($T_в$) и почвы ($T_п$)**

| Порода | Среднее $\Delta S/S_{сут}$ | Коэффициент корреляции | | $Q_{10}$ | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | $T_в$ | $T_п$ | 7–17 °С | 10–20 °С |
| Береза | 0,073 | 0,76±0,15 | 0,57±0,21 | 2,6 | 2,15 |
| Осина | 0,082 | 0,41±0,26 | 0,10±0,28 | 3,56 | 2,48 |
| Дуб | 0,135 | 0,48±0,27 | 0,53±0,25 | 2,31 | 2,00 |
| Клен | 0,252 | 0,51±0,21 | 0,37±0,25 | 1,47 | 1,42 |

## Обсуждение результатов

Проведенные наблюдения за распусканием четырех лиственных пород в разные годы позволили установить количественные зависимости между температурами воздуха и почвы и сроками распускания. При этом распускание в разные годы осуществлялось в более узких границах температур почвы, чем температур воздуха.

Применив особый метод обработки данных наблюдений, мы установили, что для каждой породы существует присущая ей «стартовая» температура, которая «запускает» механизмы подготовительных процессов для распускания, причем должно пройти определенное число дней с температурами выше стартовых, для того чтобы почки распустились.

Как можно объяснить полученные результаты? Известно, что в начале весны почки древесных пород уже готовы к распусканию и находятся в состоянии вынужденного покоя. Как показали наши предшествующие исследования [6], выход из состояния глубокого покоя, который у разных пород заканчивается к январю—февралю, характеризуется увеличением гидрофильности почек (т. е. перестройкой ультраструктуры макромолекул цитоплазмы). Затем при благоприятных температурных условиях и начале активной деятельности корневой системы увеличивается содержание воды в почках. Вместе с пасокой в почки поступают синтезируемые в корнях фитогормоны — цитокинины, способствующие пробуждению почек [5].

Перед распусканием в почках начинается интенсивный синтез органических соединений фосфора, в частности нуклеопротеидов, служащих матрицами для синтеза белков. Скорость их синтеза зависит от температуры и особенно заметно увеличивается при температурах воздуха выше 10 °С [7].

Зависимость развития почек от водоснабжения и от поступления в них гормонов объясняет, почему распускание почек зависит от температуры почвы, причем в ряде случаев эта зависимость более тесная, чем зависимость от температуры воздуха.

Таким образом, существование стартовых температур, определяющих сроки распускания, имеет физиологическое обоснование. Различие стартовых температур у разных пород можно, очевидно, объяснить разной степенью подготовленности побегов в почках к моменту окончания глубокого покоя.

В настоящее время остается неясным, насколько строго сохраняются найденные нами стартовые температуры в разные годы исследований при всех возможных вариантах температурных условий в данном месте, поскольку в наших исследованиях изучались слишком короткие ряды наблюдений. С этой точки зрения значение данной работы состоит в том, что в ней предложен новый метод анализа данных, тогда как сами полученные результаты требуют дополнения.

Особый интерес представляет также сравнение стартовых температур для распускания одних и тех же пород, но растущих в разных точках их ареала. Можно ожидать, что в разных точках эти температуры могут быть различными по нескольким причинам.

1. В связи с различиями в соотношениях температурного режима воздуха и почвы, а также продолжительности дня в разных пунктах (последняя определяет сроки выхода из состояния глубокого покоя).

2. Вследствие различной адаптации древесных пород к особенностям температурного режима места обитания.

3. Из-за генетических различий разных экотипов в разных точках ареала.

Так, сравнивая наши данные с данными И. Н. Елагина [2], проводившего наблюдения в разных пунктах Сибири, мы обнаружили, что распускание одних и тех же видов происходит при одних и тех же температурах почвы и близких к температурам, наблюдавшихся нами, но при разных температурах воздуха.

Сравнение хода распускания в Подмосковье и в ботаническом саду г. Минска [1, 4] показало, что в Минске очередность распускания древесных пород была иной, чем в Подмосковье, а стартовые температуры были близкими, но не идентичными. Но, безусловно, проверка высказанных предположений необходима на более широком и разнообразном материале. Такие возможности имеются. Так, в книге Б. Н. Иваненко [3] обобщены результаты наблюдений нескольких опытных станций от Архангельской области до Кавказа за 10-летний период и есть указания на то, что в архивах имеются данные за более длительный период (30—40 лет). Результаты этих наблюдений почти не проанализированы и ждут своего исследователя.

Исследование зависимости скорости роста площади листа от температуры показало, что температурный коэффициент этого процесса близок к 2, но зависимость между температурой и скоростью роста не очень тесная. Это может объясняться несколькими причинами: во-первых, ростовые процессы в листьях имеют свой собственный автономный ритм, который может не совпадать

с колебаниями температуры [8]. Во-вторых, скорость роста может реагировать не только и не столько на среднесуточную температуру, с которой мы проводили сравнение, но и на особенности распределения температур в течение суток. Наконец, такой сложный процесс, как рост растений в условиях изменчивой природной среды, не может быть сведен к зависимости от одного единственного фактора. Тем не менее даже на таком материале все же удается продемонстрировать различие в температурной чувствительности разных пород.

## Заключение

Проведенные наблюдения позволили установить, что распускание разных пород в разные годы происходит после наступления температур, превышающих определенный предел и специфичных для каждой породы. Эту температуру мы назвали стартовой. Для клена стартовая температура воздуха равнялась 10 °С, для березы — 11 °С, осины — 13 °С и дуба — 14 °С. Стартовая температура почвы для березы, клена и осины составляла 8 °С, а для дуба — 11 °С. Зависимость распускания от температуры почвы оказалась более прямой, чем зависимость от температуры воздуха.

На основании полученных результатов можно объяснить различия не только в сроках распускания в разные годы, но и последовательность распускания разных видов.

Установлена зависимость скорости роста площади листа от температуры воздуха и почвы. Ее температурный коэффициент был близок к 2.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дерюгина Т. Ф. Сезонный рост лиственных древесных пород. — Минск: Наука и техника. 1984. — 118 с.

2. Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. — Новосибирск: Наука, 1976. — 227 с.

3. Иваненко Б. Н. Фенология древесных и кустарниковых пород. — М.: Изд-во сель. хоз. лит-ры, 1972. — 183 с.

4. Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние света на древесные растения. — Минск: Наука и техника, 1969. — 175 с.

5. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.

6. Цельникер Ю. Л. О связи годичного цикла роста побегов у деревьев с содержанием нуклеиновых кислот и водным режимом точек роста. — Физиология растений, 1963, т. 10, вып. 3, с. 339—350.

7. Цельникер Ю. Л. Содержание нуклеиновых кислот в точках роста побегов у деревьев в связи с процессами роста. — В кн.: Проблемы экологии и физиологии древесных растений / Ред. А. А. Яценко-Хмелевский. Л., 1963, с. 81—96.

8. Цельникер Ю. Л., Хлебопрос Р. Г., Грабарник П. Я. Ритмы роста клеток палисадной паренхимы листа *Acer platanoides* — Ботан. журн. 1992, т. 77, № 10, с. 53—63.

9. Шиголев А. А., Шиманюк А. П. Сезонное развитие природы Европейской части СССР. — М.: Изд-во геогр. лит-ры, 1949. — 239 с.

10. Шиголев А. А. Применение сумм эффективных температур для анализа хода весны. — В кн.: Декадный бюллетень погоды. Центр. бюро погоды СССР, № 4—6, 1934.
11. Mutsaers R. J. W. Leaf growth in cotton (*Gossipium hirsutum* L.) 1. Growth in area of main stem and sympodial leaves. — Ann. Bot. 1983, vol. 51, N 4, p. 503—520.

## AN INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE FRONDESCENCE DATA AND LEAF GROWTH RATE OF DECIDUOUS TREES

***Yu. L. Tzelniker***

*Forest Research Institute, Russian AS*

An influence of air and soil temperature on frondescence data and leaf growth rate was investigated for four tree species (*Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L.) in Moscow region (Russia). The frondescence data were supposed to a number of days before frondescence when temperature exceeded a certain threshold. The method made it possible to find temperature giving rise to frondescence.

The temperature is species specific and depends on particular media (air, soil). The estimates are given in the article. The results help improve our understanding of annual sequence of frondescence of tree species. Dependence of leaf growth rate on air and soil temperature was also explored. However, the correlations occurred rather low and more research in this field is needed.

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ В СВЕТЕ ЗАДАЧ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ

***В. А. Шкицкий***

*Калининградский технический институт рыбной промышленности и хозяйства Комитета по рыболовству Российской Федерации*

***Л. В. Шишинашвили***

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

При изменениях, происходящих в экотопе, биоценоз приспособительно изменяет интенсивность метаболизма и свою структуру, но адаптационные возможности биоценоза не беспредельны. Все

чаще уровень загрязнения экотопа токсичными веществами начинает превышать адаптационные возможности биоценоза, и тогда происходит экологический и метаболический регресс биоценоза. Это явление наблюдалось, например, на р. Деме при превышении в 100 раз ПДК нитритного азона, на р. Верде при превышении в 100 раз ПДК аммонийного азота, на Шатском водохранилище при превышении в 100 раз ПДК нитритного азота. В состоянии очень тяжелого экологического и метаболического регресса находятся реки Машавела и Чусовая. В воде Машавелы в 100 раз ПДК превышали одновременно концентрации соединений цинка и меди, а в воде Чусовой — концентрации соединений меди, марганца, шестивалентного хрома [6].

Подобные примеры, число которых может быть намного увеличено, подчеркивают значение проблемы нормирования антропогенных воздействий как одной из наиболее актуальных проблем экологии. Эта проблема не может быть решена без учета экономических факторов. Очевидно, что экономические последствия введения стандартов прямым образом зависят от их обоснованности [3]. Важная роль в этом обосновании должна принадлежать исследованию резистентности экосистемы в разные сезоны года.

За последние годы в области разработки теории экологического нормирования достигнуты определенные успехи. В немалой степени этому способствовало установление элементарных единиц временной структуры популяций — лохосов [1] и элементарных единиц временной структуры биоценозов — фаланг [2]. При определении допустимой антропогенной нагрузки и экологическом нормировании принципиальное значение имеет различная резистентность фаланг. Для каждой фаланги имеются присущие только ей критические, допустимые и оптимальные значения функции антропогенного воздействия. Одинаковая антропогенная нагрузка в одном и том же биоценозе будет критической для одних фаланг и допустимой для других. Например, в пресноводных экосистемах резистентность отдельных фаланг различается более чем на порядок. Поэтому различная резистентность фаланг не может не учитываться при экологическом нормировании. Очевидно, что рациональная система экологического нормирования должна быть дифференцированной по сезонам года.

Сезонная динамика состояния экосистем исследовалась нами на реке Преголи и ее притоках в Калининградской области; и на четырех озерах в Грузии: Малая Рица, расположенном в бассейне р. Юпшара на высоте 1235 м над ур. м., Адуэдаадзиши, расположенном на северном склоне Кодорского хребта на высоте 2411 м, Квираш, расположенном в бассейне р. Чхалта на высоте 2175 м, Дерикварааадзиши, расположенном в истоках реки Кабирвашквара, на высоте 2531 м.

Исследования проводились по стандартным методикам, утвержденным Госкомгидрометом [4]. Оценка состояния экосистем осуществлялась по следующим градациям, рекомендованным

*Таблица 1*

**Сезонная динамика экосистем р. Преголи и ее притоков**

| Географическое положение | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| р. Преголя, ниже г. Черняховска | В | С | С | С | С | С | С | С | С | В | В | В |
| р. Преголя, ниже впадения р. Лава | С | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | С | С | Д |
| р. Преголя, ниже г. Гвардейска | В | С | С | С | С | С | С | С | С | В | В | В |
| р. Преголя, выше г. Калининграда | В | В | С | С | С | С | В | В | В | В | В | В |
| р. Преголя, г. Калининград | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д |
| р. Инструч, устье | А | А | В | В | В | В | А | А | А | А | А | А |
| р. Писса, устье | Б | В | С | С | С | В | В | В | В | В | В | В |
| р. Анграпа, устье | В | В | С | С | С | В | В | В | В | В | А | В |
| р. Лава, устье | С | С | Д | Д | Д | Д | Д | Д | Д | С | С | С |

*Таблица 2*

**Сезонная динамика озерных экосистем**

| Озеро | Год наблюдений | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Малая Рица | 1991 | А | А | В | В | В | В | А | А | А | А | А | А |
| | 1992 | А | А | В | В | В | А | А | А | А | А | А | А |
| Адуэдаадзиши | 1991 | А | А | А | А | В | В | А | А | А | А | А | А |
| | 1992 | А | А | А | В | В | А | А | А | А | А | А | А |
| Квараш | 1991 | А | А | В | В | В | А | А | А | А | А | А | А |
| | 1992 | А | А | А | В | В | А | А | А | А | А | А | А |
| Дерикварааадзиши | 1991 | А | А | А | А | В | А | А | А | А | А | А | А |
| | 1992 | А | А | А | А | А | А | А | А | А | А | А | А |

Международным симпозиумом по экологическим модификациям и критериям экологического нормирования [9].

1. Состояние экологического благополучия (А).
2. Состояние антропогенного экологического напряжения (В).
3. Элементы экологического регресса (С).
4. Состояние экологического регресса (Д).
5. Состояния экологического и метаболического регресса (Е).

Река Преголя образуется слиянием у г. Черняховска рек Инструч и Писса. Последняя принимает в своем нижнем течении приток Анграпу. В Преголю в среднем ее течении впадает самый мощный приток — р. Лава. На реках Инструч, Писса, Анграпа и Лава наблюдения проводились в их устьях. Экологическое состояние Преголи обследовалось на всем ее протяжении от г. Черняховска до г. Калининграда (табл. 1).

Сезонная динамика антропогенных воздействий на экосистемы Преголи и ее притоков определяется исключительно сезонностью сельскохозяйственных работ в их бассейнах. В результате этих работ ранней весной и осенью резко возрастает диффузный поток с полей удобрений, пестицидов и гербицидов [8]. В связи с особенностями сезонной динамики речного стока в эти же сезоны (ранней весной и поздней осенью) также увеличивается и поступление в реки гумусовых веществ [7]. Как видно из данных, представленных в табл. 1, экосистемы обследованных нами рек находились ранней весной и осенью в лучшем состоянии, чем в разгар весны и ранним летом, что объясняется меньшей резистентностью поздних весенних и ранних летних фаланг.

Эта закономерность прослеживается более отчетливо в экосистемах обследованных нами озер, поскольку эти озера испытывают равномерную в течение года антропогенную нагрузку. Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что наиболее резистентными являются поздние осенние фаланги, а наименее резистентными — поздние весенние и ранние летние фаланги. Это указывает на необходимость изучения проблемы экологических норм, дифференцированных по сезонам года. По данным М. М. Телитченко и Т. Ф. Курочкиной (1991), различия в резистентности отдельных фаланг могут достигать двух порядков и более. Очень большие различия в резистентности фаланг позволяют предполагать, что переход к дифференцированным нормам может иметь большой экономический эффект.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Закономерности изменения водных биоценозов под воздействием антропогенных факторов. — В кн.: Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Труды I Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 273—283.

2. Абакумов В. А. Хронобиологические аспекты мониторинга и значение идей физической теории пространства-времени для хронобиологии. — В кн.: Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Труды советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 6—27

3. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния окружающей среды. 2-е изд. — Л.: Гидрометеоиздат, 1984.
4. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. — СПб.: Гидрометеоиздат, 1992.
5. Телитченко М. М., Курочкина Т. Ф. Экологические модификации биоценозов перифитона.— В кн.: Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, с. 184—191.
6. Шишинашвили Л. В., Флеров Б. А. Токсикологические аспекты экологических модификаций. — В кн.: Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, с. 253—258.
7. Шкицкий В. А. Временная структура зоопланктонных сообществ водохранилищ реки Даугавы в свете задач экологического нормирования. — В кн.: Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, с. 361—364.
8. Шкицкий В. А. Об изучении временной структуры зоопланктонного сообщества озера Виштынецкого в целях экологического нормирования. — В кн.: Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, с. 365—369.
9. Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды международного симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, 384 с.

## SEASONAL DYNAMICS OF FRESH WATER ECOSYSTEMS AND ENVIRONMENTAL STANDART SETTING ISSUES

***V. A. Shkitsky***

*Kaliningrad Technical Fishery Institute, Committee for Fishery of Russia*

***L. V. Shishinashvily***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

Sensitivity of various phalanx (elementary units of temporal ecosystem structure) to anthropogenic factors were assessed and most sensitive ones were found. It was shown that the above parameter varied significantly within a wide range. Therefore, any proposed ecological standard or critical load of anthropogenic impact on freshwater ecosystem should be seasonally specified. It should be based on the analysis of phalanx sensitivity rather than on species sensitivity.

# ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАТЫ ЗА ШУМОВОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ТРАНСПОРТНЫХ СРЕДСТВ НА НАСЕЛЕНИЕ В ГОРОДАХ

*Л. В. Дунаевский*

*Ассоциация исследователей инвестиций*

*А. О. Крузе*

*Московский автодорожный институт*

## Вводные замечания

Одним из наиболее неблагоприятных и неприятных видов загрязнения окружающей среды (ЗОС) для жителей населенных мест, особенно крупных городов, является шумовое загрязнение акустической среды. По данным многочисленных опросов, в крупных и крупнейших городах от этого вида загрязнения среды страдает, в той или иной степени, от 40 до 70 % населения. Таких людей значительно больше, чем тех, кто считает, что страдает от загрязнения атмосферы. *

Этот вид загрязнения ОС имеет ряд особенностей, среди которых отметим следующие.

Достоверно установлено, что городской шум повышает заболеваемость по ряду очень важных нозологических групп. В то же время шум, в отличие от радиационно-лучевых загрязнений, а также от большинства видов химических загрязнений атмосферного воздуха, водоемов, питьевой воды, — это агрессивный, раздражающий и мешающий фактор.

В отличие от других ЗОС, существует только один вид «объектов», страдающих в урбанизированных зонах от действия шума. Это люди.

Раздражающее действие шума существенно зависит не только от энергетических и т. п. грубых физических характеристик шума, но и от других, более тонких, «информационных» его характеристик, а также от состояния человека, его «отношений» с источником и т. д. Например, шум собственной автомашины, работающей без глушителя, и аналогичного «чужого» автомобиля воспринимаются по-разному; шум уровня 75—80 дБА при нахождении

* Весомость этого факта вовсе не устраняется тем соображением, что присутствие многих видов загрязняющих веществ, особенно в низких концентрациях, в городской атмосфере сенсорно неощутимо для человека.

человека в метро внутри вагона, везущего этого человека к какой-то цели, им практически не воспринимается (утомленные люди легко засыпают в метро и т. д.), в то время как внешний шум того же уровня при его проникновении в жилую комнату воспринимается как абсолютно нестерпимый, невыносимый.

Люди наиболее уязвимы для шумов, действующих в жилых помещениях, особенно ночью.

Далее, реакция человека на шум и субъективное ощущение степени неблагоприятного действия (нагрузки) шума на человека при любых мерах, предлагаемых для количественной формализации соответствующих понятий, оказываются существенно нелинейно связанными как с энергетическими характеристиками потока звуковой энергии, так и с традиционными характеристиками шума, используемыми в технической акустике (типа $L$ дБА, $L$ дБВ, $L$ дБД, $L$ дБА$_{экв}$ и т. п.), получаемыми путем «логарифмического сжатия» энергетических величин (эти последние формируются путем интегрирования энергетического спектра шума с определенными весовыми функциями — «шкалами коррекции»).

Наиболее существенным, а очень часто практически единственным классом источников шумового загрязнения акустической среды населенных мест и жилых помещений являются транспортные источники шума, среди которых, безусловно, лидирующее положение занимает автотранспорт, хотя тяжелые локальные шумовые проблемы могут быть связаны и с другими источниками.

К числу особенностей шумового загрязнения среды населенных мест можно отнести также то прискорбное обстоятельство, что этот в высшей степени неблагоприятный фактор на республиканском уровне (в системе Минприроды РФ и т. д.) практически полностью бесконтролен и не регулируется. То же самое фактически имеет место и на местном уровне. В Москве, Санкт-Петербурге и многих других городах ведется строительство совершенно не защищенных от шума жилых зданий в 15—30 м от крайних полос загруженных автомагистралей в зонах с уровнями шума в дневное время 70—80 дБА. Автотранспорт, выпускаемый заводами России, — самый шумный в мире среди автротранспортных средств (АТС) соответствующих категорий.

В комплексе мер, которые, как можно надеяться, способны стимулировать снижение степени шумового загрязнения акустической среды населенных мест, определенное место должно занять взимание платежей с транспортных средств (ТС) за шумность. Конечно, эти платежи должны быть вписаны в целостную систему, включающую в себя меры по стимулированию выпуска малошумной техники (такие, как специальные налоги на продажу шумной и несертифицированной по шумности техники и др.), штрафы за несоблюдение правил эксплуатации техники, ведущие к повышению ее шумности (езда без глушителей, неисправные вентиляторы на троллейбусах и т. п.), экономическое стимулирование строительства шумозащитного жилья и др. Разумеется, средства, собранные в качестве платежей за шум, должны быть

рационально распределены (по видам фондов, счетов) и использованы.

## Общие принципы формирования платежей за шум ТС

При выборе принципов формирования платежей за шум ТС, так же как и за шум иных источников, как и за другие загрязнения окружающей среды, возникает проблема — на что следует ориентироваться: на «вредную нагрузку» («вред, ущерб» и т. п.), которую создает данный источник, либо на затраты, необходимые для того, чтобы снизить вредные выбросы вещества или энергии источником до «нормативных» значений, либо на «степень податливости» источника по отношению к единице средозащитных затрат («отдача на единицу затрат»), либо на какие-то иные показатели.

Для детального обсуждения этой проблемы необходимо введение точных определений для всех упомянутых, а равно и для многих других понятий («нагрузка», «ущерб», «норматив» и др.), и соответствующих количественных мер, что представляет собой нетривиальную и, как хорошо известно специалистам по охране окружающей среды, обычно однозначно не решаемую задачу. В наибольшей степени эта задача в силу печальной необходимости была за последние 40 лет (а если вести отсчет от момента введения первых количественных показателей для степени ионизации газов, за последние 80 лет) разработана и решена физиками, медиками и биологами применительно к радиационным загрязнениям. В значительно меньшей степени эта задача разработана и решена для шумов и других видов физического и химического загрязнения среды. Опуская здесь обсуждение соответствующего круга проблем (см. [3—7, 11, 13]), отметим, что традиционные показатели, используемые в технической акустике — $L$ дБА, $L$ дБА$_{экв}$ — столь же слабо связаны с показателями, более тонко учитывающими «шумовые ситуации» в их динамике и эффекты действия шума на человека, как 1 рентген — с современной системой показателей радиационной нагрузки. Построение и международное признание таких более тонких показателей еще предстоит.

Существенно, однако, что многие величины из указанной категории после того, как им дается не только естественное, но и семантически безупречное определение, оказываются все-таки на практике неизмеримыми. (Наиболее яркий пример — «экономический ущерб от загрязнения ОС»). По этой, а также по ряду других причин некоторые авторы вполне резонно полагают, что при формировании системы платежей за ЗОС существенно не только и не столько то, какой показатель (или два-три показателя) выбирается в качестве опорного, сколько то, из каких фондов и в каких абсолютных размерах взимаются платежи, и особенно, как фактически используются собранные средства — поступают ли они (и в каких долях) в общие мешки республиканского, местного, министерского бюджетов, либо в специализированные эко-

логические фонды [2], как аккумулированные в этих фондах средства распределяются между затратами на содержание аппаратных служащих, на перспективные и прикладные научные разработки, на финансирование реализации конкретных мероприятий, направленных на улучшение качества окружающей среды и т. д.

Тем не менее сразу кратко охарактеризуем позицию, с которой строилась предлагаемая методика.

В данной методике сочтено целесообразным учесть:

— индивидуальные характеристики шумности ТС, а также степень превышения нормативных значений шумности ТС (в качестве последних выбирались, как правило, перспективные значения норм ЕЭК; при отсутствии последних соответствующие показатели введены экспертно);

— реальный вклад в шумовую нагрузку на население, который вносит данное ТС в конкретных условиях его эксплуатации: движение в дневное и ночное время, движение по магистралям с разной плотностью жилой застройки (жилые зоны, промзоны, межгород), степень участия ТС в мощных транспортных потоках и соответственно различная степень нивелирования индивидуального шума ТС шумом потока.

Разумеется, учет этих факторов не должен приводить к методике, излишне громоздкой с точки зрения пользователей. Более детальное обсуждение факторов, влияющих на вклад ТС в шумовую нагрузку на население, и формирование порядка учета этих факторов в методике изложены ниже.

## Проблема выбора существенных параметров и факторов, от которых должен зависеть платеж за шум

К числу параметров и факторов, которые желательно если не учесть, то по меньшей мере рассмотреть при решении вопроса о исчислении платежа, взимаемого с владельца или пользователя ТС за шумность ТС, нужно отнести следующие параметры и факторы.

1. *Физические характеристики шума, создаваемого ТС на отдельных элементах ездового цикла при фиксированном дорожном покрытии во время разгона, равномерного движения с различными скоростями, при холостой работе мотора на остановке.* При наиболее грубом подходе, который, однако, для определения платежей можно считать, на наш взгляд, допустимым, эта группа характеристик может быть сведена к одному показателю: уровню шума $L^{7,5}$ (дБА), создаваемому ТС на расстоянии 7,5 м при разгоне. (Отметим, что именно этот параметр нормируется ГОСТами [1], относящимися к АТС, выпускаемыми заводами, перед их первичной продажей при сходе с конвейеров.) При этом, конечно, игнорируется точный спектральный состав шума, а также шумность на других элементах ездовых циклов.

2. *Тип, качество и особенности дорожного покрытия, дорожной колеи (рельсов) и других факторов взаимодействия ходовой части ТС с дорогой.* В ряде случаев эти факторы имеют первостепенное значение для определенных групп населения, страдающих от шума (шум трамваев на стыках рельс, особенно в ночное время; шум АТС, проезжающих плохо выполненный переезд через рельсы трамвая; шум, возникающий при движении ТС по брусчатке, и т. д.). При этом влияние обсуждаемой группы факторов на шумность разных ТС существенно различна. Тем не менее эту группу факторов при формировании системы платежей пока, как представляется, целесообразно игнорировать.

3. *Годовой дневной* ($S^{д}$) *и годовой ночной* ($S^{н}$) *пробеги ТС (в дневное время и ночное время, 7.00—23.00 и 23.00—7.00 по местному времени соответственно).* Эти показатели игнорировать нельзя: шум от ТС, эксплуатируемого только в дневное время, особенно в случае, если его показатель $L^{7,5}$ относительно невысок, зачастую перекрывается шумом транспортных потоков (ТП), в составе которых это ТС движется. Так, например, пусть легковой автомобиль при его индивидуальном (вне ТП) движении создает на расстоянии 30 м от полосы своего движения шум с уровнем звука 60 дБА. Тогда, если эта машина движется в составе ТП, создающего в той же точке территории шум с уровнем звука 68 дБА, суммарное значение этого шума (ТП плюс ТС) будет равно

$$L^{\Sigma} = 10 \lg (10^{0,1 \cdot 60} + 10^{0,1 \cdot 68}) = 68,6 \text{ дБА}.$$

(Полученный результат здесь приводится лишь для иллюстрации «эффекта поглощения» шума отдельного малошумного ТС шумом ТП и не является вполне строгим — игнорируется нестационарность шума как проезжающего автомобиля, так и ТП в целом при измерении уровня звука в фиксированной точке.)

4. *Распределение величин* $S^{д}$ *и* $S^{н}$ *по магистралям, имеющим разный уровень шумности.* Существенность этого фактора следует из приведенного только что выше примера. При формировании методики принято, что шумность внутригородских магистралей определяется двумя факторами: типом магистрали (рассматривается три типа: МОГЗ — магистрали общегородского значения, МРЗ — магистрали районного значения, ЖУ — жилые улицы) и численностью населения города (три типа: свыше 1 млн., от 0,1 до 1 млн., менее 0,1 млн.). По поводу подобной классификации, дающей соответственно $3 \times 3 = 9$ видов магистралей, может быть высказан ряд замечаний, что вполне сознается авторами, но более удобную, простую и достаточно традиционную, с точки зрения пользователей, классификацию в настоящее время предложить, на наш взгляд, трудно.

Таким образом, пробеги $S^{д}$ и $S^{н}$ раскладываются на компоненты пробега по указанным трем типам магистралей (МОГЗ,

МРЗ, ЖУ) плюс пробег по промзонам и «межгороду», т. е. используются 8 величин (4 для дневного и 4 для ночного времени).

При отсутствии документированных данных о распределении пробегов $S^{д}$ и $S^{н}$ на эти 8 слагаемых соответствующие доли берутся из таблицы, приводимой в методике.

Шумности МОГЗ, МРЗ и ЖУ задаются в методике для каждого из трех типов городов также таблично, хотя при наличии документированных данных акустических измерений табличные данные по предложению органов Минприроды РФ на местах, а также владельцев и пользователей ТС, с которых взимается платежи, могут быть заменены данными, основанными на данных прямых акустических измерений.

5. *Плотность населения на примагистральной территории, характер застройки, ориентация зданий и другие факторы, определяющие шумовую нагрузку на население, помимо физических характеристик шумности транспортных источников.* Факторы, входящие в эту группу, разнообразны и имеют очень существенное значение. Однако их детальный учет в методике привел бы к необходимости сбора огромного объема входной информации и громоздкости методики с точки зрения пользователей.

В то же время единое для всех городов табличное задание значений соответствующих факторов — например, плотностей населения вдоль МОГЗ, МРЗ, ЖУ, «глубины проникновения шума» в жилую застройку (как бы ни было формализовано это понятие) и подобных величин — невозможно.

Поэтому при формировании данной методики, не призванной к детальному учету реальных шумовых ситуаций, сочтено целесообразным ограничиться введением в состав вклада ($P$) данного ТС в «шумовую нагрузку» на население сомножителя $\rho$, величина которого зависит только от типа города и отражает различия в средней плотности населения.

6. *«Степень открытости» населения в условиях жилых помещений действию транспортных шумов.* С высокой степенью обоснованности можно принять за истинный следующий медико-гигиенический постулат: действие транспортных шумов (ТШ) на жителей городов имеет медико-гигиеническое значение только для шумов, проникающих в жилые помещения (а также в помещения в которых люди спят — в больницы, госпитали и т. д.). Воздействием ТШ на людей при их нахождении на открытых территориях городов, а также внутри транспортных средств в качестве пассажиров можно полностью пренебречь: жалоб на шум ТС при нахождении людей вне жилых помещений практически никогда не бывает, хотя в этих случаях уровень действующего шума может быть несравненно выше, чем в жилье (см. об этом выше).

Однако «степень открытости» населения в условиях помещений действию транспортных (и вообще внешних) шумов довольно сильно отличается между городами, расположенными в раз-

личных климатических зонах. И хотя этот факт всегда игнорировался и российской, и советской градостроительной акустикой (как «наукой», так и практикой), он может быть на экспертном уровне учтен в системе платежей, и сделать это целесообразно.

Действительно, указанный фактор существенно различается по своей «величине», скажем для Сочи и Норильска. В предлагаемой методике этот фактор оценивается параметром $q$, значение которого меняется в зависимости от географической широты от 0,8 до 1,2.

7. *Тип владельца (пользователя) ТС.* Перечисленные выше факторы относились к числу тех, которые определяют вклад того или иного ТС в шумовую нагрузку на население в коммунально-бытовых условиях (здесь термин «шумовая нагрузка» используется в неформальном смысле). В то же время есть целый ряд факторов иной природы, которые желательно учесть в системе платежей. Тип владельца (пользователя) ТС — один из них. Соответствующая дифференциация платежей может идти по нескольким направлениям. В частности, в платежах за шум ТС, принадлежащих крупным автотранспортным предприятиям (паркам и др.), целесообразно учесть затраты предприятия на противошумовые мероприятия, проводимые на ТС этого предприятия в отчетном году. Введение подобной (отрицательной по знаку) компоненты в состав платежей, взимаемых с индивидуальных владельцев ТС, невозможно.

Перечисленные факторы, разумеется, не исчерпывают списка существенных факторов, который можно было бы составить. Однако учет дополнительных факторов привел бы, по нашему мнению, к неадекватному усложнению методики.

## Порядок расчета платежей

С единичного транспортного средства (ТС) платеж взимается в размере

$$\Pi = \alpha_\tau (PqW), \qquad (1)$$

где $\alpha_\tau$ — единая для всех видов ТС константа, переводящая балльный показатель, стоящий в скобках, в рубли; величина $\alpha$ зависит от года ($\tau$) *; $P$ — функция шумового воздействия ТС на городское население; $q$ — поправка, учитывающая зависимость степени контакта людей, находящихся в жилых помещениях, с внешними шумами (определяется географической широтой, на которой расположен город); значение поправки приведено в табл. 1; $W$ — поправка, величина которой зависит от типа владельца ТС: для индивидуальных владельцев личных легковых автомобилей $W = 0{,}5$, для остальных владельцев (пользователей) $W = 1{,}0$.

* Для $\tau = 1997$ для величины $\alpha\tau$ можно рекомендовать численное значение $\alpha_{1994} = 1200$.

*Таблица 1*

| Категория улиц и дорог | Функциональное назначение | Основные характеристики |
|---|---|---|
| Магистрали общегородского значения | Транспортная связь между жилыми, промышленными районами и общественными центрами | Ширина улицы — 60—80 м<br>Число полос движения — 4—8<br>Радиусы кривых в плане — 500 м<br>Продольные уклоны до 40 % |
| Магистрали районного значения | Транспортная связь в пределах планировочных районов с промышленными и общественными центрами, местами массового отдыха и магистральными улицами | Ширина улицы — 30—40 м<br>Число полос движения — 2—4<br>Радиусы кривых в плане — 250 м<br>Продольные уклоны до 60 % |
| Жилые улицы | Транспортная и пешеходная связь на территории жилых районов, выходы на магистрали районного значения | Ширина улицы — 15—25 м<br>Число полос движения — 2—3<br>Продольные уклоны до 70 % |

Значение величины $P$ рассчитывается по формуле

$$P = P_j = P_j^{д} + P_j^{н}, \tag{2}$$

где $P^{д}$, $P^{н}$ — дневная и ночная компоненты $P$, $j$ — тип города (см. ниже).

Значения $P^{д}$ и $P^{н}$ рассчитываются по формулам:

$$P_j^{д} = \rho_j \sum_{i=1}^{3} S_{ij}^{д} D_{ij},$$

$$P_j^{и} = \rho_i \sum_{i=1}^{3} S_{ij}^{н} C_{ij}, \tag{3}$$

где $\rho_{ij}$ — относительная плотность населения вдоль магистралей $i$-го типа в городе $j$-го типа; $S_{ij}^{д}$ — годовой пробег ТС по магистралям $i$-го типа в дневное время в городе $j$-го типа; $S_{ij}^{н}$ — то же в ночное время; $D_{ij}$ — показатель шумового воздействия, соответствующего ТС на магистрали $i$-го типа в городе $j$-го типа в дневное время; $C_{ij}$ — то же в ночное время.

Значения показателей, имеющих нижний индекс $i$, определяются типом магистрали. Улично-дорожная сеть (УДС) города разделена на 4 типа магистралей:

1) магистрали в промышленных и хозяйственно-складских зонах города и межгородские зоны ($i=0$);

2) магистрали общегородского значения, МОГЗ ($i=1$);
3) магистрали районного значения, МРЗ ($i=2$);
4) жилые улицы, ЖУ ($i=3$).

Характеристики магистралей всех этих типов приведены в табл. 2.

Значения показателей, имеющих нижний индекс $j$, определяются типом города. Города по численности населения разделены на 3 типа:

— города с населением более 1 млн. человек, $j=1$;
— города с населением от 0,1 до 1,0 млн. человек, $j=2$;
— города с населением менее 0,1 млн. человек, $j=3$.

Величины $S^{д}_{ij}$ и $S^{н}_{ij}$ определяются по формулам:

$$S^{д}_{ij}=S^{г}\gamma_{д}\gamma_{с}\gamma_{ij},$$
$$S^{н}_{ij}=S^{г}\gamma_{н}\gamma_{с}\gamma_{ij}, \qquad (4)$$

где $S^{г}$ — среднегодовой пробег ТС (тыс. км); $\gamma_{д}$, $\gamma_{н}$ — доля среднегодового пробега, приходящегося на дневное и ночное время соответственно; $\gamma_{с}$ — доля среднегодового пробега, приходящегося на селитебную (жилую) зону города, т. е. на магистрали 1—3 типов; $\gamma_{ij}$ — доля пробега, приходящегося на магистраль $i$-го типа в городе $j$-го типа.

Величины $S^{г}$, $\gamma_{д}$, $\gamma_{н}$, $\gamma_{с}$, $\gamma_{ij}$ определяются по отчетным данным предприятия или владельца ТС, если владелец ТС может документировать выбор их значений. Ориентировочные значения этих величин могут быть взяты из табл. 2.

Величина $\rho_{ij}$ в настоящей методике принята зависящей преимущественно от типа города, а именно для всех типов магистралей в городах ($i=1, 2, 3$) при $j=1$ (крупные города): $\rho_{ij}=\rho_{ji}=1{,}5$; при $j=2$ (средние города): $\rho_{ij}=\rho_{j2}=1{,}0$; при $j=3$ (малые города): $\rho_{ij}=\rho_{j3}=0{,}5$.

Принимается, что при движении любого ТС по промзонам и вне города, т. е. при $i=0$, величина $\rho_{ij}=\rho_{0j}=0{,}1$ независимо от типа города, т. е. при $j=1, 2, 3$.

Значения величин $D_{ij}$ и $C_{ij}$ определяются по формулам:

$$D_{ij}=2^{0{,}1X^{д}_{ij}},$$

$$C_{ij}=2^{0{,}15X^{н}_{ij}}.$$

где $X^{д}_{ij}$ — индекс шумового воздействия ТС, движущегося по магистрали $i$-го типа в городе $j$-го типа в дневное время; $X^{н}_{ij}$ — то же в ночное время.

*Таблица 2*

**Ориентировочные значения годового пробега ТС и его распределения по УДС**

| Группа ТС | Средне-годовой пробег, тыс. км | Доля пробега в дневное/ночное время | Доля пробега в селитебной зоне города | Распределение пробега по улично-дорожной сети города для городов с населением, млн. чел. | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | более 1,0 | | | от 0,1 до 1,0 | | | менее 0,1 | | |
| | | | | МОГЗ | МРЗ | ЖУ | МОГЗ | МРЗ | ЖУ | МОГЗ | МРЗ | ЖУ |
| Грузовые транспортные | | | | | | | | | | | | |
| малолитражные (грузоподъемность Г = 2—5 т) | 70 | 0,8/0,2 | 0,9 | 0,35 | 0,50 | 0,15 | 0,30 | 0,50 | 0,20 | 0,30 | 0,45 | 0,25 |
| среднетоннажные (Г = 5—8 т) | 90 | 0,9/0,1 | 0,9 | 0,35 | 0,50 | 0,15 | 0,30 | 0,55 | 0,15 | 0,30 | 0,50 | 0,20 |
| большегрузные (Г = 8—15 т) | 100 | 0,95/0,05 | 0,9 | 0,40 | 0,50 | 0,10 | 0,35 | 0,55 | 0,10 | 0,35 | 0,55 | 0,10 |
| Грузовые специальные | 10 | 0,9/0,1 | 1,0 | 0,35 | 0,40 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,25 | 0,40 | 0,35 |
| Автобусы | | | | | | | | | | | | |
| общего пользования | 100 | 0,95/0,05 | 1,0 | 0,35 | 0,40 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,25 | 0,40 | 0,35 |
| остальные категории | 80 | 0,9/0,1 | 0,9 | 0,35 | 0,50 | 0,15 | 0,30 | 0,50 | 0,20 | 0,30 | 0,45 | 0,25 |
| Легковые автомобили | 100 | 0,9/0,1 | 0,7 | 0,35 | 0,40 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,25 | 0,40 | 0,35 |
| Трамвай | 50 | 0,95/0,05 | 1,0 | 0,35 | 0,40 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,25 | 0,40 | 0,35 |
| Троллейбус | 50 | 0,95/0,05 | 1,0 | 0,35 | 0,40 | 0,25 | 0,30 | 0,40 | 0,30 | 0,25 | 0,40 | 0,35 |

Величины $X^{д}_{ij}$ и $X^{н}_{jj}$ рассчитываются по формулам:

$$X^{д}_{ij} = X_1 + X^{д}_{2ij} + X^{д}_{3ij},$$
$$X^{н}_{ij} = X_1 + X^{н}_{2ij} + X^{н}_{3ij}, \qquad (5)$$

где $X_1 = L_а - L_{а0}$.

$$X^{д}_{2ij} = L^{и}_{а} - L^{д}_{тпij},$$

$$X^{д}_{3ij} = L^{д}_{тпij} - L^{д}_{0},$$

$$X^{н}_{2ij} = L^{и}_{а} - L^{н}_{тпij},$$

$$X^{н}_{3ij} = L^{н}_{тпij} - L^{н}_{0}.$$

В формулах введены следующие обозначения **:

$L_а = L^{7,5}_{а}$ — значение уровня звука (дБА) на расстоянии 7,5 м от оси движения ТС, для шума, создаваемого автомобилем (а) при его разгоне при стандартных условиях (см. ГОСТ 27436—87 [3]); для трамваев и троллейбусов рекомендуется использовать данные из табл. 3;

*Таблица 3*

**Уровни шума $L^{7,5}_{а}$ (дБА) транспортных средств**

| Номер группы | Тип автотранспортного средства | $L^{7.5}_{а}$ |
|---|---|---|
| 1 | Легковые | 80 |
| 2 | Автобусы и грузовые автомобили с полной массой (ПМ) до 3500 кг | 81 |
| 3 | Автобусы с ПМ свыше 3500 кг и с двигателем мощностью ($M$) менее 150 кВт | 84 |
| 4 | То же с $M \geqslant 150$ кВт | 86 |
| 5 | Грузовые автомобили с ПМ свыше 3500 кг и с двигателем, имеющим $M < 75$ кВт | 81 |
| 6 | То же с $M = 75$ кВт и более, но менее 150 кВт | 86 |
| 7 | То же с $M \geqslant 150$ и более | 88 |
| 8 | Троллейбусы | 82 |
| 9 | Трамваи | 84 |

$L_{а0}$ — значения уровня звука (дБА) шума ТС, устанавливаемые равными значениям перспективных нормативных показателей. Значения этих последних приняты на основании анализа дейст-

* В основу настоящей работы была положена в общем та же идеология, что и в основу [4—6], но величины $D$ и $C$ здесь имеют, разумеется, иной смысл, нежели величины $A$ и $B$ в [4—6]. Способ задания величин $X^{д}_{ij}$ и $X^{н}_{ij}$, предложенных здесь, нельзя, конечно, априорно считать наилучшим из всех возможных.

** Здесь и далее нижний индекс «а» — символ шумящего автотранспортного средства.

вующих и перспективных отечественных и зарубежных норматив, достигнутого уровня на серийных и опытных образцах ТС и рекомендаций [9, 13]: для грузовых автомобилей, автобусов, троллейбусов и трамваев принимается $L_{a0}=80$ дБА, для легковых автомобилей $L_{a0}=73$ дБА;

$L_a^и$ — средний уровень звука шумового импульса, создаваемого в примагистральной застройке при проезде транспортного средства;

значение $L_a^и$ определяется по приводимой ниже методике;

$L^д_{тпij}$ — уровень звука в дневное время (дБА) шума транспортного потока в точке, расположенной в 2 м от фасадов зданий примагистральной застройки, обращенных в сторону магистрали $i$-го типа в городе $j$-го типа; значение величины $L^д_{тпij}$ определяется по приведенной ниже методике;

$L^н_{тпij}$ — то же в ночное время;

$L^д_0$ — допустимый уровень звука на селитебной территории в дневное время;

$L^н_0$ — то же в ночное время.

Уровни $L^д_0$ и $L^н_0$ приняты равными 55 и 45 дБА соответственно (см. [10]). Величина $L_a$ определяется либо путем прямых акустических измерений по методике ГОСТ 27436—87 [1], либо при отсутствии такой возможности и документированных данных измерений по формуле

$$L_a = L_a^{7,5} + \Delta L_{ап}, \qquad (6)$$

где $L_a^{7,5}$ — значение уровня звука ТС по табл. 3; $\Delta L_{ап}$ — поправка учитывающая пробег ТС с начала эксплуатации (дБА). Для грузовых автомобилей и автобусов, трамваев и троллейбусов $\Delta L_{ап}=0{,}02П$, для легковых автомобилей $\Delta L_{ап}=0{,}04П$, где П — пробег ТС с начала эксплуатации (тыс. км). Если вычисленное по этим формулам значение $\Delta L_{ап}$ превышает 6, то принимается, что $\Delta L_{ап}=6$ дБА.

Перейдем к вопросу об определении значений величин $L_a^и$ и $L^{д(н)}_{тпij}$

Движущийся со скоростью $V$ автомобиль (а) создает импульс звукового давления в точке $B$, расположенной на расстоянии $d$ от оси движения автомобиля, мгновенная амплитуда которого в момент времени $t$ с учетом поглощения звуковой энергии воздухом и ее поглощения поверхностью, над которой происходит распространение шума, характеризуется уровнем звука

$$L_{aV}^B(t) = L_{aV}^{7,5} - 25\lg\left(\frac{R(t)}{7,5}\right), \qquad (7)$$

где $L_{aV}^{7,5}$ — уровень звука ТС на расстоянии 7,5 м при скорости движения $V$; $R(t)$ — расстояние от ТС до точки $B$.

Уровень звука $L_{aV}$ (дБА) на расстоянии 7,5 м от автомобиля описывается следующими формулами:

для грузовых автомобилей и автобусов

$$L_{aV}^{7,5} = L_a^{7,5} - \Delta L_{aV}; \quad (8)$$

для легковых автомобилей

$$L_{aV}^{7,5} = L_a^{7,5} - \Delta L_{aV} - 4; \quad (9)$$

для трамваев и троллейбусов

$$L_{aV}^{7,5} = L_a^{7,5}.$$

Здесь $L_a$ — уровень шума ТС, определяемый по методике ГОСТ 27436—87 или по табл. 3; $\Delta L_{aV}$ — поправка, учитывающая скорость движения $V$ по магистрали (улице). Приближенно можно принять, что для всех ТС

$$\Delta L_{aV} = 30 \lg \left(\frac{60}{V}\right). \quad (10)$$

На уровень звука в точке $B$ влияют шум транспортного потока, движущегося по магистрали, и других фоновых источников городского шума.

Нижним индексом «ф» будем обозначать фоновые источники, а «ф $\cup$ тп» — суммарное действие ТП и фонового шума. Тогда уровень $L_{ф \cup тп ij}$ определяется по формуле

$$L_{ф \cup тп ij} = 10 \lg(10^{0,1 L_{тп ij}} + 10^{0,1 L_ф}), \quad (11)$$

где $L_{тп ij}$ — уровень звука шума транспортного потока в точке $B$ (от $i$ и $j$ см. выше); $L_ф$ — уровень звука других источников городского шума в точке $B$.

Суммарный уровень звука в точке $B$ в момент времени $t$ от трех «источников» — фона, ТП по магистрали и движущегося (оцениваемого) транспортного средства — определяется соответственно по формуле

$$L^B(t) = 10 \lg \left[10^{0,1 L_{ф \cup тп ij}} + 10^{0,1\left(L_V - 25 \lg\left(\frac{R(t)}{r}\right)\right)}\right]. \quad (12)$$

Примем, что шум проезжающего ТС начинает влиять на уровень звука (дБА) в точке $B$, когда выполняется условие

$$L_{тп ij} - L_{aV}(t) = 10 \text{ дБА}. \quad (13)$$

Соответствующий участок пути назовем зоной влияния и обозначим $З_{вл}$. Время прохождения ТС через $З_{вл}$ назовем временем звукового воздействия от ТС и обозначим $T_{вл}$, а расстояние от точки $B$ до границ $З_{вл}$ обозначим $R_{вл}$.

Расстояние $R(t)$ является функцией времени $t$. При движении ТС с постоянной скоростью $V$ значение $R(t)$ в момент времени $t$ определяется по формуле

$$R(t) = \left[\left(\sqrt{R_{вл}^2 - d^2} - tV\right)^2 + d^2\right]^{0,5}. \quad (14)$$

Время $t$ отсчитывается от момента вхождения в $З_{вл}$. Из формул (6)—(10) следует, что значение $R_{вл}$ может быть определено по формуле

$$R_з = r \cdot 10^{0,04\left(L_а^{7,5} - 10 - 30 \lg\left(\frac{60}{V}\right) - L_{тпij}\right)} =$$

$$= 8,22\left(\frac{60}{V}\right)^{1,2} \cdot 10^{0,04 \cdot \left(L_а^{7,5} - L_{тпij}\right)}. \qquad (15)$$

Величина $T_{вл}$ определяется по формуле

$$T_{вл} = F/V,$$

где

$$F = 2\sqrt{R_З^2 - d^2}.$$

Тогда средний (по энергии) уровень звука импульса шума ТС в точке $B$ за время $T_{вл}$ равен

$$L_{а\,ср}^B = 10 \lg \frac{1}{T_{вл}} \cdot 2 \int_0^{t_и/2} L_а^B(t)\, dt. \qquad (16)$$

Уровень $L_{тпij}$ определяется приблизительно по формуле

$$L_{тпij} = L_{тпij}^{7,5} + \Delta L_{отр} - \Delta L_{погл}, \qquad (17)$$

где $L_{тпij}^{7,5}$ — эквивалентный уровень шума транспортного потока в 7,5 м от оси первой полосы движения при усреднении за наиболее шумные 30 мин дневного времени; $\Delta L_{отр}$ — поправка, учитывающая отражение звука от зданий примагистральной застройки; $\Delta L_{погл}$ — поправка, учитывающая поглощение звука на пути распространения шума от ТП до точки $B$.

Значения поправок $\Delta L_{отр}$ и $\Delta L_{погл}$ находятся по формулам:

$$\Delta L_{отр} = 0,1\,[50 - (2d + mh) + 0,1\,(20 - \delta)], \qquad (18)$$

где $m$ — число полос движения на проезжей части магистрали; $h$ — ширина полосы движения; $\delta$ — ширина разрывов между зданиями первой линии застройки; при $\delta > 30$ м и $\delta < 10$ м в расчетах принимается, что соответственно $\delta > 30$ м и $\delta < 10$ м;

$$\Delta L_{погл} = \Delta L_{рассст} + \Delta L_{покр} + \Delta L_{возд}, \qquad (19)$$

где $\Delta L_{рассст}$, $\Delta L_{покр}$, $\Delta L_{возд}$ — поправки, учитывающие снижение звука в зависимости от расстояния до точки $B$, влияние покрытия территории над которой происходит распространение шума, и поглощения звука в воздухе соответственно.

Для определения $\Delta L_{погл}$ можно использовать следующую эмпирическую зависимость:

$$\Delta L_{погл} = 13,9 \lg\left(\frac{d}{7,5}\right). \qquad (20)$$

Рекомендуемые значения показателей $D$ и $C$, рассчитанные для указанных выше условий, приведены в табл. 4—7.

*Таблица 4*

**Значения показателя $D_{ij}$ (грузовой автомобиль, троллейбус, трамвай)**

| Уровень шума ТС $L_{а0}$, дБА | $j=1$ | | | $j=2$ | | | $j=3$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ |
| 75 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| 77 | 0,0 | 0,0 | 1,1 | 0,0 | 0,0 | 1,4 | 0,0 | 0,0 | 2,0 |
| 79 | 1,2 | 1,4 | 2,5 | 1,3 | 1,6 | 3,3 | 1,5 | 1,7 | 4,6 |
| 81 | 1,9 | 2,3 | 4,6 | 2,1 | 2,5 | 5,9 | 2,5 | 3,0 | 8,8 |
| 83 | 2,5 | 3,1 | 7,1 | 2,8 | 3,6 | 9,1 | 3,3 | 4,2 | 13,2 |
| 85 | 3,4 | 4,5 | 11,4 | 4,0 | 5,3 | 14,6 | 4,6 | 6,4 | 22,0 |
| 87 | 5,0 | 6,7 | 18,4 | 5,7 | 7,9 | 24,8 | 6,8 | 8,9 | 34,2 |
| 89 | 7,8 | 10,0 | 30,5 | 8,6 | 11,4 | 41,6 | 10,3 | 13,8 | 57,0 |
| 91 | 12,0 | 16,4 | 52,3 | 13,3 | 17,7 | 69,6 | 15,7 | 20,7 | 91,2 |
| 93 | 18,8 | 26,7 | 92,8 | 20,1 | 28,1 | 115,0 | 25,5 | 33,6 | 156,0 |
| 95 | 31,8 | 43,4 | 167,0 | 33,3 | 46,1 | 201,0 | 39,3 | 50,0 | 242,0 |

Примечание. Здесь и в табл. 5—7 $j$ — тип города, $i$ — тип магистрали; все числа округлены до трех значащих цифр.

*Таблица 5*

**Значения показателя $C_{ij}$ (грузовой автомобиль, троллейбус, трамвай)**

| Уровень шума ТС $L_{а0}$, дБА | $j=1$ | | | $j=2$ | | | $j=3$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ |
| 75 | 0,0 | 0,0 | 1,8 | 0,0 | 0,0 | 2,5 | 0,0 | 0,0 | 3,8 |
| 77 | 1,4 | 1,6 | 4,6 | 1,4 | 2,3 | 6,8 | 2,1 | 3,0 | 10,4 |
| 79 | 4,6 | 6,0 | 20,7 | 4,9 | 6,0 | 17,9 | 5,0 | 7,7 | 24,9 |
| 81 | 9,5 | 13,0 | 45,0 | 9,8 | 12,5 | 52,4 | 13,1 | 15,6 | 78,6 |
| 83 | 15,1 | 21,8 | 63,2 | 15,1 | 20,5 | 68,1 | 19,8 | 25,8 | 93,2 |
| 85 | 24,0 | 26,6 | 110,0 | 23,1 | 34,0 | 101,0 | 28,2 | 42,8 | 217,1 |
| 87 | 36,0 | 44,0 | 208,0 | 46,0 | 52,6 | 167,0 | 37,6 | 64,1 | 354,5 |
| 89 | 64,1 | 90,6 | 364,0 | 55,4 | 97,1 | 386,0 | 59,7 | 122,0 | 562,0 |
| 91 | 88,7 | 146,0 | 485,0 | 105,0 | 147,0 | 416,0 | 104,0 | 179,0 | 931,0 |
| 93 | 167,0 | 232,0 | 979,0 | 185,0 | 213,0 | 1050,0 | 165,0 | 232,0 | 1480,0 |
| 95 | 261,0 | 307,0 | 1310,0 | 266,0 | 369,9 | 1750,0 | 305,0 | 411,0 | 2410,0 |

*Таблица 6*

**Значения показателя $D_{ij}$ (легковой автомобиль)**

| Уровень шума ТС $L_{а\,0}$, дБА | $j=1$ | | | $j=2$ | | | $j=3$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ |
| 68 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| 70 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| 72 | 0,0 | 0,0 | 1,2 | 0,0 | 0,0 | 1,2 | 0,0 | 1,0 | 1,4 |
| 74 | 1,1 | 1,1 | 1,6 | 1,1 | 1,3 | 1,9 | 1,3 | 1,5 | 2,2 |
| 76 | 1,2 | 1,4 | 2,1 | 1,5 | 1,6 | 2,5 | 1,7 | 1,8 | 3,1 |
| 78 | 2,1 | 2,0 | 2,8 | 1,9 | 2,1 | 3,5 | 2,0 | 2,3 | 4,5 |
| 80 | 2,2 | 2,5 | 3,9 | 2,4 | 2,6 | 4,9 | 2,6 | 3,1 | 6,3 |
| 82 | 2,7 | 3,1 | 5,5 | 2,9 | 3,5 | 6,8 | 3,4 | 3,9 | 9,5 |
| 84 | 3,5 | 4,3 | 8,2 | 3,8 | 4,8 | 10,6 | 4,4 | 5,3 | 14,8 |
| 86 | 4,6 | 5,6 | 12,5 | 5,2 | 6,6 | 15,4 | 6,2 | 7,7 | 22,7 |
| 88 | 6,5 | 7,9 | 19,0 | 7,2 | 8,9 | 25,6 | 8,5 | 10,9 | 36,0 |

*Таблица 7*

**Значения показателя $C_{ij}$ (легковой автомобиль)**

| Уровень шума ТС $L_{а\,0}$, дБА | $j=1$ | | | $j=2$ | | | $j=3$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ | $i=1$ | $i=2$ | $i=3$ |
| 68 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| 70 | 0,0 | 0,0 | 1,2 | 0,0 | 0,0 | 1,3 | 0,0 | 0,0 | 1,8 |
| 72 | 1,3 | 1,7 | 3,7 | 1,3 | 1,8 | 4,0 | 1,9 | 2,2 | 5,6 |
| 74 | 2,8 | 2,8 | 7,1 | 3,0 | 4,2 | 11,4 | 3,3 | 5,3 | 17,1 |
| 76 | 4,3 | 4,6 | 13,1 | 4,6 | 4,7 | 13,1 | 5,1 | 8,5 | 18,0 |
| 78 | 6,1 | 6,6 | 19,1 | 6,5 | 9,8 | 28,8 | 6,9 | 12,7 | 44,0 |
| 80 | 10,0 | 12,2 | 32,9 | 10,9 | 12,5 | 46,8 | 11,8 | 15,8 | 71,5 |
| 82 | 15,0 | 18,8 | 62,4 | 16,0 | 18,6 | 49,8 | 16,3 | 22,9 | 120,0 |
| 84 | 24,7 | 33,0 | 74,8 | 26,1 | 32,9 | 96,6 | 26,0 | 42,2 | 133,0 |
| 86 | 33,4 | 46,7 | 144,0 | 32,9 | 41,2 | 165,0 | 45,3 | 78,5 | 226,0 |
| 88 | 61,9 | 66,7 | 220,0 | 61,7 | 86,9 | 348,0 | 78,6 | 111,0 | 517,0 |

## Платеж, взимаемый с предприятий

Платеж, взимаемый с отдельного ТС, определяется по формуле (1).

Платеж (П), взимаемый с транспортного предприятия (ТП), а также иного предприятия, имеющего парк подвижного состава, предлагается определять по формуле

$$\Pi = \sum_{k=1}^{K} \sum_{n=1}^{N_k} \Pi_{kn} - Z, \qquad (21)$$

где $\Pi_{kn}$ — платеж за шум, взимаемый с $n$-го ТС, входящего в $k$-ю группу ТС ($k=1, 2, \ldots, K$); (например, если парк состоит из 10 автобусов ЛиАЗ-677, 20 грузовых автомобилей КамАЗ-5320 и 30 легковых ГАЗ-2410, то $K=3$, $N_1=10$, $N_2=20$, $N_3=30$); $Z$ — затраты предприятия на противошумовые мероприятия в отчетном году.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Внешний шум автотранспортных средств. Допустимые уровни и методы измерений. ГОСТ 27436-87. СТ СЭВ 4864—84.

2. Данилов-Данильян В. И., Козельцев М. Л. Выбросы за плату. // Вопросы экономики, 1990, № 1.

3. Дунаевский Л. В. Оценка ущерба от действия городского шума на население: вопросы методического обеспечения. — В кн.: Борьба с шумом и вибрацией в городах. Тезисы докладов всесоюзной конференции. Отв. ред. Самойлюк Е. П. — Днепропетровск, 1982.

4. Дунаевский Л. В. Методы экономической оценки последствий выброса загрязнений в атмосферный воздух и загрязнения акустической среды населенных мест. — В кн.: Охрана окружающей среды. Модели социально-экономического прогноза. М.: Экономика, 1982, с. 197—218.

5. Дунаевский Л. В. Рекомендации по оценке ущерба от загрязнения акустической среды населенных мест. — В кн.: Временная типовая методика определения экономической эффективности осуществления природоохранных мероприятий и оценки экономического ущерба, причиняемого народному хозяйству загрязнением окружающей среды. М.: Экономика, 1986, с. 66—80.

6. Дунаевский Л. В. Экономические аспекты проблемы шума в городах. — В кн.: Экономические проблемы природопользования. Отв. ред. Гофман К. Г., Моткин Г. А. М.: Наука, 1985.

7. Зельцер Э. Градостроительные аспекты защиты от шума. — М.: Стройиздат, 1979.

8. Карагодина И. Л., Осипов Г. Л., Шишкин И. А. Борьба с шумом в городах. — М.: Медицина, 1972.

9. Правила № 51. Единообразные предписания, касающиеся официального утверждения автотранспортных средств, имеющих не менее 4 колес, в связи с производимым ими шумом. ЕЭК ООН.

10. Санитарные нормы допустимого шума в помещениях жилых и общественных зданий и на территории жилой застройки. СН 3077-84. — М.: Минздрав СССР, 1984.

11. Снижение шума в зданиях и жилых районах. Ред. Осипов Г. Л., Юдин Е. Я. — М.: Стройиздат, 1987.

12. Справочник по технической акустике. Ред. Хекл М., Мюллер Х. А. — Л.: Судостроение, 1980.

13. Соглашение о принятии единообразных условий официального утверждения предметов оборудования и частей механических транспортных средств. Добавление 50.1 ЕЭК ООН.

# THE METHODOLOGY TO CALCULATE PAYMENTS TO CONTROL TRAFFIC NOISE AFFECTING URBAN POPULATION

*L. V. Dunaevsky*

*Association of Investment Researchers*

*A. O. Kruze*

*Moscow Traffic Institute*

About 40—70 % of urban population of Russian big cities suf fer from „noise pollution", that is much more than percentage o those who consider themselves affected by air pollution. This typ of pollution is analyzed and formulae to estimate the noise load o each kind of urban traffic on population are proposed in the paper On the basis of these formulae the system of specific payment are developed for all contributors to noise pollution in cities. Th system can help to control noise pollution level in cities.

# МОДЕЛЬ ДЛЯ РАСЧЕТА ПОТОКОВ $CO_2$ В СИСТЕМЕ ЛЕС — АТМОСФЕРА, ОБУСЛОВЛЕННЫХ «НЕРАВНОВЕСНОЙ» ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ ЛЕСОВ И ПОЖАРАМИ

*А. О. Кокорин, А. Л. Лелякин*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

## 1. Введение

Целью данной работы является совершенствование модельно описания баланса углерода в лесах России. Разработка таких мо делей сейчас приобрела дополнительную актуальность по той при чине, что изменения климата могут оказать большое влияние ка непосредственно на леса, так и на их способность поглощать CC из атмосферы и сдерживать рост его концентрации в глобально масштабе. Краткий обзор имеющихся крупномасштабных моделе бореальных лесов представлен в данном сборнике в работе [7 Рассматриваемая ниже модель, в целом являясь продолжение развития моделей [12, 29] и [16, 25], имеет более высокий уровен детализации и ряд принципиальных отличий:

явно описывается непрерывное развитие деревьев всех во растов (шаг по возрастам 1 год), при этом учитываются особен ности роста молодняка и уменьшение числа деревьев в перестой ных лесах — постепенное их замещение молодым лесом;

— явно рассматривается как прямое действие лесных пожаров, так и разложение органического вещества и зарастание гарей с учетом особенностей различных природных зон.

При описании всех звеньев баланса углерода используются последние, наиболее полные данные о структуре и развитии лесов России и Канады [5, 6, 7, 10, 15, 16, 22, 23].

Модель состоит из 59 независимых блоков, представляющих все лесные природные зоны 11 экономических районов страны [2, 3, 10]. Такое разбиение отвечает структуре имеющихся лесохозяйственных данных и позволяет достаточно подробно учесть местные особенности (породный состав, изменения климатических условий, локальные пожары и лесоустроительные мероприятия). Оно использовалось и ранее в [7, 16, 25].

Степень детализации модели по резервуарам углерода определяется крупномасштабными задачами, которые предполагается исследовать с ее помощью (расчет отклика лесов России на климатические изменения и крупные лесохозяйственные мероприятия). Для каждого блока отдельно рассматривалась динамика запасов углерода в живой древесной части различного возраста (стволы, ветви и корни), сухостое в лесах и на горах, зеленой биомассе, подстилке, лабильном и стабильном гумусе.

Данных о биомассе живых и отмерших корней намного меньше, чем данных о наземных частях экосистем. Соответствующих крупномасштабных обследований пока не проводилось ни у нас, ни в Канаде. Имеется лишь ряд детальных, но локальных с точки зрения нашей задачи, исследований [1, 4, 13]. Выделение корней в отдельный резервуар в 59 блоках в основном основывалось бы на упрощающих предположениях (например, о пропорциональности над- и подземной биомасс), которые легко соблюсти и в рамках единого древесного резервуара. Более подробный учет как корней, так и ветвей, по нашему мнению, целесообразно провести, уже имея отработанную модель, описывающую возрастную структуру лесов и пожары. В целом данная модель по степени детализации является промежуточной между крупномасштабными, используемыми сейчас для оценок потоков $CO_2$ в лесах [12, 16, 25—29] и gap-моделями, используемыми для исследований отдельных лесных массивов (обзор всего спектра моделей был выполнен в [19]).

Ниже последовательно рассматривается модельное описание:

— роста и отмирания древесины и зеленой биомассы;

— процессов в подстилке, сухостое, лабильном и стабильном гумусе;

— процессов, связанных с пожарами и зарастанием гарей;

приводятся данные о модельных и экспериментальных значениях запасов и потоков углерода; рассматривается возможная реакция системы на изменения климата.

## 2. Процессы роста и отмирания древесины и зеленой биомассы

Прирост и отмирание древесины (стволов + ветвей + корней), как и ранее [12, 16, 29], описывались линейными зависимостями:

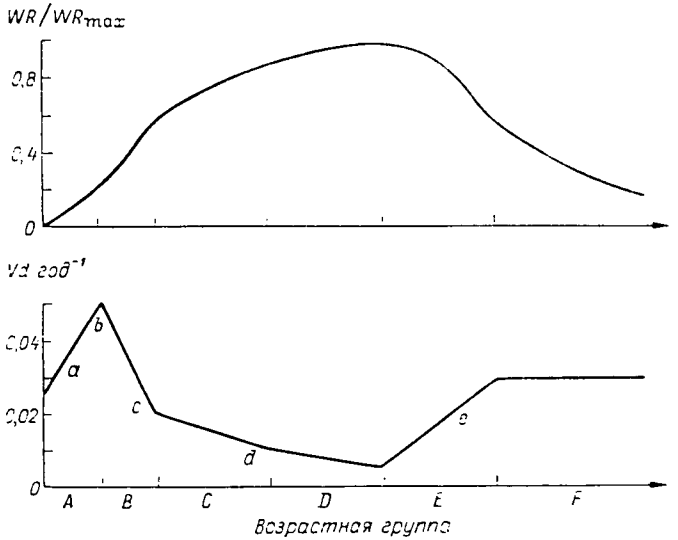



Рис. 1. Возрастной ход параметров роста лесов: биомассы древесины и корней $WR$ (т С/(га·год)) и скорости отмирания (уменьшения числа деревьев) $Vd$ (год $^{-1}$).

*A, B, C, D, E* — возрастные группы: молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые, перестойные. *F* — период постепенного отмирания старых деревьев в молодом лесу. Значения возрастов определяются породным составом данной природной зоны (см. текст). *a, b, c, d, e* — фазы роста: индивидуальный рост до смыкания крон; смыкание крон и конкуренция; быстрый рост «свободных деревьев»; приспевание и рост спелых деревьев; отмирание перестойных лесов и отдельных старых деревьев в молодых лесах.

$dWR/dt = (Vg - Vd)WR$, где $WR$ — плотность запаса углерода (т С/га) в лесу возраста т в том или ином блоке. Породный и бонитетный состав считался постоянным и однородным внутри блока и определялся его географическим расположением. $Vg$ — скорость прироста, зависящая от возраста леса, природной зоны и изменения климатических условий; $Vd$ — скорость отмирания деревьев в силу естественных причин. Пожары учитывались уменьшением площади лесов данного возраста.

Значения $Vg$ и $Vd$ рассчитывались по экспериментальным данным о зависимости числа стволов и запасов древесины от возраста леса [1, 11, 13, 15, 17, 18, 21] (рис. 1). В результате удавалось имитировать «невозмущенный» пожарами, рубками или изменениями климата стационарный рост лесов различных природных зон

На рис. 1 по оси абсцисс отложено возрастное деление, разбиение на которое было своим для тайги (граничные возраста: $\tau_k = 20$, 40, 80, 120 и 160 лет), смешанных ($\tau_k = 10$, 20, 40, 100 и 140 лет) и лиственных лесов ($\tau_k = 10$, 20, 40, 70 и 120 лет). Однако общий вид зависимостей в относительных единицах был одинаков. За единицу (запас углерода в древесине и корнях в спелом лесу) брались характерные для природной зоны значения — $WR_{j\,max}$ (табл. 1); $Vd_j(\tau)$ ($j$ — природная зона, $\tau$ — возраст) задавались по лесотаксационным данным о численности стволов типичных лесных массивов различных возрастов пород и бонитетов [11, 18]. Коэффициенты $Vg_j(\tau)$ рассчитывалась из условия соответствия плотности живой биомассы кривой на рис. 1 *а*. После достижения соответствующего возраста (120 лет для тайги, 100 лет для смешанных и 70 лет для лиственных лесов) рост прекращался и $Vg_j(\tau) = 0$ при $\tau > \tau_4$.

Используемые в моделях значения запасов углерода в ряде случаев существенно (на 20—50 %) отличается от представленных в табл. 1. На причинах этих отличий следует остановиться подроб-

*Таблица 1*

**Начальные данные о запасах углерода в древесине и корнях (*WR*), зеленой биомассе деревьев, кустарников и травянистого покрова (*GB*), подстилке (*LI*), лабильном (*HL*) и стабильном (*HS*) гумусе**

| Природная зона | *WR* т С/га | *GB* т С/га | *LI* т С/га | *HL* т С/га | *HS* т С/га |
|---|---|---|---|---|---|
| Редкостойная тайга | 30 | 2 | 20 | 100 | 200 |
| Тайга сев. | 50 | 3 | 18 | 100 | 200 |
| Тайга ср. | 80 | 4 | 15 | 100 | 200 |
| Тайга юж. | 100 | 5 | 10 | 100 | 200 |
| Смешанные сев. | 120 | 3 | 6 | 90 | 180 |
| Смешанные юж. | 120 | 3 | 5 | 80 | 160 |
| Лиственные леса | 130 | 3 | 4 | 75 | 150 |
| Леса лесостепи | 120 | 3 | 4 | 75 | 150 |

Примечание. Значения *WR* и *GB* приведены для полностью спелых древостоев (возраст соответствует окончанию возрастной группы спелых лесов $WR(\tau_4)$) и рассчитаны с учетом породного и бонитетного состава данной природной зоны [1—4, 6, 11, 13, 15, 17, 18].

нее. Первая — рассмотрение лесов различных бонитетов. Экспериментальные измерения обычно проводятся на пробных площадках с более высокими бонитетами, чем в среднем у лесов той или иной природной зоны [4, 11, 13, 15, 18]. Для лесов Канады этот вопрос был исследован в работе [22], где было проведено измерение наземной биомассы на всей территории страны. Для российских лесов влияние «неполноты» данных рассматривается в одной из последних работ Центра по экологии и продуктивности

лесов [15], где проводится анализ обширных массивов данных и рассчитаны соответствующие коэффициенты, характеризующие рост различных пород деревьев.

Второй причиной является учет биомассы и продуктивности корней. Отношения биомасс над- и подземных частей дерева отличаются не сильно, например для тайги — от 2,5 : 1 [26, 27] до 3,5—4 : 1 [1, 13]. Отличия в продуктивности намного сильнее. В частности, в работе [26] отношение продуктивности над- и подземной древесной части для таежной зоны составляет 1,5 : 1, а в зоне лесотундры даже 1 : 2. С другой стороны, в детальном экспериментальном исследовании роста и отпада различных компонент деревьев (включая и толстые и тонкие корни) [13] характерные отношения продуктивностей для сосны 3 — 4 : 1, для ели, где доля корней в общей биомассе выше (2 — 2,5 : 1). Для молодых лесов это отношение больше, однако, далее начиная с 40—60-летнего возраста оно изменяется слабо.

В модельных расчетах мы базировались на данных работ [15 и 13]. Для оценки того, что может дать изменение этих значений (см. табл. 1), в предварительных численных экспериментах $WR_{j\,max}$ варьировались на $\pm 20$ %. Это приводило к 20-процентным изменениям запасов углерода в живой древесине и 15-процентным изменениям общего запаса во всех резервуарах, кроме гумусных.

Линейное описание роста не позволяет моделировать развитие молодого леса от «нулевого» возраста. Возможно задание значения $WR(\tau_0)$ для некоторого начального возраста. Однако при малом $\tau_0$ требуется вводить большие значения $V_j$ резко увеличивающие зависимость всей системы от $WR(\tau_0)$. Задание же большего $\tau_0$ увеличивает долю леса, выведенного из рассмотрения. Для преодоления этой трудности мы отошли от линейной зависимости, представив прирост молодняка в виде $VgWR+Vk$, где скорость $Vk$ отлична от нуля лишь для первого возрастного класса. Отметим, что значение $Vk$ для нулевого возраста жестко задано условием соответствия получающегося распределения $WR(\tau)$ экспериментальным данным (см. рис. 1 *а*), и при принятых предположениях равно $(0{,}4WR_{max})/\tau_1$. Дальнейшая зависимость $Vk(\tau)$ была принята линейной с $Vk=0$ при $\tau_1$.

Другой сложностью является модельная имитация процесса отмирания очень старых деревьев. Число живых стволов в перестойных лесах достаточно быстро уменьшается [11, 18], и через 30—40 лет между старыми деревьями уже развивается столь мощная молодая поросль (часто других пород), что ее целесообразно считать молодым лесом. В нашей модели при достижении возраста $\tau_5$, когда оставалось около 1/2 количества деревьев, достигших спелости, данная лесная площадь объявлялась лесом нулевого возраста, а живая биомасса древесины и корней старых деревьев заносилась в специальный резервуар $OW$ (см. рис. 1). Отмирание старых деревьев шло со скоростью $Vg_j(\tau_5)$. Начальные значения $OW$ задавались из условия стационарности.

Для оценки влияния выбора значений предельных возрастов $\tau_{5j}$ и коэффициентов $Vg_j(\tau_{5j})$ варьировалось в пределах $\pm 20$ %. В первом случае это приводило к +16 и —11 %-ным изменениям общего запаса углерода в живой биомассе; +2,5 и —3 %-ным изменениям сухостоя. При вариации $Vg_j(\tau_{5j})$ изменения составили +5,6 и —4 %; +2 и —2,5 % соответственно.

Начальное распределение площадей лесов по возрастам также задавалось из условия стационарности:

$$S_{ij} = \int s_{ij}(0, \tau)\, d\tau,$$

$$s_{ij}(0, \tau) = s_{ij}(0, 0)\, e^{-\int Kf_{ij}(\tau)\, d\tau}$$

при определенных коэффициентах горимости $Kf_{ij}$, зависящих от возраста леса. Суммарные лесопокрытые площади $S_{ij}$ брались по данным учета лесов [2, 3, 10].

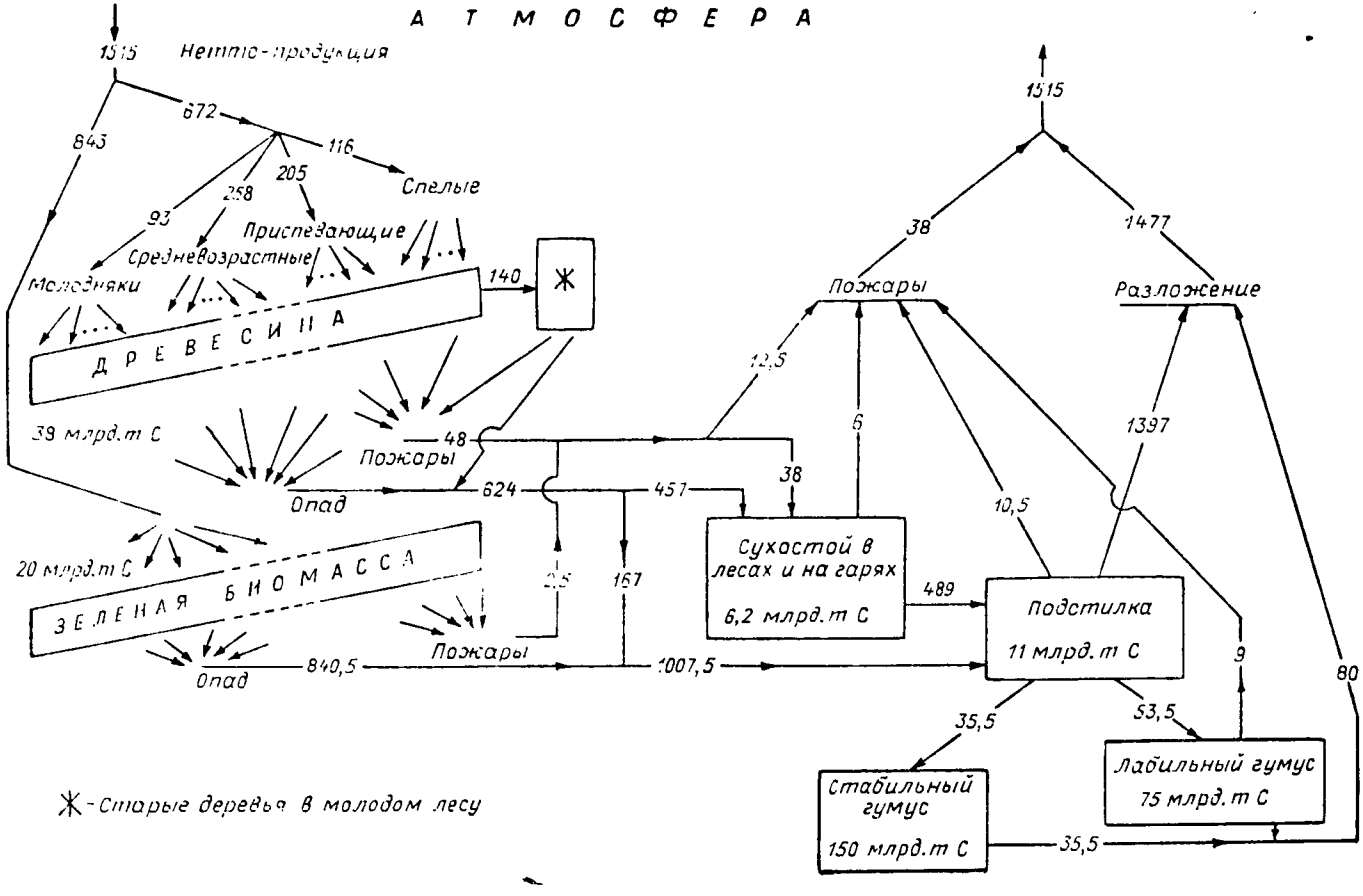
Рост зеленой биомассы описывался упрощенно. Это вызвано особенностями нашей задачи — изучением влияния среднесрочных процессов. «Круговорот» — рост, опад и разложение листьев, хвои и травянистого покрова происходит относительно быстро, и его «разбаланс», вызванный климатическими изменениями, будет быстро восстановлен. Поэтому здесь мы, как и ранее в [16, 25], считали отношения запасов углерода в древесной и зеленой частях ($g_j$) постоянными. Начальные значения $GB_{ij}(0)$ и скорости опада $Vb_j$ брались по экспериментальным данным (табл. 2, см.

*Таблица 2*

**Скорости разложения подстилки (*Vl*), лабильного (*Vh*) и стабильного гумуса (*Vs*), скорости опада зеленой биомассы (*Vb*) и сухостоя (*Vm*), [1, 4, 6, 11, 13, 16, 17].**

| Природная зона | *Vl* год$^{-1}$ | *Vh* тыс. лет$^{-1}$ | *Vs* тыс. лет$^{-1}$ | *Vm* год$^{-1}$ | *Vb* год$^{-1}$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Редкостойная тайга | 0,038 | 0,16 | 0,092 | 0,025 | 0,25 |
| Тайга сев. | 0,073 | 0,35 | 0,16 | 0,048 | 0,29 |
| Тайга ср. | 0,13 | 0,56 | 0,23 | 0,084 | 0,33 |
| Тайга юж. | 0,26 | 0,82 | 0,31 | 0,13 | 0,40 |
| Смешанные сев. | 0,49 | 1,0 | 0,39 | 0,25 | 0,66 |
| Смешанные юж. | 0,72 | 1,5 | 0,54 | 0,35 | 0,83 |
| Лиственные леса | 1,05 | 1,9 | 0,67 | 0,35 | 1,0 |
| Леса лесостепи | 1,05 | 1,9 | 0,67 | 0,35 | 1,0 |

также табл. 1) [4, 6, 13]. Можно заметить, что эти значения, характеризующие объемы и времена жизни хвои, листьев и травянистого покрова, практически одинаковы во всех работах [6, 12, 15, 17, 26].


АТМОСФЕРА
1515
Нетто-продукция
672
843
116
205
258
93
Спелые
Приспевающие
Средневозрастные
Молодняки
140
ДРЕВЕСИНА
39 млрд.т С
48
Пожары
Опад
624
457
38
20 млрд.т С
ЗЕЛЕНАЯ БИОМАССА
2,5
167
Пожары
Опад
840,5
1007,5
1515
38
1477
Пожары
Разложение
12,5
6
1397
10,5
Сухостой в лесах и на гарях
6,2 млрд.т С
489
Подстилка
11 млрд.т С
9
80
35,5
53,5
Стабильный гумус
150 млрд.т С
35,5
Лабильный гумус
75 млрд.т С
Ж - Старые деревья в молодом лесу

Таким образом, первая группа уравнений модели, описывающая динамику древесины ($WR$ и $OW$) и зеленой биомассы ($GB$), имела вид (рис. 2):

$$\frac{dWR_{ij}(t,\tau)}{dt}=(Vg_j(\tau)WR_{ij}(t,\tau)+Vk_j(\tau))K_{\mathrm{clim}\,ij}(t)-V\,d_j(\tau)WR_{ij}(t,\tau),$$

$$\frac{dOW_{ij}(t)}{dt}=WR_{ij}(t,\tau_5)s_{ij}(t,\tau_5)-V\,d_j(\tau_5)OW_{ij}(t)+OW_{ij},$$

$$GB_{ij}(t)=g_j\left(\int WR_{ij}(t,\tau)s_{ij}(t,\tau)\,d\tau+OW_{ij}(t)\right),$$

где $d/dt=\partial/\partial t+\partial/\partial\tau$ для распределений по $\tau$; $g_j$ — отношение запасов углерода в древесной и зеленой частях биомассы; $i$ и $j$ — номера экономического района и природной зоны; $\tau$ — возраст леса; $K_{\mathrm{clim}\,ij}(t)$ и $QW_{ij}$ отражают влияние изменений климата и пожаров и рассматриваются ниже.

### 3. Процессы в подстилке, отмершей древесине и гумусе

В каждом из 59 блоков модели отдельно рассматривались запасы углерода в подстилке $LI_{ji}$ (опад зеленой биомассы, упавшие деревья, отмершие корни в лесах и на гарях всех возрастов), сухой древесине $DW_{ij}$ (стоящие усохшие деревья и недогоревшие стволы на гарях; лабильном ($HL_{ij}$) и стабильном гумусе ($HS_{ij}$). Подобное разбиение отличается от использовавшихся ранее [12, 16, 29] раздельным рассмотрением двух видов гумуса и введением отдельного резервуара для сухостоя (см. рис. 2). В наших широтах в гумусе содержится наибольшая часть запасов углерода, однако скорости разложения или минерализации лабильного и стабильного гумуса отличаются в несколько раз [6] (см. табл. 2). Лабильный гумус частично сгорает при пожарах, а его разложение приводит к дополнительному потоку $CO_2$ в атмосферу. В разложении активную роль играют биогенные процессы, на которые изменения климата могут оказать значительное влияние [6, 7, 12].

Раздельное рассмотрение сухостоя также важно именно для России, где рубками ухода охвачена лишь относительно небольшая часть лесов. Разложение стоящих деревьев идет намного медленнее, чем упавших. Поэтому сухостой представляет собой своего рода консервацию древесины, время которой зависит от скорости гниения корней и ветровальности деревьев. Еще одним важным моментом является зависимость горимости лесов от количества сухостоя.

---

Рис. 2. Модельный баланс углерода в лесах России, соответствующий квазистационарному (равновесному относительно влияния климатических изменений, возрастного состава и количества пожаров), «доиндустриальному» состоянию существующих сейчас лесов.

Цифры у стрелок — потоки в млн. т С/год.

В результате вторая группа уравнений имела следующий вид:

$$\frac{dLI_{ij}(t)}{dt} = (1 - Km_j + g_j)\left(\int V\, d_j(\tau)\, WR_{ij}(t, \tau)\, s_{ij}(t, \tau)\, d\tau + \right.$$

$$\left. + V\, d_j(\tau_5)\, OW_{ij}(t)\right) + Vm_j DW_{ij}(t)\, Q_{1ij} + Vb_j GB_{ij}(t) -$$

$$- Vl_j LI_{ij}(t)\, Q_{2ij} + QL_{ij}(t),$$

$$\frac{dDW_{ij}(t)}{dt} = Km_j\left(\int V\, d_j(\tau)\, WR_{ij}(t, \tau)\, s_{ij}(t, \tau)\, d\tau + V\, d_j(\tau_5)\, OW_{ij}(t)\right) -$$

$$- Vm_j DW_{ij}(t)\, Q_{1ij} + QD_{ij}(t),$$

$$\frac{dHL_{ij}(t)}{dt} = Vl_j LI_{ij}(t)\, Q_{2ij} KlKh - Vh_j HL_{ij}(t)\, Q_{3ij} + QH_{ij}(t),$$

$$\frac{dHS_{ij}(t)}{dt} = Vl_j LI_{ij}(t)\, Q_{2ij}(1 - Kl)\, Kh - Vs_j HS_{ij}(t)\, Q_{4ij},$$

где $Q_{kij} = 1 + q_{kj}\Delta T_{ij}(t) cl_k$; $LI_{ij}$, $DW_{ij}$, $HL_{ii}$ и $HS_{ij}$ — запасы углерода (т С) в подстилке, сухой древесине, лабильном и стабильном гумусе $j$-й природной зоны $i$-ого экономического района. Величины $QL_{ij}$, $QD_{ij}$ и $QH_{ij}$ отражают влияние пожаров и будут рассмотрены в следующем разделе статьи. Величины $Vb_i$, $Vm_j$, $Vl_j$ и $Vs_j$ — характерные скорости разложения; $Kh$ и $Kl$ коэффициент гумификации и доля лабильного гумуса, равные 0,06 и 0,6 соответственно. Значения всех этих параметров и начальные данные $LI_{ij}(0)$, $HL_{ij}(0)$ и $HS_{ij}(0)$ задавались по данным работы [6], где было проведено обобщение имеющихся материалов по динамике углерода в различных почвах и подстилке (см. табл. 1, 2).

Данных о запасах и разложении сухой древесины намного меньше [11, 13, 18]. Наиболее известно здесь время нахождения усохших или недогоревших стволов в стоячем положении. Это время сильно зависит от природной зоны: на севере сухостой и горелый лес может стоять 10—20 лет и более, а в зоне смешанных и лиственных лесов гниение корней идет гораздо быстрее и сокращается до 7—3 лет. Качественно примерно также ведет себя и время разложения подстилки, с севера на юг оно уменьшается с 10—20 лет до 1 года [6]. Нами было принято предположение о том, что отношение $Vl_j/Vm_j$ постоянно и составляет 1,5 для северной и средней тайги, 2 для южнотаежных и смешанных лесов и 3 для лиственных. Меньшее его значение для тайги отражает большую ветровальность (в сочетании с более частыми сильными ветрами) и большую скорость разложения опавших листьев по сравнению с хвоей.

При предварительных численных экспериментах эти отношения варьировали в 1,5 раза в пределах ±20 %. В результате соответствующие стационарные запасы углерода в подстилке и живой древесине изменялись незначительно — менее чем на 2,6 %. Запасы углерода в сухой древесине менялись больше (на 20 %), однако такие изменения вполне соответствуют точности наших знаний об этом резервуаре.

Начальные запасы сухой древесины рассчитывались из условия стационарности системы. В сумме они составляли 6,18 млрд. т С или 15 % запаса в живой древесине. Эти цифры хорошо согласуются с имеющимися данными о типичных для России лесах, не охваченных рубками ухода [13, 26, 27]. Заметим, что при сопоставлении данных важно учесть отмершие ветви и сухостой на гарях, включаемые в $DW_{ij}$.

Коэффициенты $Km_i$ отражают распределение биомассы при отмирании дерева. Ствол и скелетные ветви идут в резервуар сухостоя, а корни, мелкие ветви и в ряде природных зон кора — в подстилку. Значения $Km_j$ брались по данным работ [1, 4, 13], они равнялись 0,75 для тайги, 0,70 для смешанных и 0,65 для лиственных лесов. Имеющиеся в тех же членах уравнений слагаемые с множителем $g_j$ отражают поступление в подстилку листьев и хвои отмерших деревьев. Строго говоря, разложение и частичная гумификация корней идет не в подстилке, а в почве. Более подробно данный процесс можно рассмотреть, если ввести специальный резервуар для отмерших корней, что, как уже отмечалось выше, предполагается на следующих этапах этой работы.

Коэффициенты $q_{kj}$ отражают влияние потепления и удлинения периода положительных температур на процессы разложения. Их значения брались по данным работ [12, 16, 25—27], где они считались одинаковыми для всех резервуаров той или иной природной зоны и равнялись 8—10 %/°С для таежных и 6—7 %/°С для лиственных лесов. Величиной $\Delta T_{ij}(t)$ обозначают изменения среднелетней приземной температуры воздуха. Коэффициенты $cl_k$ характеризуют то, насколько изменение температуры различных слоев почвы или подстилки отличается от $\Delta T_{ij}(t)$. При расчетах температура подстилки равнялась приземной, а ниже соответствовала типичным почвенным профилям: $cl_1 = cl_2 = 1$; $cl_3 = cl_4 = 0{,}5$ [6, 27]. В пользу именно этих численных значений говорит также то, что в наших широтах на сходных лесных почвах) зависимости скоростей разложения от широты (природной зоны) близки к следующему выражению (получено по данным [6]):

$$1/Vh(j)\, dVh(j)/dj = 1/Vs(j)\, dVs(j)/dj = 2/Vl(j)\, dVl(j)/dj.$$

## 4. Процессы, связанные с лесными пожарами

Действие пожаров представлялось в модели уменьшением площадей, занятых лесами разного возраста:

$$\frac{ds_{ij}(t, \tau)}{dt} = -Kf_{ij}(\tau)\, s_{ij}(t, \tau),$$

где, как и прежде, $d/dt = \partial/\partial t + \partial/\partial\tau$, а $Kf_{ij}(\tau)$ — горимость лесов, зависящая от возраста леса и географического расположения блока.

Доля площади блока, пройденная пожарами за год, равна

$$F_{ij}(t)=\frac{\int Kf_{ij}(\tau)\, s_{ij}(t,\tau)\, d\tau}{\int s_{ij}(t,\tau)\, d\tau}.$$

Одновременно запасы углерода уменьшались на потери живой биомассы $(fw+g_j)\left(\int WR_{ij}(t,\tau)Kf_{ij}(\tau)s_{ij}(t,\tau)\,d\tau+F_{ij}(t)OW_{ij}(t)\right)$, сгоревшую сухую древесину $fdF_{ij}(t)DW_{ij}(t)$, подстилку $flF_{ij}(t)\times LI_{ij}(t)$ и лабильный гумус $fhF_{ij}(t)HL_{ij}(t)$, где $fw$, $fd$, $fl$ и $fh$ — доли запасов углерода, сгорающие при пожаре.

Имеющаяся информация о горимости лесов представляет собой данные о площади и числе пожаров за разные годы с подразделением на области и экономические районы; данные о потерях древесины и суммарных площадях гарей [5, 8, 9, 11, 14, 20, 23]. Площадь, проходимая пожарами, лежит в пределах 800—2000 тыс. га/год и очень сильно меняется год от года. С другой стороны, в институте ВНИИЦлесресурс построены среднемноголетние карты горимости лесов в га/(га · год). На данном этапе модельных расчетов нашей задачей было построение «стационарного» модельного описания лесов России, «не возмущенных» антропогенными пожарами, рубками ухода и противопожарными мерами. По этой причине мы провели расчеты с одинаковой горимостью, численное значение которой определялось горимостью в слабо освоенных районах минимальной среднемноголетней площадью, проходимой пожарами (750 тыс. га/год). Последующее наложение карты горимости лесов в сочетании с данными об их причинах позволит дать оценку влияния этих причин на эмиссию $CO_2$.

Возрастная зависимость горимости отражала ее рост в перестойных лесах, в последнем возрастном классе она увеличивалась в 3 раза, до этого оставаясь постоянной [8, 9, 14, 20]. Изменение этого параметра даже в 2 раза (до 6 и 1,5 соответственно) приводило лишь к относительно небольшим изменениям (например, к изменению стационарных запасов углерода в живой древесине на 1,5 %), площади пожаров менялись на +25 и —13 %. По этой причине более подробные зависимости $Kf_j(\tau)$ пока не рассматривались.

Коэффициенты $fw$, $fd$, $fl$ и $fh$ задавались по данным работ [8, 9, 14, 20, 28]; они составляли 0,2, 0,8, 0,8 и 0,2 соответственно. В статистических данных о потерях при пожарах обычно учитываются все погибшие деревья, а не интересующая нас непосредственно сгоревшая часть древесины или подстилки. Большое значение имеет тип пожара, влажность почвы, степень сомкнутости древостоев и т. п. Поэтому указанные значения следует рассматривать лишь как некие типичные. С другой стороны, даже по имеющимся данным можно построить максимальный и минимальный наборы параметров: 0,3; 1,0; 1,0; 0,4 и 0,1; 0,6; 0,0; 0,0. Расчеты с этими наборами показали, что отклонения соответствую-

щих стационарных запасов углерода во всех резервуарах не превышают 2 %. Обусловленные пожарами потоки $CO_2$ в атмосферу менялись пропорционально значениям коэффициентов в сумме на +50 и —70 % или на +17 и —25 млн. т С/год. Заметим, что даже столь большие изменения невелики относительно общего потока эмиссии $CO_2$, превышающего 1600 млн. т С/год (см. рис. 2).

С точки зрения эмиссии $CO_2$ принципиально важным является учет разложения органического вещества на гарях. Согласно оценкам ряда авторов [23, 28], это разложение дает больше, чем сами пожары. В нашей модели несгоревшие части попадали в соответствующие резервуары (см. вторую и первую группы уравнений):

$$QW_{ij}(t) = -fwF_{ij}(t)\,OW_{ij}(t),$$

$$QD_{ij}(t) = -f\,dF_{ij}(t)\,DW_{ij}(t) +$$

$$+ (1 - fw)\left(\int WR_{ij}(t, \tau)\,Kf_{ij}(\tau)\,s_{ij}(t, \tau)\,d\tau + F_{ij}(t)\,OW_{ij}\right),$$

$$QL_{ij}(t) = -flF_{ij}(t)\,LI_{ij}(t),$$

$$QH_{ij}(t) = -fhF_{ij}(t)\,HL_{ij}(t).$$

Отдельно рассчитывались площади гарей различного возраста $Sf_{ij}(t, \tau)$:

$$Sf_{ij}(t, 0) = \int Kf_{ij}(\tau)\,s_{ij}(t, \tau)\,d\tau,$$

$$\frac{dSf_{ij}(t, \tau)}{dt} = -Vf_j Sf_{ij}(t, \tau),$$

где $d/dt = \partial/\partial t + \partial/\partial\tau$, а $Vf_i$ — скорости зарастания гарей (т. е. модельного перевода их в леса нулевого возраста). Эти скорости зависят от климатических условий и породного состава сгоревших и соседних лесов. В северной тайге гари сохраняются несколько десятилетий, а в смешанных лесах уже через 5—10 лет их полностью заполняет молодая поросль мягколиственных пород. При расчете $Vf_j$ использовались данные о площадях гарей в слабо освоенных районах Сибири, данные об минимальных среднемноголетних общих площадях гарей (по РФ 25 млн. га) и отдельные натурные данные об их залесении [5, 9, 11, 18, 20]. В результате $Vf_j$ для северной и редкостойной тайги равнялись 0,02, для средней и южной тайги 0,03, а для более южных лесов 0,1. За предельный возраст гари было принято 50 лет. Это хорошо соответствует оценке [15], согласно которой в среднем по стране за 20 лет залесяется 70 % гарей.

Для того чтобы дать более точную оценку скоростей залесения, необходим детальный анализ данных учета земель, так как при зарастании гарей они могут учитываться в разных графах: как редины, как молодые леса или как несомкнувшиеся лесные

культуры. Отметим, что изменение $Vf_j$ даже в 1,5—2 раза не оказывает практически никакого влияния на запасы и потоки углерода (разница между стационарными значениями не превышает 5 %). Это объясняется тем, что в модели залесение гарей идет наряду с разложением недогоревших стволов и они «остаются стоять» и в молодом лесу. При этом вклад залесяющихся гарей в общую площадь молодых лесов (он определяется отношением скорости естественного отмирания и горимости лесов) менее 20 %. Поэтому зависимость $Vf_j$ от возраста гарей пока не учитывалась, она может быть важна позже при рассмотрении отдельных регионов и лесоустроительных мер. Площади гарей, естественно, сильно зависят от $Vf_j$, однако именно при используемых значениях $Vf_i$ они наиболее близки к минимальным среднемноголетним (около 25 млн. га).

## 5. Заключение

Полученный с помощью модели квазистационарный «круговорот» $CO_2$ в лесах РФ представлен на рис. 2. Поток $CO_2$, обусловленный нетто-продуктивностью древесины, составил 670 млн. т С/год, при этом доли молодняков, средневозрастных и приспевающих лесов равны 14, 38 и 31 %. Поглощение $CO_2$ из-за роста зеленой биомассы деревьев, кустарников и травянистого покрова составило 845 млн. т С/год. Обратные потоки в основном на 97,5 % вызваны разложением опада: упавших деревьев и зеленой биомассы. Прямой вклад пожаров равен 37,5 млн. т С/год, вклад всех остальных, связанных с ними процессов, включая разложение стоящих и упавших стволов, их остатков и гумуса — 38 млн. т С/год.

При рассмотрении отдельных природных зон можно выделить некоторые закономерности. В северной и средней тайге количество сухостоя намного выше, чем в более южных лесах. В этих зонах его относительный вклад в суммарный поток $CO_2$ в 1,3 раза выше, чем в лиственных лесах. С другой стороны, относительный вклад потоков, связанных с почвенным гумусом, практически неизменен и равен 6 %. Считая, что нетто-продукция составляет примерно половину всего газообмена $CO_2$ между наземными экосистемами и атмосферой [24], общий круговорот $CO_2$ в лесах России можно оценить как 3 млрд. т С/год. Полученные данные о потоках $CO_2$ в целом хорошо согласуются с имеющимися глобальными и крупномасштабными оценками [6, 24—29], краткий обзор которых дан в работе [7] данного сборника. При сопоставлении с глобальными потоками важно учесть, что запасы углерода в живой биомассе и потоки $CO_2$ в тропических и умеренных лесах в несколько раз выше, чем в бореальных. Поэтому вклад лесов России в общий газообмен $CO_2$ между атмосферой и наземными экосистемами (равный, согласно [24], 110 млрд. т С/год) невелик. Однако, с точки зрения «чистого», несбалансированного поглощения $CO_2$, бореальные леса могут играть основную роль, так как именно для них температурные условия являются важным лими-

тирующим рост фактором и именно в наших широтах ожидается наибольшее потепление.

Представляет интерес проследить реакцию модели на климатические изменения. Аналогичные расчеты проводились по принципиально более простой модели в работе [7] из данного сборника. В нашей работе задавались те же значения коэффициентов $K_{\text{clim}\,j}=1+a_j\Delta T+b_j\Delta P+c_j\Delta C$ при потеплении на $\Delta T$, росте концентрации $CO_2$ на $\Delta C$ и изменении количества осадков на $\Delta P$; а также коэффициентов $q_{kj}$, описывающих изменение скоростей разложения биомассы. Использовался средний сценарий изменения климата и средний сценарий реакции системы на потепление из [7]. В результате было получено, что наша модель хорошо согласуется с предыдущей и дает практически такой же рост запасов углерода и поглощение $CO_2$ из атмосферы. На 1990 г. полный разбаланс, вызванный потеплением, соответствует потоку $CO_2$, равному 62 млн. т С/год. Если, согласно [7], учесть и рост концентрации $CO_2$, то при совместном действии двух факторов этот поток возрастет до 170 млн. т С/год.

Основным результатом данной работы является построение модели, связывающей воедино разнородные данные о динамике углерода и рассчитывающей потоки $CO_2$, которые пока не могут быть измерены непосредственно. Заметим, что все звенья модели основываются на натурных данных. Никакие подгоночные параметры не используются. В тех случаях, когда использовавшиеся значения коэффициентов базировались лишь на косвенных натурных данных, выполнялась численная оценка возможного влияния неопределенности их задания. Все это позволяет заключить, что данная модель является максимально возможной на сегодняшнем уровне знаний основой для расчета влияния реального возрастного распределения лесов и реальной динамики пожаров на эмиссию и поглощение $CO_2$ лесами РФ из атмосферы.

Авторы приносят глубокую благодарность проф. И. М. Назарову за плодотворное обсуждение данной работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анализ продукционной структуры древостоев / Ред. С. Э. Вомперский, А. И. Уткин. — М.: Наука, 1988. — 240 с.

2. Атлас СССР. — М.: ГУГК Совмина СССР, 1986. — 260 с.

3. Атлас лесов СССР. — М.: Госкомлес СССР, 1973. — 222 с.

4. Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара.— М. — Л.: Наука, 1965. — 254 с.

5. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1992 г. 9(17).— М.: Евразия, 1993. — 106 с.

6. Кобак К. И. Биологические компоненты углеродного цикла. — Л.: Гидрометеоиздат, 1988. — 248 с.

7. Кокорин А. О. Анализ и экспериментальная оценка параметров прироста бореальных лесов при потеплении. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1994, т. 16 (данный сборник).

8. Конев Э. В. Физические основы горения растительных материалов. — Новосибирск: Наука, 1977. — 240 с.
9. Лесные пожары и борьба с ними. Красноярск: ВНИИПОМлес, 1991. — 334 с.
10. Лесной фонд СССР. Т. 1 и Т. 2. — М.: Госкомлес СССР, 1990. — 1006 и 1022 с.
11. Лесотаксационный справочник / Захаров В. К., Трулль О. А., Мирошников В. С., Ермаков В. Е.— Минск: Гос. Изд-во БССР, 1962. — 368 с.
12. Моисеев Н. Н., Александров В. В., Тарко А. М. Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперимента с моделями. — М.: Наука, 1985. - 272 с.
13. Молчанов А. А. Основные типы биогеоценозов Северной тайги. — М.: Наука, 1977. — 282 с.
14. Молчанов А. А. Влияние лесных пожаров на древостой. — Труды Ин-та леса АН СССР, 1954, т. 16, с. 314—335.
15. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России / Исаев А. С., Коровин Г. Н., Уткин А. И., Пряжников А. А., Замолодчиков Д. Г. — Лесоведение, 1993, № 5, с. 3—10.
16. Поглощение $CO_2$ лесами России / Карабань Р. Т., Кокорин А. О., Назаров И. М., Швиденко А. З. — Метеорология и гидрология, 1993, № 1, с. 5—14.
17. Писаренко А. И., Мерзленко М. Д. Создание искусственных лесов. — М.: Агропромиздат, 1990. — 270 с.
18. Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. — Л.: Гослесбумиздат, 1952. — 854 с.
19. Углекислый газ, изменения климата и лесные экосистемы / Шугарт Г. Г., Антоновский М. Я., Ярвис П. Д., Сандфорд А. П. В кн.: Парниковый эффект, изменение климата и экосистемы. Л.: Гидрометеоиздат, 1989, с. 513—555.
20. Фуряев В. В. Восстановительно-возрастная динамика сосняков лишайниковых под влиянием циклических пожаров. — Всб.: Лесные пожары и их последствия. Красноярск: ИЛиД АН СССР, 1986, с. 83—92.
21. Формирование и продуктивность древостоев / Ред. Поликарпов Н. П. — Новосибирск: Наука, 1981. — 142 с.
22. Botkin D. B., Simpson L. G. Biomass of the North American Boreal Forest. — Biogeochemistry, 1990, v. 9, pp. 161—174.
23. Canada's Greenhouse Gas Emissions: Estimates for 1990. — Rep. Environ. Protec. Series 5/AP/4. — Ottawa, 1992. 78 pp.
24. Dixon R. K., Winjum J. K., Schroeder P. E. Estimating the global potential of forests and agroforest management practices to sequester carbon. — Water, Air & Soil Pollution, 1992, v. 64, No. 1—2, pp. 213—237.
25. Kokorin A. O., Nazarov I. M., Karaban R. T. $CO_2$ Uptake by Russian Forests and Forest's Soils. — Rep. Int. Symp. Soil Processes and Management Systeme: Greenhouse Gas Emissions and Carbon Sequesration, 1993, Columbus, Ohio, USA. — Ohio Univ., Columbus, 1993, p. 67.
26. Kolchugina T. P., Vinson T. S. Comparison of Two Methods to Assess the Carbon Budget of Forest Biomes in the Former Soviet Union. — Water, Air & Soil Pollution, v. 70, No. 1—4, p. 207—222.
27. Kolchugina T. P., Vinson T. S. Carbon Sources and Sinks in the Forest Biomes of the Former Soviet Union. — Global Biogeochemical Cycles, 1993, v. 7, p. 291—304.
28. Krankina O. N., Dixon R. K. Forest Management Options to Conserve and Sequester Terresrial carbon in the Russian Federation. — World Resources Review, 1994, v. 6(1), p. 88—101.
29. Vloedbeld M., Leemans R. Quantifying Feedback Processes in the Response of the Terrestrial Carbon Cycle to Global Change: the Modelling Approach of IMAGE-2.0. — Water, Air & Soil Pollution, 1993, No. 1—4, p. 615—628.

# THE MODEL TO CALCULATE $CO_2$ FLUXES IN THE SYSTEM «ATMOSPHERE — FOREST» CAUSED BY NON-EQUILIBRIUM AGE DISTRIBUTION AND FIRES

***A. O. Kokorin, A. L. Lelyakin***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

The model of carbon budget in the system atmosphere-forest-soil has been developed. This model describes the problem in much more details than the previous ones. The actual age distribution of trees, its dynamics and forest fires were taken into account. The model consists of 59 blocks specified to all natural zones and all economic regions of Russia. Each block has carbon reservoirs of alive wood and roots, died-off trees, green biomass, litter, labile and stable humus. The model describes the quasi-stationary pre-industrial steady state of currently existing forests of Russia. The flux of $CO_2$ caused by net-production of wood is equal to 670 Mt (C)/yr. The young forests, middle-age forests and premature forests give 14, 38 and 31 % of this amount, respectively. Growth of green biomass results in sequestrating 845 Mt (C)/yr. Return fluxes (emissions) are mainly caused by decomposition of litter and humus (97.5 %). Direct emission of $CO_2$ due to forest fires gives 37.5 Mt (C)/yr. This carbon budget can be used in calculation of the influence of climate change effects, real age structure and fire dynamics on emission and uptake of $CO_2$ by Russian forests.

# КРОСС-ДИФФУЗИОННАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

***Ю. А. Кузнецов, В. Н. Бикташев, Е. А. Апонина***

*Институт математических проблем биологии РАН*

***М. Я. Антоновский***

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, Международный институт леса*

## 1. Введение

Моделирование динамики возрастной структуры леса — один из важнейших вопросов математической экологии. Под *динамикой возрастной структуры* леса мы подразумеваем пространственное и временное изменение числа деревьев различных возрастных классов, обусловленное внутренними и внешними факторами. Множество существующих моделей (см., например, обзор [2]) описы-

вает лишь временную динамику небольших участков леса. Однако известно, что реальные леса имеют возрастную структуру, меняющуюся от участка к участку [16], и такие локальные «ячейки» объединены в единую экосистему механизмами переноса семян и вегетативного размножения.

Возрастная структура вблизи границы леса представляет особенный интерес. Общее понятие об *экотонах* [11] различает границы, связанные с внешними (экзогенными) и внутренними (эндогенными) факторами. Важно отметить, что граница леса может быть обусловлена не только почвенными условиями и географическими факторами, но и естественными сукцессионными процессами. Экотоны второго типа чувствительны к глобальным изменениям окружающей среды и, следовательно, могут быть использованы для мониторинга этих изменений.

На динамику лесных экосистем существенно влияют процессы воспроизводства и возрастно-зависимые отношения деревьев [13, 15, 16]. Если мы рассмотрим одновидный лес, его локальная возрастная структура может быть описана с использованием подразделения деревьев на некоторые возрастные классы. Очень простая модель с двумя возрастными классами, предложенная Антоновским и Корзухиным [5, 6], имеет вид

$$\dot{u} = \rho v - \gamma(v)\, u - fu, \qquad (1)$$

$$\dot{v} = fu - hv,$$

где $u$ и $v$ — плотности «молодых» и старых деревьев: $\rho$, $f$ и $h$ — коэффициенты воспроизводства, старения и смертности «старых» деревьев соответственно, а $\gamma(v)$ — смертность «молодых» деревьев. Предполагается, что существует некоторое нулевое значение плотности «старых» деревьев, при которой смертность молодых деревьев минимальна (см. обсуждение в [4 и 6]). Принимая во внимание качественный характер модели, можно выбрать $\gamma(v) = A\,(v - B)^2 + C$ с положительными $A$, $B$ и $C$. Линейной заменой переменных, параметров и времени, система (1) преобразуется к следующему «безразмерному» виду:

$$\dot{u} = \rho v - (v - 1)^2 u - su, \qquad (2)$$

$$\dot{v} = u - hv.$$

Здесь для простоты сохранены старые обозначения для параметров и переменных. Параметрический и фазовый портреты системы (2) представлены на рис. 1. На нем имеются две бифуркационные линии:

$$D_1 = \{(\rho, h) : \rho = sh\}, \quad D_2 = \{(\rho, h) : \rho = (s + 1)\, h\}.$$

В области параметров 1, заключенной между этими линиями, экосистема характеризуется бистабильным поведением: в зависимости от начальной структуры, модельный лес либо достигает стационарного состояния, либо вымирает.

Ясно, что всякое «пространственно-распределенное» обобщение модели (1) должно иметь пространственно-однородные решения, соответствующие этим двум устойчивым состояниям. Следовательно, в качестве математического образа границы леса в такой обобщенной модели может быть рассмотрено пространственно-неоднородное состояние, асимптотически приближающееся к этим состояниям при стремлении пространственной переменной $x$

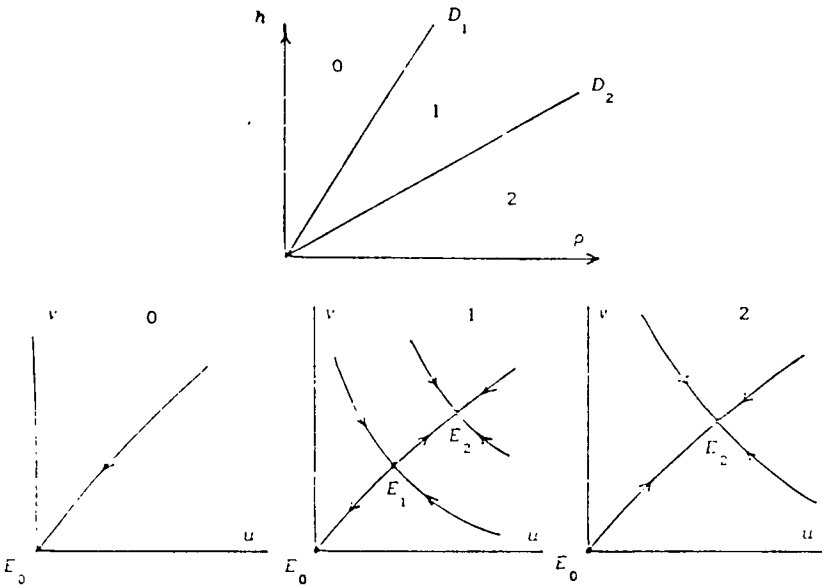



Рис. 1. Параметрический и фазовый портреты системы (2) с двумя возрастными классами. В области $I$, ограниченной линиями $D_1$ и $D_2$, система имеет два устойчивых положения равновесия (тривиальное $E_0$ и нетривиальное $E_2$), разделенные седлом $E_1$.

к плюс- или минус-бесконечности [1]. С одной «стороны» от этой границы лес пребывает в равновесном состоянии с ненулевыми плотностями возрастных классов, в то время как с другой стороны нет деревьев рассматриваемого типа.

Для учета пространственных эффектов следует рассмотреть более детально процесс воспроизводства деревьев, описанный в модели (1) феноменологическим коэффициентом ρ. Хорошо известно (см., например, [15]), что воспроизводство происходит обычно через четыре основные стадии, связанные с семенами, а именно: *производство семян, перенос семян, осаждение семян на почву и, наконец, их прорастание.* При отсутствии вегетативного размножения перенос семян является основным пространственным эффектом, который следует принять во внимание при моделировании леса. Перенос семян зависит от погодных условий, особенно от ветра. Предположим, однако, что ветер не имеет

преимущественного направления и, следовательно, для описания процесса рассеивания семян может быть использована гауссова («диффузионная») модель (см. в [13] обсуждение применимости гауссовой модели и в [12] — общее описание ветрового рассеивания семян).

Итак, примем во внимание динамику семян, введя в модель дополнительную переменную $w$ («плотность семян в воздухе»):

$$u_t = \delta\beta w - \gamma(v)u - fu, \qquad (3)$$
$$v_t = fu - hv,$$
$$w_t = \alpha v - \beta w + Dw_{xx}.$$

где $\alpha$, $\beta$ и $\delta$ — соответственно, коэффициенты производства, осаждения и прорастания семян, а $D$ — коэффициент диффузии вдоль пространственной переменной $x$. Система (3) имеет вид «реакция — диффузия».

Настоящая статья посвящена анализу поведения границы леса, моделируемого системой (3), и имеет следующую структуру. В следующем разделе мы выведем приближенную систему уравнений для плотностей классов «молодых» и «старых» деревьев путем исключения «семенной» переменной из (3) на основе гипотезы о различии временных масштабов для рассеивания семян и жизни деревьев:

$$u_t = \rho v - \gamma(v)u - fu + Kv_{xx}, \qquad (4)$$
$$v_t = fu - hv.$$

Заметим, что модель (4) имеет «кросс-диффузионный» член $Kv_{xx}$, в то время как (3) имеет классический диффузионный член $Dw_{xx}$. В разделе 3 мы анализируем стоячую границу леса, т. е. решения (4) вида

$$u(x, t) = U(x), \quad v(x, t) = V(x).$$

Раздел 4 посвящен численному анализу движущихся границ леса, т. е. решений (4) вида

$$u(x, t) = U(x + ct), \quad v(x, t) = V(x + ct),$$

где $c$ — скорость распространения границы. В заключительных замечаниях мы обсуждаем возможные последствия климатических и других изменений окружающей среды для поведения границы, а также проблемы устойчивости.

Вопросы устойчивости границы леса были рассмотрены нами ранее в работах [1, 7] в рамках другой пространственно-распределительной модели (1):

$$u_t = \rho v - \gamma(v)u - fu + Ku_{xx}, \qquad (5)$$
$$v_t = fu - hv,$$

где для феноменологического описания распространения подроста была использована классическая диффузия вместо перекрестной в (4). Нижеследующий анализ показывает неожиданное сходство между свойствами этих двух концептуально различных моделей. Близкие исследования устойчивости стоячей границы леса проводились Э. Э. Шнолем, с которым авторы подробно обсуждали данную работу.

## 2. Вывод кросс-диффузионной модели

Заметим, что в системе (3) последнее уравнение линейно, и выпишем его формальное решение:

$$w(x, t) = \int_{-\infty}^{+\infty} d\xi \int_{0}^{+\infty} d\tau v(x+\xi, t-\tau) \frac{\alpha}{2\sqrt{\pi D\tau}} \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right).$$

Теперь примем во внимание, что время, проводимое семенами в воздухе, много меньше, чем все остальные временные постоянные, т. е. $\beta^{-1}$ (характерное время осаждения семян) является малым параметром. Разложим $v$ в ряд Тейлора по второму аргументу. Это дает асимптотический ряд для $w$ в пределе $\beta \to +\infty$:

$$w(x, t) = \int_{-\infty}^{+\infty} d\xi \left\{ v(x+\xi, t) \int_{0}^{+\infty} d\tau \frac{\alpha}{2\sqrt{\pi D\tau}} \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right) + \right.$$

$$\left. + v_t(x+\xi, t) \int_{0}^{+\infty} d\tau \frac{\alpha\tau}{2\sqrt{\pi D\tau}} \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right) + \ldots \right\} =$$

$$= \alpha \int_{-\infty}^{+\infty} d\xi \left\{ v(x+\xi, t) \frac{1}{\sqrt{D\beta}} \exp(-|\xi|(\beta/D)^{1/2}) + \right.$$

$$\left. + v_t(x+\xi, t) \frac{1}{2\sqrt{D\beta^3}} (1 + |\xi|(\beta/D)^{1/2}) \exp(-|\xi|(\beta/D)^{1/2}) \right\} + O(\beta^{-5/2})$$

Подставляя это выражение в первое уравнение системы (3), получаем (сохраняя только главный член) следующую интегрально-дифференциальную систему уравнений:

$$u_t = \int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi) v(x+\xi, t) d\xi - \gamma(v) u - fu,$$

$$v_t = fu - hv, \tag{6}$$

где функция $\rho_0$ задается формулой

$$\rho_0(\xi) = \alpha\delta(\beta/D)^{1/2} \exp(-|\xi|(\beta/D)^{1/2}). \tag{7}$$

Заметим, что система (6) с интегральным членом может быть предложена непосредственно из феноменологических соображений.

Интегральный член в (6) может быть аппроксимирован дифференциальным, если мы разложим $v(x+\xi)$ в ряд Тейлора и оставим только первые четыре члена. Хотя этот прием не имеет строгого обоснования, он, по-видимому, дает первое «нетривиальное» пространственно-распределенное обобщение модели (1). Полагая

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, v(x+\xi, t)\, d\xi \cong \rho v(x, t) K v_{xx}(x, t),$$

где

$$\rho = \int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, d\xi = 2\alpha\delta, \quad K = \frac{1}{2}\int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, \xi^2\, d\xi = \frac{2\alpha\delta D}{\beta},$$

мы получаем систему с перекрестной («кросс-») диффузией (4). Линейный и кубический по $\xi$ члены исчезают вследствие четности функций $\rho_0$.

Линейной заменой переменных временного и пространственного масштабов можно преобразовать систему (4) к следующему безразмерному виду:

$$\begin{aligned} u_t &= \rho v - (v-1)^2 u - su + v_{xx}, \\ v_t &= u - hv, \end{aligned} \tag{8}$$

в котором локальная часть совпадает с системой (2). Заметим, что модель (4) была предложена также в [14] без объяснений и далее не исследовалась. Система (8) будет основным объектом анализа в следующих разделах.

## 3. Стоячая граница леса

Анализ модели (8) естественно начать с поиска пространственно-неоднородных стационарных решений: $u(x, t) = U(x)$, $v(x, t) = V(x)$. Эти решения удовлетворяют системе двух уравнений

$$\frac{d^2V}{dx^2} + \rho V - (V-1)^2 U - sU = 0,$$

$$U - hV = 0.$$

Второе уравнение является алгебраическим и позволяет найти функцию $U(x)$ при известной $V(x)$. Следовательно, проблема нахождения стационарных решений системы (8) сводится к анализу уравнения

$$\frac{d^2V}{dx^2} + \rho V - h(V-1)^2 V - shV = 0,$$

которое может быть переписано в виде системы двух дифференциальных уравнений первого порядка (где знак апострофа означает пространственную производную):

$$V' = W,$$
$$W' = shV + h(V-1)^2 V - \rho V. \tag{9}$$

Ограниченные решения (9) определяют профиль стационарных решений системы (8). Эта система лишь пространственным масштабом отличается от соответствующей системы для стоячей волны в модели (5), рассмотренной в [1]. Следовательно, можно использовать полученные там результаты для нашего анализа.

Система (9) допускает полный качественный анализ в силу своей гамильтоновой природы:

$$V' = \frac{\partial H}{\partial W},$$

$$W' = -\frac{\partial H}{\partial V},$$

где

$$H(V, W) = \frac{1}{2}(W^2 + [\rho - (s+1)h]V^2) - h\left(\frac{V^4}{4} - \frac{2V^3}{3}\right).$$

На рис. 2 представлены параметрический и фазовый портреты системы (9). Линии $D_1$ и $D_2$ являются бифуркационными. Положения равновесия системы (9) в области 1 имеют следующие координаты:

$$E_0 = (0, 0), \quad E_{1,2} = (V^0_{1,2}, 0),$$

где $V^0_{1,2} = 1 \pm \left(\frac{\rho - sh}{h}\right)^{1/2}$. Равновесия $E_0$ и $E_2$ являются седлами, а точка $E_1$ — центр. Ограниченные нетривиальные траектории системы (9) замкнуты либо соединяют седла.

Наиболее интересные решения соответствуют гетероклиническим траекториям, соединяющим седла. Орбита, идущая из седла $E_0$ в седло $E_2$, соответствует решению системы (8), имеющему форму стационарного фронта. Этот фронт соединяет нетривиальное устойчивое состояние леса с устойчивым тривиальным состоянием и, следовательно, может рассматриваться как простой математический образ границ одновидового леса с возрастной структурой (рис. 3). Уравнение кривой $Q$, на которой существует сепаратриса, соединяющая седла, может быть найдено аналитически из условия, что линия уровня гамильтониана $H=0$ проходит через седло $E_2$:

$$Q = \left\{(\rho, h) : \rho = \left(s + \frac{1}{9}\right)h\right\}. \tag{10}$$

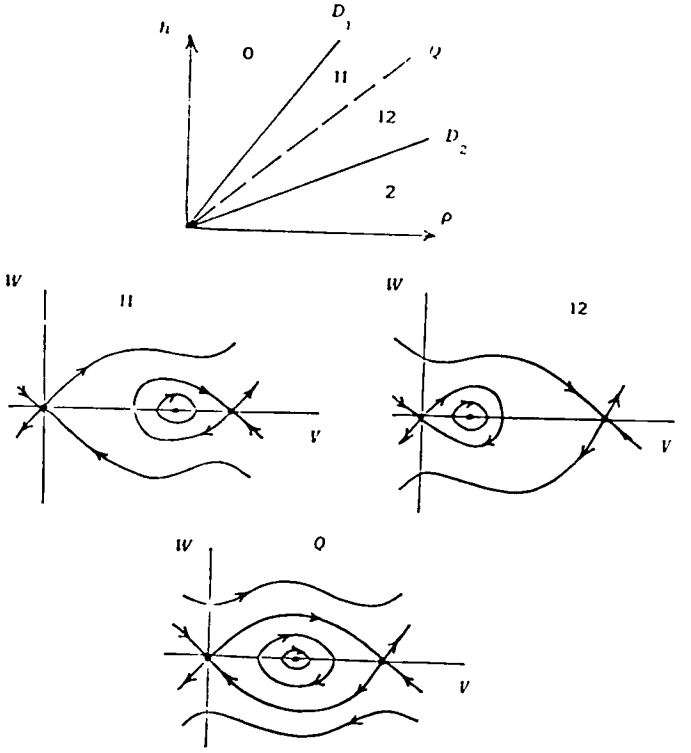



Рис. 2. Параметрический и фазовый портреты гамильтоновой системы (9), описывающей стоячую границу леса. На линии $Q$ система имеет гетероклиническую орбиту, соединяющую седла $E_0$ и $E_2$.

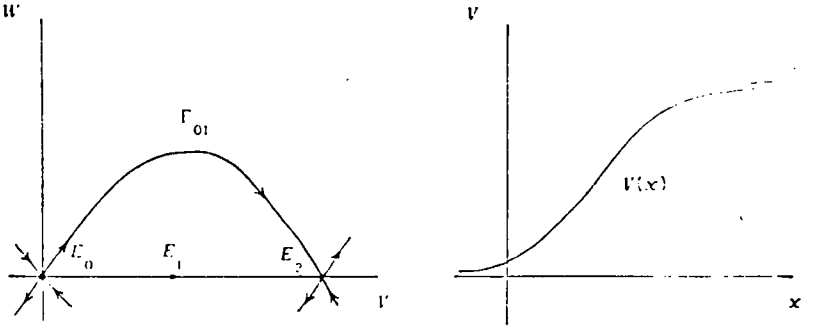



Рис. 3. Гетероклиническая орбита $\Gamma_{01}$ и соответствующая граница леса. С одной стороны от границы лес стремится к стационарному состоянию с ненулевыми возрастными классами, с другой стороны — нет деревьев.

Для значений параметров, удовлетворяющих (10), уравнение (9) может быть проинтегрировано аналитически [7], и функция $V(x)$ может быть явно выписана:

$$V(x)=\frac{4}{3}\left(1+\exp\left(-\frac{4}{3}(h/2)^{1/2}x\right)\right)^{-1}. \tag{11}$$

Итак, мы установили возможность существования *стоячей границы* для леса, моделируемого системой (8), но только при специальном соотношении параметров ($\rho$, $s$, $h$).

## 4. Движущаяся граница леса

Рассмотрим теперь задачу о существовании неоднородных решений (8), представляющих собой бегущие волны, распространяющиеся с ненулевой постоянной скоростью $c$: $u(x, t)=U(\xi)$, $v(x, t)=V(\xi)$, где $\xi=x+ct$. Эти решения удовлетворяют следующим уравнениям (где знак апострофа обозначает дифференцирование по $\xi$):

$$c\left(1-\frac{1}{c^2}\right)U'=\rho V-(V-1)U^2-sU-\frac{h}{c^2}(U-hV), \tag{12}$$

$$cV'=U-hV.$$

Легко показать, что при $c=1$ уравнение (12) не имеет решений, соединяющих устойчивые положения равновесия системы (2). Следовательно, можно ввести новый масштаб для $\xi$ и переписать (12) в виде следующей системы второго порядка:

$$\begin{aligned} U'&=\rho V-(V-1)U^2-sU-\frac{h}{c^2}(U-hV),\\ V'&=\left(1-\frac{1}{c^2}\right)(U-hV). \end{aligned} \tag{13}$$

Наконец, введя переменную

$$W=\left(1-\frac{1}{c^2}\right)(U-hV),$$

мы получаем следующую систему:

$$\begin{aligned} V'&=W,\\ W'&=[\rho-(s+1)h]\left(1-\frac{1}{c^2}\right)V+(s+h+1)W+\\ &+(V^2-2V)\left(W-h\left(1-\frac{1}{c^2}\right)V\right). \end{aligned} \tag{14}$$

Система (14) не может иметь замкнутых или гомоклинических орбит, так как дивергенция векторного поля, задаваемого ее

правой частью положительна. В области параметров $I$ (см. рис. 2) система (14) имеет три положения равновесия $E_k$, $k=0$, 1, 2 с теми же координатами, что и для системы (9). Более того положения равновесия $E_0$ и $E_2$ — седла. Если существуют значения параметров ($\rho$, $s$, $h$, $c$), при которых система (14) имеет гете-

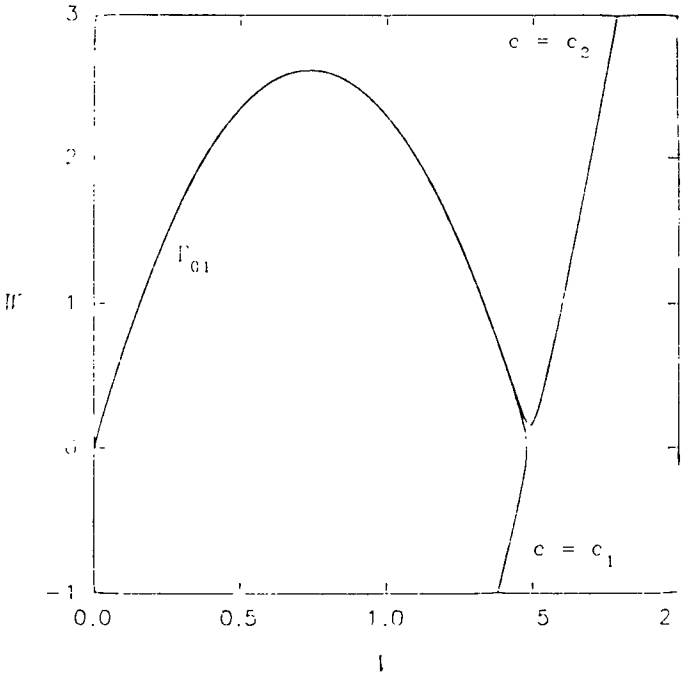



Рис. 4. Поведение неустойчивого многообразия $\Gamma_{01}$ седла $E_0=(0,0)$ системы (14) для $\rho=1{,}25$, $s=h=1$ и двух значений $c$: $c_1=0{,}1551$ и $c_2=0{,}1552$. При некотором промежуточном значении скорости имеется гетероклиническая орбита.

роклиническую орбиту, соединяющую седла $E_0$ и $E_2$, то для этих значений параметров система (8) имеет решение в виде движущегося фронта. Для фиксированных значений параметров ($\rho$, $s$, $h$) такая движущаяся граница может иметь только изолированные значения скорости распространения $c$. Заметим, что система (14) двумерна, в то время как соответствующая система для движущейся волны в модели (5), изучавшаяся в [1], была трехмерной.

Гетероклиническая орбита может быть найдена только численно, так как система (14) не является гамильтоновой. Численное исследование неустойчивого инвариантного многообразия $\Gamma_0$ седла $E_0$ показывает существование гетероклинической орбиты в (14). Например, поведение $\Gamma_{01}$ для $\rho=1{,}25$, $s=h=1$ и двух значений параметра $c$ ($c_1=0{,}1551$ и $c_2=0{,}1552$) показаны на рис. (близи седла многообразие аппроксимировалось при помощи со-

ответствующего собственного вектора). Следовательно, для упомянутых выше значений других параметров, существует скорость $c$: $c_1 < c < c_2$, при которой $\Gamma_{01}$ соединяет седла.

Гетероклиническая орбита седла была получена численно методом продолжения по двум параметрам, описанным в приложении . Результаты расчетов суммированы на рис. 5, где на плоско-

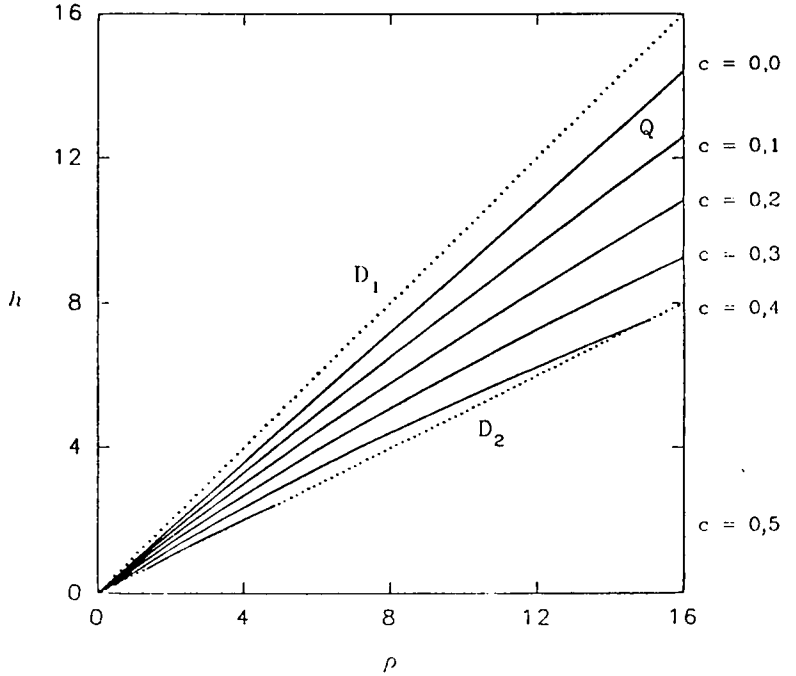



Рис. 5. Несколько изолиний постоянной скорости распространения $c > 0$ на плоскости $(\rho, h)$ для $s = 1$. Изолинии приближаются к линии $Q$ при $c \to 0$, каждая из них имеет две общих точки с линией $D_2$.

сти $(\rho, h)$ для фиксированного значения $s$ показаны несколько кривых $c = \text{const} < 0$ для системы (8). Все они расположены под бифукационной кривой $Q$ и напоминают линии постоянной скорости для модели (5) (см. [1]), однако каждая изолиния имеет теперь *две* общие точки с бифукационной кривой $D_2$, на которой они кончаются.

Таким образом, установлено существование *движущейся границы леса* в модели (4) и вычислена скорость распространения этой границы.

## 5. Заключительные замечания

В настоящей работе мы предложили модель (см. систему (4)) кросс-диффузионного типа с двумя взаимодействующими компонентами, качественно описывающую пространственно-временну́ю

динамику одновидового леса с возрастной структурой. Модель выводится из трехкомпонентной модели (3) «два возраста — семена», путем устранения «семенной» компоненты при помощи асимптотической процедуры.

Для модели (4) мы показали существование стационарных или движущихся границ, с одной «стороны» от которых лес находится в состоянии равновесия с ненулевыми плотностями возрастных классов, а с другой стороны деревьев рассматриваемого типа нет. Стационарная граница существует только при специальных значениях параметров (кривая $Q(10)$). Для других значений параметров граница распространяется в одном из двух направлений вдоль оси $x$.

Критические значения параметров определяются внутренними свойствами лесной экосистемы и внешними причинами. Например, при увеличении смертности деревьев $h$ из-за антропогенного воздействия возможно следующее поведение граница леса. Для начального значения параметра $h$ может существовать граница, распространяющаяся с положительной скоростью. В этом случае площадь леса увеличивается. С увеличением $h$ скорость границы уменьшается, и после пересечения линии $Q$ наблюдается фронт деградации (отрицательная скорость) и площадь леса уменьшается. Таким образом, наша модель, хотя и является чрезвычайно упрощенной, может предсказывать, до какой степени экотоны подвержены влиянию глобальных изменений, воздействующих на критические параметры леса.

Проблема устойчивости границ леса нуждается в специальном рассмотрении. Как установил Э. Э. Шноль (частное сообщение), стоячая граница леса, моделируемая уравнениями (4), всегда устойчива. Численные эксперименты с пространственно-распределенной моделью (4), выполненные Е. А. Ермаковой, демонстрирует сходимость к движущейся границе из широкого класса начальных условий.

Исследования поведения границы леса могут быть продолжены в различных направлениях. Представляется интересным проанализировать стоячие и движущиеся границы для трехкомпонентной модели (3) и сравнить их свойства с соответствующими решениями системы (4), представленными в данной статье. В рассмотренных рамках легко может быть промоделирована роль насекомых-вредителей подобно тому, как это было сделано в нашей предыдущей работе [8], путем добавления уравнения для вредителей и соответствующих членов в уравнении для леса. Можно также включить в модель динамику других видов и дополнительных возрастных классов.

Кроме того, модель (4), так же как упомянутая выше модель лес — вредитель [8], может быть идентифицирована на имеющихся данных.

Авторы благодарны проф. Э. Э. Шнолю из Института математических проблем биологии (НИВЦ) Российской Академии Наук

за полезные обсуждения и Е. А. Ермаковой из Института химической физики Российской Академии Наук за численные эксперименты с кросс-диффузионной моделью. Мы также благодарны проф. М. Гатто из Миланского технического университета, Италия, за прочтение рукописи статьи и сделанные замечания.

*ПРИЛОЖЕНИЕ*

## МЕТОД ПРОДОЛЖЕНИЯ ДЛЯ ГЕТЕРОКЛИНИЧЕСКИХ ТРАЕКТОРИЙ

В настоящем приложении мы описываем метод продолжения, использованный для численного нахождения линий постоянной скорости, о котором говорилось в п. 3. Этот метод есть комбинация подходов, использованных в [9 и 10].

Обозначим через $e^+$ собственный вектор седла $E_0$ системы (14), соответствующий его положительному собственному числу $\lambda_0^+ > 0$ и через $e^-$ собственный вектор седла $E_2$ соответствующий его отрицательному собственному числу $\lambda_2^- < 0$ (рис. 6). Пусть $(V(t, z_0), W(t, z_0))$ — решение (14), начинающееся в точке $z_0(V_0, W_0)$. Наконец, пусть $f(z)$ обозначает правую часть системы (14) и $J(z)$ — ее матрицу Якоби, вычисленную в точке $z(V, W)$. Все введенные выше объекты зависят от параметров системы.

Рассмотрим следующую систему 15 уравнений в $R^{16}$ с координатами ($E_0$, $E_1$, $E_2$, $e^+$, $e^-$, $\lambda_0^+$, $\lambda_2^-$, $\tau^+$, $\tau^-$, $\rho$, $h$):

$$
\begin{gathered}
f(E_0) = 0, \\
f(E_1) = 0, \\
f(E_2) = 0, \\
(J(E_0) - \lambda_0^+)\, e^+ = 0, \\
(J(E_2) - \lambda_2^-)\, e^- = 0, \\
\langle e^+, e^+ \rangle - 1 = 0, \\
\langle e^-, e^- \rangle - 1 = 0, \\
E_1 \cdot V - V(\tau^+, E_0 + \delta e^+) = 0, \\
E_1 \cdot V - V(\tau^-, E_2 + \delta e^-) = 0, \\
W(\tau^+, E_0 + \delta e^+) - W(\tau^-, E_2 + \delta e^-) = 0.
\end{gathered} \tag{П.1}
$$

Здесь $\tau_2 < 0 < \tau_1$ — моменты времени, необходимые для того, чтобы решения (14), начинающиеся в точках $\delta$-близких к седлам в направлениях собственных векторов, достигали трансверсального сечения $V = \text{const}$ проходящего через положение равновесия $E_1$ (см. рис. 6). Эта система уравнений определяет кривую $R^{16}$, проекция которой на плоскость $(\rho, h)$ дает искомую изолинию. Начальная точка на этой кривой определялась интегрированием неустойчивого инвариантного многообразия седла $E_0$.

Кривые вычислялись с помощью программы продолжения по параметрам BEETLE, разработанной Е. В. Николаевым в Институте математических проблем биологии (НИВЦ) РАН. До применения программы, оказалось возможным уменьшить размеренность задачи (П. 1), используя аналитические выражения для $E_0$, $E_1$, $E_2$ и т. д.).

Для контроля точности оказалось полезным зафиксировать значение и продолжать кривую в пространстве с параметром $h$, замененным на параметр $\delta$.

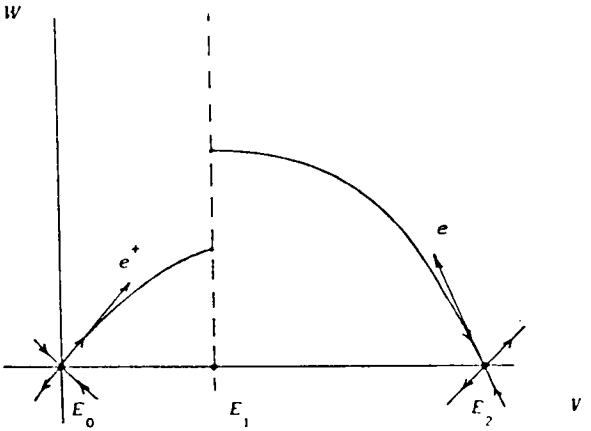



Рис. 6. К алгоритму продолжения гетероклинической орбиты.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Антоновский М. Я., Апонина Е. Я., Кузнецов Ю. А. Пространственно-временная структура границы разновозрастного леса: простейшая математическая модель. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, т. 12, с. 189—199.

2. Березовская Ф. С., Карев Г. П., Швиденко А. З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. М. ВНИИЦ по лесным ресурсам Госкомлеса СССР, 1991, 84 с.

3. Генри Д. Геометрическая теория полулинейных параболических уравнений. — М.: Мир, 1984.

4. Корзухин М. Д. Возрастная динамика популяций деревьев, являющихся сильными эдификаторами. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л. Гидрометеоиздат, 1980, т. 3, с. 162—178

5. Antonovsky M. Ya. Impact of the factors of the environment on the dynamics of populations (mathematical models). In: Comprehesive Analysis of the Environment, Proc. Soviet-American Symp., Tbilisi, 1974. L., Gidrometeoizdat 1975, pp. 218—230.

6. Antonovsky M. Ya., Corzukhin M. D. Mathematical modelling of economic and ecological-economic processes. In: Integrated Global Monitoring of Environmental Pollution, Proc., 2nd International Symp., Tbilisi, USSR, 1981 L., Gidrometeoizdat, 1983, pp. 353—358.

7. Antonovsky M. Ya., Aponina E. A., Kuznetsov Yu. A. On the stability analisis of the standing forest boundary. WP-91-010, International Institute for Applied Systems Analisis, Laxenburg, Austria (1991).

8. Antonovsky M. Ya., Fleming R. A., Kuznetsov Yu. A. Clark W. C. Forest-pest interaction dynamics: The simplest mathematical models. — Theor. Pop. Biol., 37, 343—357 (1990).

9. Friedman M. J., Doedel E. J. Numerical computation and continuation of invariant manifolds connecting fixed points. — SAIM J. Numer. Anal. 28, 789—808 (1991).

10. Kuznetsov Yu. A. Computation of invariant manifolds bifurcations In: Continuation and Bifurcations. Numerical Techniques and Applications

Roose D. *et al.* (eds). The Netherlands: Kluwer Academic Publishers 1990, pp. 183—195.
11. Naiman R. J., Decamps H. (eds). The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones. Man and the Biosphere, 4. Carnforth: Parthenon, 1990.
12. Okubo A., Levin S. A. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. — Ecology 70(2), 329—338 (1989).
13. Prentice I. C., *et al.* Developing a Global Vegetation Dynamics Model: Results of IIASA Summer Workshop. RR-89-7, International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria (1989).
14. Samarskaya E. A. Forest-pest interaction dynamics in temporal and spatial domains. WP-89-16. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria (1989).
15. Silvertown J. W. Introduction to Plant Population Ecology. London and New York: Longman, 1982.
16. Shugart H. Theory of Forest Dynamics: The Ecological Implications of Forest Succession Models. New York: Springer-Verlag, 1984.

## THE CROSS-DIFFUSION MODEL OF FOREST BOUNDARY DYNAMICS

***Yu. A. Kusnetzov, V. N. Biktashev, E. A. Aponina***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS, International Forest Institute*

***M. Ya. Antonovsky***

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

A mathematical model of a mono-species forest is presented in the paper. The age structure is described by two age groups. Seeds production and dispersal are taken into account. Initially the reaction-diffusion model was employed. An assymptotic technique was used to reduce the model dimension and to produce the simplified model. The existence of standing and travelling wave front solutions describing the forest boundary was shown for the latter model. On the basis of the analysis possible changes in forest boundary dynamics caused by anthropogenic impact are discussed.

## ОПЫТ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ РАЗНООБРАЗИЯ НАДВИДОВОГО ТАКСОНА

***А. В. Марков, Е. Б. Наймарк***

*Палеонтологический институт РАН*

Предлагаемая здесь имитационная модель разнообразия отличается от предшествующих аналогов тем, что она опирается на системную концепцию высших таксонов [14]. Согласно этой кон-

цепции, субъединицы надвидового таксона эволюционируют совместно и взаимосвязанно и свойства высшего таксона не сводятся к сумме свойств входящих в него групп. Целостность таксона обусловливается функционированием субъединиц таксона в пределах общей адаптивной зоны [13, 15]. Вымирание части субъединиц влечет за собой ускоренное появление новых субъединиц, а заполнение адаптивной зоны ведет к замедлению видообразования и косвенным образом стимулирует вымирание субъединиц таксона. Предлагаемая в настоящей работе модель динамики разнообразия ориентирована именно на системную концепцию организации высшего таксона.

Некоторые количественные аспекты эволюционных процессов исследовались нами ранее на разнообразном палеонтологическом материале по таким группам, как морские ежи, археоциаты, брахиоподы, мшанки, кораллы, головоногие моллюски [2—8, 10, 12]. В ходе предыдущих исследований была подтверждена высказанная В. В. Черныхом [14] гипотеза о том, что надвидовые таксоны часто изменяются в процессе эволюции как целостные объекты. Было выдвинуто предположение о том, что эта целостность определяется не только сходством и родством видов, но и их актуальным взаимодействием в процессе эволюции.

## Описание модели

Модель имитирует процессы появления и вымирания субъединиц таксона надвидового (условно-семейственного) ранга. В модели не предусмотрены критерии точного определения ранга таксона. Поэтому модельный таксон можно назвать и родом, и семейством, и отрядом и т. д.

Основным понятием, используемым для построения модели, является понятие адаптивной зоны. Адаптивной зоной таксона здесь считается разнообразие условий, которое потенциально устроило бы представителей таксона, далее адаптивная зона называется еще суммарным экологическим пространством. Такое понимание адаптивной зоны согласуется со взглядами других авторов [17], с той разницей, что в предлагаемой модели акцентируется возможность неполного использования таксоном своей адаптивной зоны, которая понимается именно как потенциальное, а не реальное жизненное пространство. Главным исходным параметром, задаваемым в начале работы модели, является размер адаптивной зоны семейства (константа $Az$). Очевидно, что в природе размеры адаптивной зоны таксона могут изменяться под воздействием внешних факторов. Так, регрессии, похолодания, развитие конкурирующих групп являются факторами, приводящими к сжатию адаптивной зоны таксона бентосных животных. Трансгрессии, потепления и вымирание конкурирующих групп могут расширять эту адаптивную зону. Однако, по всей видимости, в истории многих групп имелись продолжительные периоды, когда размеры их адаптивных зон оставались примерно постоянными.

Поэтому в модели величина адаптивной зоны рода полагается постоянной, хотя имеется возможность произвольного изменения этой величины в ходе реализации модели.

Следует различать потенциальное (максимально возможное) экологическое пространство семейства (константа $Az$) и реально занимаемое (переменная $A$). Объем реально занимаемых экологических ниш ($A$) в модели непрерывно меняется в зависимости от текущего числа родов ($n$) и размеров родовых экологических ниш ($a_i$). Разность между потенциальной адаптивной зоной и ее реализованной частью характеризует текущий объем свободного (незанятого) экологического пространства в адаптивной зоне семейства ($A_{max}$):

$$A_{max} = Az - A.$$

Вторым исходным понятием модели является минимальное экологическое пространство, необходимое для существования модельного рода, которое выражается постоянной $A_{min}$.

Модельное семейство состоит из родов. Каждый $i$-й модельный род описывается двумя характеристиками.

1. Размером адаптивной зоны рода (константа $az_i$). Она отражает потенциальное экологическое пространство, которое может быть занято родом. Величина $az_i$ не может превышать $Az$.

2. Размером реализованной части адаптивной зоны рода, или текущим объемом экологической ниши, занимаемой родом — переменная $a_i$. Сумма занимаемых ниш всех родов семейства не может превышать величину адаптивной зоны рода: $\sum_{i=1}^{n} a_i \leqslant Az$. В противном случае произойдет как бы образование нового семейства, что в данной модели не предусматривается. С другой стороны, величина реализованной части адаптивной зоны рода ($a_i$) не может быть меньше $A_{min}$, поскольку в этом случае род оказывается нежизнеспособным, т. е. оставшееся в его распоряжении жизненное пространство недостаточно для поддержания существования рода. Размер экологической ниши, занимаемой родом, считается здесь мерой специализированности рода: небольшая $a_i$ соответствует узкоспециализированным родам, тогда как неспециализированные роды имеют большую величину $a_i$.

Блок-схема модели представлена на рис. 1. Модельное семейство обозначается на рисунке кругом, площадь которого соответствует размеру адаптивной зоны семейства ($Az$). Роды символизируются секторами круга. Площадь сектора — адаптивная зона рода ($az_i$). Заштрихованная часть сектора изображает реализованную часть адаптивной зоны рода ($a_i$). Вся незаштрихованная площадь круга составляет в совокупности свободное экологическое пространство ($A_{max}$). На схеме показана последовательность моделируемых эволюционных событий, происходящих с одним из родов. Для удобства этот род на рисунке изображен самым большим сектором.

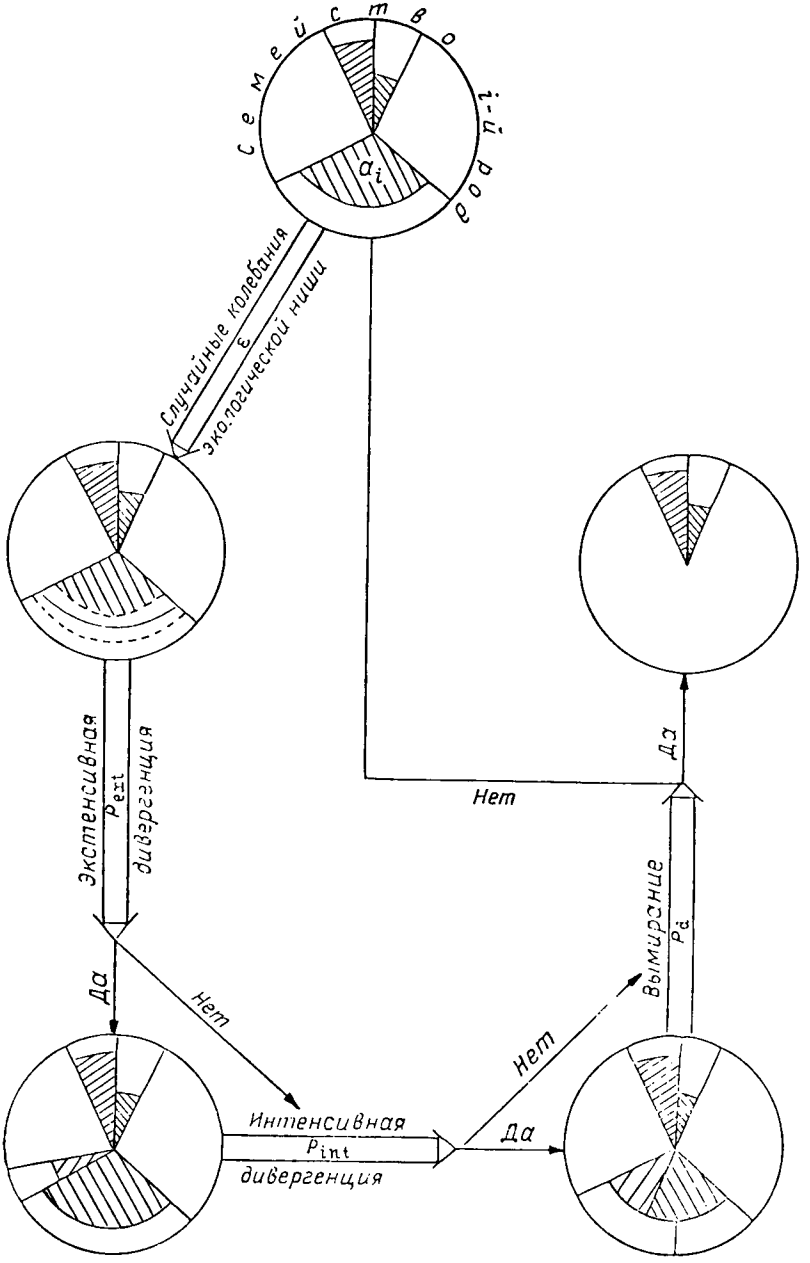



Рис. 1. Блок-схема модели (пояснения в тексте).

В модельном семействе происходят четыре основных эволюционных процесса.

1. *Экстенсивная дивергенция.* Под этим термином подразумевается возникновение новых родов путем выхода в незанятую часть адаптивной зоны семейства. В результате экстенсивной дивергенции род-предок не исчезает, и его характеристики остаются прежними. Новый род, образно говоря, отпочковывается от старого, уходя в новую нишу. Предполагается, что вероятность экстенсивной дивергенции (переменная $P_{ext}$) положительно зависит как от $a_i$ предка, так и от $A_{max}$. Это означает, что узкие специалисты имеют меньше шансов освоить новую среду обитания, чем неспециализированные формы. Кроме того, вероятность экстенсивной дивергенции тем выше, чем больше незанятого экологического пространства имеется в данный момент в адаптивной зоне семейства. Последнее утверждение соотносится с известным фактом, что в начале истории практически любой группы очень быстро возникают целые букеты новых таксонов, затем образование новых таксонов, особенно неспециализированных, приостанавливается.

Вероятность экстенсивной дивергенции $0 \leqslant P_{ext} \leqslant 1$. Верхний предел $P_{ext}$, по всей вероятности, специфичен, т. е. зависит от характеристик конкретной группы. Обозначим этот предел $m2$. Ясно, что $m2$ тоже изменяется от 0 до 1. Целесообразно предположить, что наличие свободного пространства и специализация могут поразному влиять на ход экстенсивной дивергенции у разных групп. Это различие отражается параметром $k2$. Простейшая функция, учитывающая все перечисленные условия, следующая:

$$P_{ext} = \frac{m2 A_{max} a_i^{k5}}{A_{max} a_i^{k5} + k2},$$

где $a_i$ — размер экологической ниши, занимаемый родом-предком; $m2$, $k2$ — коэффициенты, $k5$ — параметр, указывающий в какой степени специализация предковой формы препятствует появлению неспециализированных потомков.

Имея подсчитанную вероятность экстенсивной дивергенции, принимается решение о том, произойдет ли от $i$-го вида экстенсивным путем новый вид. Эта операция моделируется как испытание по схеме Бернулли.

Если экстенсивная дивергенция осуществляется, то задается величина адаптивной зоны нового рода ($az_i$). Она задается как случайное число в диапазоне от 0 до $A_{max}$. Размер экологической ниши, т. е. реализованная часть адаптивной зоны, занимаемая новым родом ($a_i$), задается случайным числом в диапазоне от 0 до величины адаптивной зоны этого рода ($az_i$). Если величина $a_i$ оказывается при этом меньше $A_{min}$, то новый род признается нежизнеспособным и дивергенция не происходит. В противном случае появляется род с указанными параметрами. После этого величина свободного экологического пространства в адаптивной зоне семейства ($A_{max}$) пересчитывается: из старого значения вычитается величина $a_i$ вновь появившегося рода.

2. *Интенсивная дивергенция*: возникновение двух новых родов на месте одного старого путем дробления исходной ниши. В результате интенсивной дивергенции род-предок исчезает. Два новых рода делят между собой адаптивную зону и экологическую нишу предка.

В модели полагается, что вероятность дивергенции путем дробления ниш повышается по мере заполнения адаптивной зоны семейства. Иными словами, чем меньше остается свободного экологического пространства ($A_{max}$), тем выше вероятность появления узкоспециализированных форм. Данное предположение основано на том, что в ходе развития группы по мере заполнения адаптивного пространства повышается скорость вымирания, которая отрицательно коррелирует с экспертными оценками специализированности [8]. Вероятность интенсивной дивергенции изменяется от 0 до 1. Верхний предел варьирования ($m3$) зависит от свойств семейства и $0 \leqslant m3 \leqslant 1$. Форма зависимости величины $P_{int}$ от размеров свободного экологического пространства тоже специфична для каждого конкретного семейства и регулируется параметром $k3$. В простейшем виде все эти ограничения учитываются функцией:

$$P_{int} = m3/(k3A_{max} + 1),$$

где $m3$ и $k3$ — коэффициенты.

Принятие решения об осуществлении интенсивной дивергенции после определения вероятности этого события происходит так же, как и в случае экстенсивной дивергенции.

Интенсивная дивергенция осуществляется так: вычисляется размер экологической ниши ($a_i$) первого из двух новых родов как случайное число в диапазоне от 0 до $a_i$ предка; $a_i$ второго нового рода — как разность $a_i$ предка и $a_i$ первого нового рода. Если $a_i$ хотя бы одного из двух новых родов оказывается меньше $A_{min}$, дивергенция не происходит и род-предок сохраняется. Размер адаптивной зоны ($az_i$) первого нового рода вычисляется как сумма $a_i$ этого рода и случайного числа в диапазоне от 0 до разности $az_i$ предка и $a_i$ первого нового рода; $az_i$ второго нового рода определяется как разность $az_i$ предка и $az_i$ первого нового рода. Таким образом, процедура устроена так, что как $a_i$, так и $az_i$ предка оказываются поделенными случайным образом между двумя новыми родами, причем $a_i$ новых родов не могут быть меньше $A_{min}$, а $az_i$ каждого вида не может быть меньше $a_i$ этого рода.

3. *Колебания размеров экологической ниши, занимаемой родом.* Модельные роды имеют постоянную величину адаптивной зоны $az_i$ и переменный размер экологической ниши $a_i$. Вне зависимости от процессов дивергенции $a_i$ каждого рода может изменяться со временем: роды могут становиться в среднем более или менее специализированными вследствие некоторых изменений внутриродовой структуры. Варьирование величины экологической ниши рода осуществляется путем прибавления к переменной $a_i$ каждого рода на каждом шаге поправочной величины $\varepsilon$. Предпо-

лагается, что расширению экологической ниши рода способствуют три фактора: 1) наличие значительного незанятого экологического пространства в адаптивной зоне семейства (большая величина $A_{max}$); 2) эволюционно-экологические потенции вида, определяемые, вероятно, его генофондом (большая $az_i$); 3) размеры уже занимаемой родом экологической ниши (большая $a_i$). Последняя зависимость фактически задает особую связь в процессах специализации и деспециализации вида: чем меньше экологическое пространство, занимаемое видом, тем вероятнее дальнейшая специализация. Данному предположению соответствует, в частности, ряд фактов, которые обычно рассматриваются как проявление «ортогенеза»: направленного возрастания специализации в ряду последовательных форм. Величина $\varepsilon$ вычисляется для каждого рода и на каждом шаге по формуле

$$\varepsilon = \Omega m1 \frac{(az_i - A_{min})\, az_i A_{max} a_i}{k1 + az_i A_{max} a_i} - (a_i - A_{min}),$$

где $m1$, $k1$ — коэффициенты, $\Omega$ — случайное число от 0 до 1. Вычисляемая величина $\varepsilon$ такова, что новое значение $a_i$ не может быть меньше $A_{min}$ или больше $az_i$.

4. *Вымирание рода.* Вероятность вымирания вычисляется для каждого рода на каждом шаге. Предполагается, что вероятность вымирания узкоспециализированных родов выше, чем неспециализированных. Так, обнаруживается прямая зависимость между скоростью вымирания, вычисленной как показатель экспоненциальной линии выживания, и экспертными оценками специализированности у брахиопод и морских ежей [5, 7]. Кроме того, вероятность вымирания повышается по мере заполнения адаптивной зоны семейства. Это предположение согласуется с тем фактом, что в молодых группах, в которых еще много незаполненного экологического пространства, устойчивость родов и видов весьма высока. Также и после трансгрессий, в результате которых увеличивается величина свободного адаптивного пространства, начинают появляться устойчивые роды [6, 7]. Иначе говоря, в те периоды, когда таксон имеет достаточно незанятого пространства в адаптивной зоне, вероятность вымирания новых родов или видов невелика и наоборот.

Таким образом, в модели вероятность вымирания рода ($P_d$) при $0 \leqslant P_d \leqslant 1$ связана отрицательной зависимостью с величинами $A_{max}$ и $a_i$ и вычисляется по формуле

$$P_d = m4/(k4 A_{max} a_i + 1),$$

где $m4$ — специфичный для семейства верхний предел вероятности вымирания, $0 < m4 < 1$, и $k4$ — коэффициент, определяющий форму зависимости величины $P_d$ от специализированности таксона и величины $A_{max}$.

Принятие решения о вымирании производится путем вероятностных испытаний по схеме Бернулли.

Обычно вероятность вымирания таксонов в моделях связывается с понятием приспособленности и с естественным отбором. В нашей модели приспособленность не задается и естественный отбор не имитируется. Авторы разделяют мнение ряда специалистов о том, что макроэволюционные процессы часто имеют неадап-

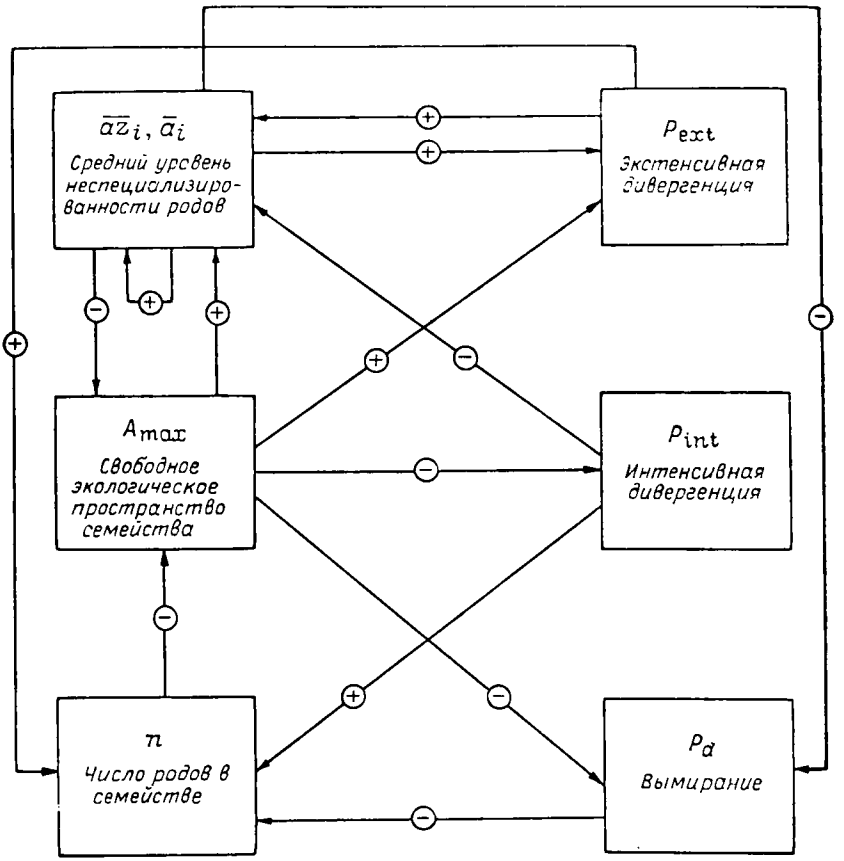



Рис. 2. Схема взаимосвязей эволюционных процессов в модели.

Знак «+» — положительные связи, знак «-» — отрицательные связи.

тивный характер и, как указывалось выше, вероятность вымирания таксона в первую очередь связана с объемом используемого «пространства ресурсов» и в значительно меньшей степени — с эффективностью его использования [6, 18].

Взаимодействие родов в модели (рис. 2) осуществляется через переменную $A_{max}$, которая отражает объем незанятого на текущий момент экологического пространства в адаптивной зоне семейства. Динамика всех четырех процессов, происходящих в модельном семействе, так или иначе связана с $A_{max}$. Вероятность

экстенсивной дивергенции ($P_{ext}$) положительно зависит от размеров экологической ниши рода ($a_i$) и от объема свободного экологического пространства в адаптивной зоне семейства ($A_{max}$). В результате процесса экстенсивной дивергенции $A_{max}$ уменьшается, а средний размер экологической ниши, занимаемой родом ($a_i$ среднее), увеличивается (или, что то же самое, уменьшается средний уровень специализированности родов). Вероятность интенсивной дивергенции ($P_{int}$) отрицательно зависит от $A_{max}$. Интенсивная дивергенция приводит к появлению родов с низкими значениями $a_i$, т. е. узкоспециализированных ($a_i$ среднее уменьшается). Вероятность вымирания ($P_d$) отрицательно зависит от $A_{max}$ и $a_i$. Вымирание приводит к увеличению $A_{max}$ (экологическое пространство освобождается). Величина $a_i$ (размер экологической ниши) каждого рода может меняться, причем прирост $a_i$ положительно зависит от $A_{max}$ и от самой величины $a_i$.

Для реализации описанной модели необходимо задать (или вычислить) следующие исходные параметры:

1) две основные константы — $Az$ (адаптивная зона семейства) и $A_{min}$ (минимальная экологическая ниша, в которой возможно существование рода);

2) четыре коэффициента, задающих максимальную вероятность для четырех протекающих в модели процессов: $m1$ (специализация — деспециализация рода), $m2$ (экстенсивная дивергенция), $m3$ (интенсивная дивергенция), $m4$ (вымирание); $0 \leqslant m1, m2, m3, m4 \leqslant 1$;

3) пять коэффициентов, регулирующих характер зависимости скоростей процессов от размеров адаптивной зоны и экологической ниши: $k1, k2, k3, k4, k5 > 0$;

4) начальные характеристики первого рода модельного семейства: $az_i$ и $a_i$.

Шаг модели принимался условно 5 млн. лет. Тогда можно задавать параметры модели, ориентируясь на известную среднюю величину или порядок результирующих характеристик — число родов в семействе, продолжительность существования таксона, коэффициент мгновенной скорости вымирания и т. д. В нашем распоряжении находились эти сведения по морским ежам, брахиоподам, мшанкам, археоциатам и наутилоидеям. Предварительные исследования показали, что $0{,}02 \leqslant m1, m2, m3, m4 \leqslant 1$, причем $m1, m2, m4 < m3$; $k5 < 6$; $k4 > k3 > k1, k2$.

Заметим, что каждый модельный таксон, так же как и реальный, характеризуется уникальным набором параметров и этот набор является, по сути, количественным описанием исследуемого таксона.

На выходе модели рассматривались величины $A_{max}$ и $A$, число субъединиц таксона, их возраст, размеры потенциальных адаптивных зон и реально занимаемых ниш, а также параметры линии выживания субъединиц.

## Филогенез модельного семейства

Во всех модельных экспериментах основные константы ($Az$ и $A_{min}$) полагались одинаковыми и равными соответственно 4,0 и 0,01 усл. ед. Предварительно было установлено, что ни абсолютная величина этих констант, ни их соотношение не влияют на принципиальный ход эволюции модельного семейства. Единственное условие — $Az$ должна на несколько порядков превосходить $A_{min}$, чтобы в модельном семействе могло одновременно существовать значительное число родов.

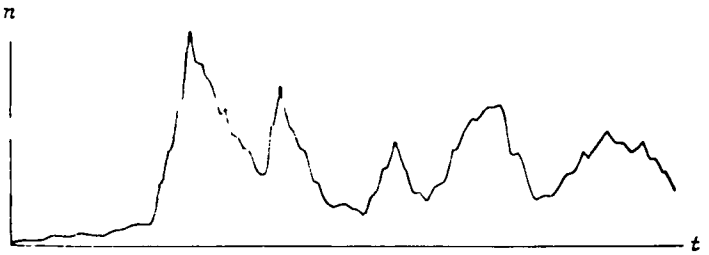



Рис. 3. График динамики разнообразия модельного семейства. $n$ — число видов, $t$ — время.

Оказалось, что при самых разных начальных параметрах (почти при всех допустимых значениях) поведение модельного семейства относительно однообразно.

Исходное семейство дивергирует: число родов достигает некоторого максимального уровня, зависящего от параметров, после чего наступает период гомеостаза. Этот стабильный период сопровождается более или менее значительными колебаниями числа родов и длится неопределенно долгое время (рис. 3). Самопроизвольного вымирания семейства не происходит; всякий спад разнообразия рано или поздно сменяется новым подъемом. От исходных параметров зависят лишь средний уровень разнообразия, период и амплитуда автоколебаний вокруг этого среднего значения и продолжительность интервала времени между появлением первого рода и достижением устойчивого уровня разнообразия.

Рассмотрим более подробно процессы, происходящие в модельном семействе (рис. 4). В исходном состоянии модельное семейство представлено одним родом, который характеризуется сравнительно большими значениями $az_i$ и $a_i$. Это означает, что первый род обладает какой-то апоморфией, открывающей значительные эволюционно-экологические возможности (адаптацией широкого профиля); степень специализации рода низкая, в адаптивной зоне много незанятого экологического пространства.

Ситуация, подобная исходной, периодически возобновляется в ходе филогенеза модельного семейства. Это случается во время спадов числа родов, когда разнообразие снижается. Длитель-

ность фазы варьирует от цикла к циклу даже при одних и тех же начальных параметрах.

Следующий (второй) этап эволюции модельного семейства можно назвать фазой роста или увеличения разнообразия. Этот этап подразделяется на два подэтапа. В течение первого из них (фаза экстенсивной дивергенции) появляются преимущественно формы с адаптациями широкого профиля, что соответствует боль-

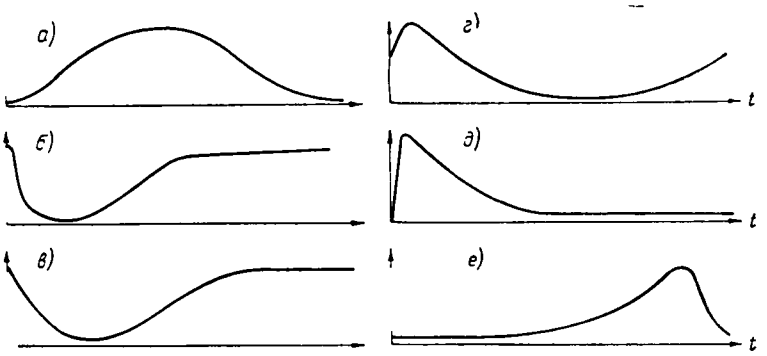



Рис. 4. Обобщенная схема одного филогенетического цикла модельного семейства.

*а* — число родов; *б* — средний возраст родов; *в* — объем свободного экологического пространства в адаптивной зоне семейства; *г* — средний размер экологической ниши, занимаемой одним родом; *д* — удельная скорость появления родов; *е* — удельная скорость вымирания родов; *t* — время.

шим значениям $az_i$. Параллельно идет и интенсивная дивергенция, в ходе которой формы постепенно специализируются. Однако в целом вновь появляющиеся роды характеризуются большими средними величинами $az_i$ и $a_i$. Скорость появления родов в этой фазе максимальна и значительно превышает скорость вымирания. Число родов возрастает. Это продолжается до тех пор, пока адаптивная зона семейства не оказывается в значительной степени заполненной ($A_{max}$ приближается к нулю). Когда свободное экологическое пространство сужается, начинается фаза интенсивной дивергенции. Этот период характеризуется почти полным прекращением экстенсивной дивергенции; роды, возникающие в это время, в основном более специализированы, чем их предки. Средний уровень специализации родов быстро увеличивается, а $A_{max}$ остается на прежнем (минимальном) уровне, поскольку интенсивная дивергенция на эту величину не влияет. Скорость вымирания родов постепенно возрастает, скорость появления снижается, но все еще превосходит скорость вымирания. Число родов продолжает расти, пока не приближается к своему максимуму.

Третий этап эволюции модельного семейства можно назвать фазой расцвета. Число родов устанавливается на максимальном уровне. Скорости появления и вымирания родов примерно равны, однако новые роды появляются в основном путем интенсивной

дивергенции, а экстенсивная дивергенция останавливается. Средний уровень специализации родов достигает максимума. Вымирают в основном молодые роды, поскольку они в среднем более специализированы, чем старые. В результате средний возраст родов в семействе увеличивается.

Четвертый этап эволюции модельного семейства можно назвать фазой упадка или снижения разнообразия. Он соответствует внутреннему, или эндогенному, кризису таксона, обусловленному далеко зашедшим процессом специализации при заполненности большинства экологических ниш. Экстенсивная дивергенция не происходит, поскольку величина $A_{max}$ по-прежнему низка. Интенсивная дивергенция тоже прекращается, поскольку роды уже достигли высокого уровня специализации. Скорость появления родов минимальна. Скорость вымирания, напротив, максимальна, что также объясняется высокой степенью специализации форм. Число родов сокращается. Вымирают по-прежнему в основном молодые роды, в результате чего средний возраст родов увеличивается до максимума. За счет того что вымирание затрагивает в первую очередь наиболее специализированные роды, в семействе понемногу начинается общая деспециализация. Фаза упадка продолжается до тех пор, пока в адаптивной зоне семейства не освободится такое количество экологического пространства, которое достаточно для значительного замедления вымирания и возобновления процесса экстенсивной дивергенции. В зависимости от параметров моменты прекращения вымирания и начала экстенсивной дивергенции могут быть разделены более ($k4$ на два порядка выше $k2$) или менее ($k4$ на порядок выше $k2$) длительным интервалом времени, в течение которого число родов в семействе минимально (реликтовая фаза). При значительном диапазоне начальных параметров реликтовая фаза может отсутствовать вовсе.

После возобновления экстенсивной дивергенции в семействе снова появляются неспециализированные формы с адаптациями широкого профиля, и весь цикл повторяется.

Наконец, при определенных исходных параметрах модельное семейство может вымереть и самостоятельно, пройдя один или несколько циклов развития (рис. 5). Это происходит только в том случае, если задать сильную тенденцию к специализации ($k3=6$, $m3=1$) и поставить вероятность экстенсивной дивергенции в сильную обратную зависимость от степени специализации семейства ($k5=4$ и более). Фактически такие параметры означают, что специализированные роды с малой вероятностью будут осваивать новые ниши: процесс специализации становится необратимым. Такая гиперспециализация и, как следствие, полная потеря эволюционной пластичности, по-видимому, может появиться в действительности, но вместе с этим известны факты деспециализации, педоморфоза и происхождения новых крупных таксонов от специализированных предков. Из этого можно заключить, что, по всей видимости, вероятность самопроизвольного вымирания крупных таксонов по чисто внутренним причинам в природе невелика.

Фазы, проходимые модельным семейством в процессе эволюции, целиком соответствуют тем фазам, которые были выявлены в филогенезе «усредненного» семейства морских ежей отряда Spatangoida [4], а также в филогенезе класса Regulares (археоциаты) [10], отряда Trepostomida (мшанки) и ряда других групп. Например, динамика разнообразия класса правильных археоциат, существовавших в нижнем кембрии, описывается типичной куполо-

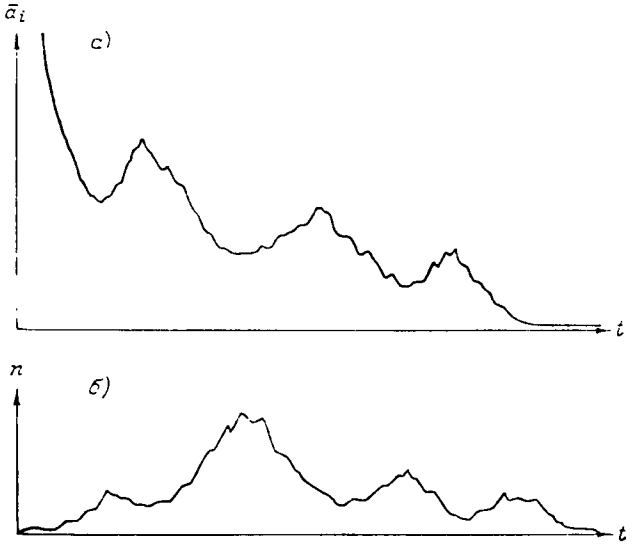



Рис. 5. Самопроизвольное вымирание модельного рода в случае необратимости процесса специализации форм.

*а* — средний размер экологической ниши, занимаемой одним видом; *б* — число видов; *t* — время.

образной кривой. В течение томмотского века и начале атдабанского протекала фаза экстенсивной дивергенции: число родов резко возросло, средняя продолжительность существования родов в это время была велика, эндемиков еще не было. Все это свидетельствует о низкой специализации родов. Скорость появления родов максимальна, скорость вымирания практически равна нулю. С середины атдабанского века и до середины ботомского роды образовывались, вероятно, интенсивным путем. Признаки этой фазы также соответствуют модельным: число родов возрастает, скорость вымирания резко возрастает, скорость появления снижается, продолжительность существования родов и степень эндемизма, указывающие на специализированность таксона, снижаются. Кроме того, в это время практически прекращается появление морфологических новообразований, что, на наш взгляд, тоже свидетельствует о прохождении именно интенсивной фазы филогенеза. Фаза расцвета археоциат ограничена серединой ботомского века: число

родов максимально, средняя продолжительность существования родов снижается, а в конце ботомского века немного увеличивается, появление родов останавливается. В тойонском веке группа вступила в фазу упадка, когда число родов, средняя продолжительность жизни снижаются, скорость вымирания возрастает. В конце тойонского века эта группа полностью вымерла.

Основное отличие модельных таксонов от реальных заключается в том, что реальные роды и семейства обычно (хотя и далеко не всегда) полностью вымирают в конце первого цикла. В модельном же семействе в конце фазы упадка (или после более или менее длительной реликтовой фазы) начинается регенерация. Однако при внимательном рассмотрении это различие оказывается скорее мнимым. Дело в том, что в модельном семействе регенерация происходит в результате появления неспециализированных форм с широкими эволюционно-экологическими возможностями. Будь эти модельные роды настоящими, их, скорее всего, описали бы как новое семейство, а старое оказалось бы вымершим или продолжающим существование в реликтовой фазе.

Кроме того, необычная устойчивость модельного семейства, несомненно, в значительной степени объясняется тем, что его эволюция моделируется полностью изолированно от других таксонов. Поэтому когда во время фазы упадка большая часть адаптивной зоны семейства освобождается, это экологическое пространство остается незанятым. В природе же весьма высока вероятность того, что освободившиеся ниши будут освоены представителями других таксонов. К тому же необходимо учитывать, что реальные надвидовые таксоны действительно обладают способностью к регенерации разнообразия после частичного вымирания. В качестве примера можно привести регенерацию класса Echinoidea после вымирания на рубеже палеозоя и мезозоя, когда единственный выживший род Miocidaris явился прародителем всей мезокайнозойской фауны морских ежей [6]. Наблюдаемое закономерное вымирание реальных родов и семейств, а также многих отрядов и некоторых классов в конце фазы упадка скорее всего объясняется конкурентным давлением со стороны других групп, представители которых способны быстрее занимать освобождающиеся участки экологического пространства.

Результаты работы модели дают представление о распределении продолжительностей существования модельных родов. Классическим методом такого исследования является построение линий выживания [11]. Линия выживания модельных родов имеет вид экспоненты (рис. 6), которая разделяется на три участка, соответствующих «молодым», «зрелым» и «старым» родам. Наибольшая скорость вымирания, вычисленная как показатель степени экспоненты, характерна для молодых родов, наименьшая — для зрелых, средняя — для старых. Например, при следующем наборе исходных параметров: $k1=0{,}05$; $k2=0{,}1$; $k3=6$; $k4=20$; $k5=0{,}4$; $m1=0{,}05$; $m2=0{,}05$; $m3=1$; $m4=0{,}3$ — коэффициент удельной скорости вымирания молодых родов (возраст от 0 до 20 условных

млн. лет.) составляет —0,053 млн. лет$^{-1}$ при коэффициенте корреляции 0,91, для зрелых родов (возраст от 20 до 80 усл. млн. лет) —0,028 млн. лет$^{-1}$ при коэффициенте корреляции 0,86, для старых родов (возраст свыше 80 усл. млн. лет) —0,31 млн. лет$^{-1}$ при коэффициенте корреляции 0,74.

Таким образом, в модели молодые роды обладают наименьшей устойчивостью; вероятность их вымирания высока. С достижением «зрелости» вероятность вымирания снижается, а затем — снова возрастает. Эти результаты примечательны в первую очередь тем, что они полностью совпадают с данными, полученными авторами

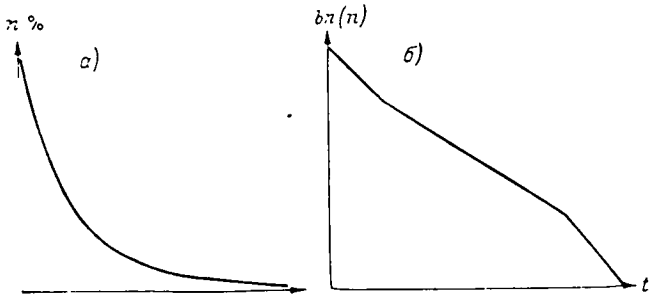



Рис. 6. Линия выживания модельных родов.

*а* — число родов (%), доживших до возраста *t*; *б* — логарифмическая шкала.

при анализе линий выживания реальных родов в названных выше группах беспозвоночных [2, 3, 6, 8]. Например, линия выживания родов морских ежей представляет собой экспоненту с тремя участками, мгновенная скорость вымирания родов на этих интервалах ежей распределяется следующим образом: молодые роды —0,054 млн. лет$^{-1}$, зрелые роды —0,024 млн. лет$^{-1}$, старые —0,050 млн. лет$^{-1}$.

Такое удивительное сходство говорит о том, что взаимосвязи, положенные в основу модели, являются адекватным и достаточным объяснением наблюдаемой в природе дифференцированной скорости вымирания разновозрастных таксонов, а именно повышенной скорости вымирания молодых и старых таксонов и пониженной скорости вымирания зрелых таксонов. Наибольшую роль, по-видимому, здесь играют две закономерности: зависимость вероятности вымирания таксона от степени его специализированности и сложная взаимосвязь размеров экологической ниши, занимаемой таксоном, с количеством свободного экологического пространства в адаптивной зоне вмещающего таксона старшего ранга.

## Реакция модельного семейства на увеличение адаптивной зоны ($Az$)

Модель позволяет имитировать природные процессы, приводящие к увеличению потенциальной емкости среды в отношении данного таксона. Для бентосных животных такими процессами могут быть, например, потепления, трансгрессии и увеличение площади теплых мелководных морей. Для моделирования подобных событий использовался следующий прием: величина $Az$ (адаптивная зона семейства) в какой-то момент увеличивалась, например в два раза, и далее сохранялась на этом новом уровне.

Независимо от того, в какой фазе эволюционного цикла (роста, расцвета, упадка или реликтовой) находится модельное семейство в момент увеличения $Az$, расширившаяся адаптивная зона стимулирует процесс экстенсивной дивергенции. Фактически семейство вступает в фазу экстенсивной дивергенции со всеми ее характерными признаками. Появляются формы, в среднем менее специализированные, чем их предки; многие из вновь появляющихся родов обладают адаптациями широкого профиля; число родов быстро возрастает; специализация идет медленно или не идет вовсе.

Когда адаптивная зона семейства вновь оказывается почти заполненной, начинается подфаза интенсивной дивергенции, затем — расцвет, упадок и т. д. Естественно, теперь колебания числа родов будут происходить вокруг нового (большего) среднего уровня.

## Реакция модельного семейства на усиление внешних воздействий (моделирование экзогенных кризисов)

Известно, что в эволюции большую роль играют массовые вымирания, вызываемые внешними причинами (похолодания, регрессии, уничтожение огромных площадей литорали и шельфа в результате соединения континентов, падение крупных метеоритов, резкая активизация вулканической деятельности и т. д.). В модели подобные события имитировались путем временного увеличения коэффициента $m4$.

Оказалось, что влияние экзогенного кризиса на эволюцию модельного семейства очень сильно зависит от того, в какой фазе филогенетического развития находилось семейство в момент кризиса. Рассмотрим сначала случай, когда семейство находилось в фазе расцвета или упадка (рис. 7 *а*). В это время специализация форм высока, а процесс экстенсивной дивергенции приостановлен. Экзогенный кризис в этом случае приводит к вымиранию большой части модельных родов. Семейство может быть преждевременно ввергнуто в глубокий упадок. Экзогенный кризис как бы накладывается на приближающийся или уже наступивший эндогенный кризис и значительно усиливает его эффект. Часто после этого наступает продолжительная реликтовая фаза, во время ко-

торой судьба модельного семейства во многом зависит от фактора случайности, поскольку число родов очень мало. Начало регенерационных процессов может задержаться на длительный срок.

Экзогенный кризис, наступивший в фазе расцвета или упадка, приводит к преимущественному вымиранию молодых родов. Эта особенность, как и другие аспекты поведения модельного семей-

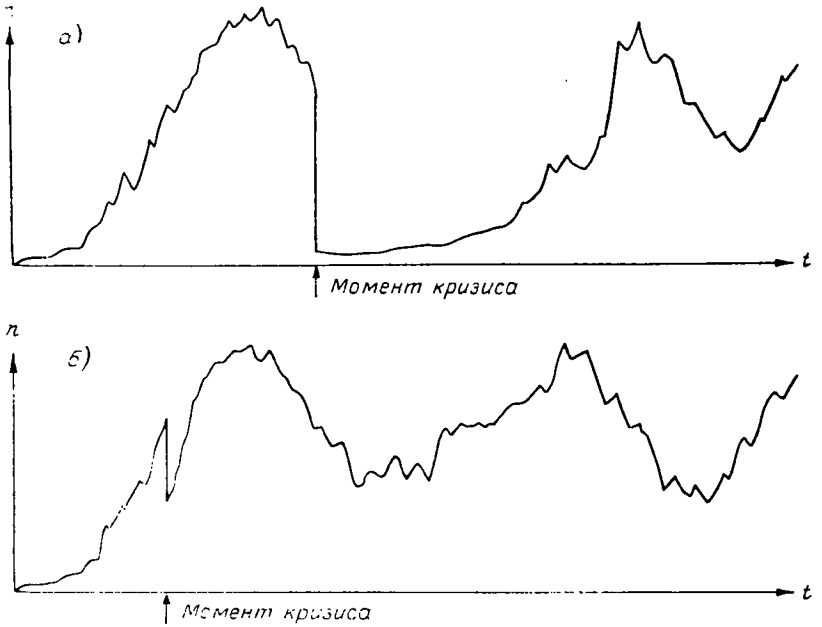



Рис. 7. Воздействие экзогенного кризиса на модельное семейство.

*а* — кризис застает семейство в фазе упадка, *б* — в фазе экстенсивной дивергенции; сила воздействия в обоих случаях одинакова; *n* — число родов; *t* — время.

ства в рассматриваемом случае, совпадает с реальными фактами, имевшими место в геологическом прошлом, например с динамикой разнообразия морских ежей отряда Holectypoida [4]. Как мы показывали ранее, у морских ежей во время мел/палеогенового кризиса молодые роды вымерли сильнее, чем зрелые и старые [8]. Сходство дополняется еще и тем, что восстановление разнообразия у морских ежей, как и у многих других групп, началось не сразу после кризиса, а лишь в эоцене. Палеоцен же представляет собой своеобразный период застоя и характеризуется сравнительно низким уровнем разнообразия [1, 9, 16].

Рассмотрим теперь случай, когда экзогенный кризис застает модельное семейство в фазе роста. (рис. 7 *б*). В этой ситуации влияние кризиса оказывается менее заметным. Во время фазы роста уровень специализированности форм невысок, поэтому снижение числа родов в результате кризиса оказывается менее значи-

тельным или даже вовсе не происходит. Кроме того, благодаря активно идущему процессу экстенсивной дивергенции, который в результате частичного вымирания только ускоряется, происходит быстрая компенсация последствий кризиса. Прежнее число родов быстро восстанавливается и продолжает расти. Примечательно, что экзогенный кризис, заставший семейство в фазе роста, не приводит к преимущественному вымиранию молодых родов. Напротив, молодые роды обычно страдают меньше, чем старые, поскольку они в среднем менее специализированы.

Совершенно так же воздействует экзогенный кризис на модельное семейство в том случае, когда непосредственно перед кризисом произошло улучшение условий ($Az$ увеличилась). Это объясняется тем, что увеличение $Az$ приводит к вступлению семейства в фазу экстенсивной дивергенции независимо от того, в какой фазе он находился до этого.

Реальные таксоны, попавшие под воздействие кризисных условий в фазе экстенсивной дивергенции, ведут себя аналогично модельному роду. Например, во время кризиса в конце сеномана, наступившего сразу после альб-сеноманской трансгрессии, молодые роды морских ежей вымирали реже, чем зрелые и старые [8]. Последствия сеноманского кризиса были быстро скомпенсированы последующим увеличением разнообразия [12].

Яркий пример того, насколько по-разному может влиять изменение внешних условий на таксоны, находящиеся в разных фазах филогенетического цикла, дает эволюционное развитие мшанок отряда Trepostomida. Этот отряд в конце ордовика был представлен двумя основными подотрядами: Halloporina и Amplexoporina. Представители этих подотрядов были весьма сходны по морфологии и экологии, но сами подотряды находились в разных фазах филогенеза. Первый подотряд находился в стадии расцвета; новые роды в нем появлялись преимущественно интенсивным путем, были узкоспециализированными и имели маленькие ареалы. Второй подотряд переживал фазу экстенсивной дивергенции: роды, появлявшиеся в этом отряде, отличались низкой специализированностью и обычно имели обширные ареалы, На рубеже ордовика и силура (возможно, в результате произошедшего тогда крупного оледенения) подотряд Halloporina подвергся массовому вымиранию, которое продолжалось также и в силуре. В подотряде Amplexoporina в это же время число родов не только не сократилось, но продолжало неуклонно расти.

Таким образом, эволюция модельного семейства обнаруживает большое сходство с эволюцией реальных таксонов как в спокойные периоды, так и во время резких колебаний внешних условий. В целом сходство эволюционного развития модельных и реальных таксонов проявилось в следующем.

1. В филогенезе модельных и реальных таксонов выделяются сходные фазы (экстенсивной дивергенции, интенсивной дивергенции, расцвета, упадка, реликтовая); динамика разнообразия в общем случае описывается куполообразной кривой.

2. Влияние экзогенных кризисов на эволюцию таксонов зависит от фазы филогенеза: во время фазы расцвета или упадка это влияние максимально, во время фазы экстенсивной дивергенции — минимально.

3. Линии выживания как модельных, так и реальных таксонов обычно состоят из трех частей, характеризующихся различными значениями коэффициента удельной скорости вымирания.

4. Отмечается сходная избирательность вымирания в модельных и реальных таксонах как в спокойные периоды, так и во время кризисов.

5. Как модельные, так и реальные таксоны способны к регенерации после массовых вымираний, вызванных внешними воздействиями, причем способность к такой регенерации зависит от фазы филогенеза.

Таким образом, проведенное исследование дает основания полагать, что имитируемые в модели взаимосвязи между эволюционирующими субъединицами надвидового таксона в той или иной степени действительно проявляются в живой природе.

Для того чтобы предлагаемая модель имела реальную прогностическую ценность или отвечала иным задачам количественного анализа, необходимо разработать методику оценки параметров этой модели. А это означает, что необходимо отдельное тщательное изучение процессов и зависимостей, положенных в основу модели, на конкретном и разнообразном палеонтологическом материале.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев А. С. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя. — Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1984, т. 59, вып. 2, с. 87—102.

2. Грунт Т. А., Марков А. В., Наймарк Е. Б. Анализ линий выживания видов и родов атиридид (Brachiopoda). — Палеонтол. журн., 1995 (в печати).

3. Марков А. В., Наймарк Е. Б. Линии выживания как доказательство реальности высших таксонов. — Палеонтол. журн., 1994, № 2 (в печати).

4. Марков А. В., Наймарк Е. Б. Динамика филогенетических процессов в надвидовых биосистемах. — Палеонтол. журн., 1994 (в печати).

5. Марков А. В., Наймарк Е. Б. Взаимосвязь уровня разнообразия старших таксонов со степенью специализированности видов и родов (на примере некоторых групп палеозойских мшанок, брахиопод, кораллов и археоциат). — Журн. общей биологии, 1995 (в печати).

6. Марков А. В., Наймарк Е. Б. Избирательное вымирание наиболее специализированных таксонов как специфическая закономерность макроэволюционного процесса. — Журн. общей биологии, 1995 (в печати).

7. Марков А. В., Наймарк Е. Б., Грунт Т. А. Зависимость темпов вымирания родов брахиопод отряда Athyridida от продолжительности существования таксонов родового и подсемейственного ранга. — Палеонтолог. журн., 1995 (в печати).

8. Марков А. В., Наймарк Е. Б., Соловьев А. Н. Выборочность вымирания морских ежей в кризисные эпохи в зависимости от возраста таксонов. — Журн. общей биологии, 1994, № 2, с. 171—178.

9. Москвин М. М., Соловьев А. Н., Эндельман Л. Г. Морские ежи. Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. — М.: Наука, 1980, с. 116—167.
10. Наймарк Е. Б., Розанов А. Ю., Марков А. В. Целостность таксонов надвидового ранга у правильных археоциат. — Палеонтол. журн., 1995 (в печати).
11. Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. — М.: ИЛ, 1948.
12. Соловьев А. Н., Вискова Л. А., Марков А. В., Шиманский В. Н. Предыстория кризиса морской биоты на рубеже мезозоя и кайнозоя.— Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, 1994 (в печати).
13. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции.— М.: Наука, 1977, с. 197.
14. Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов. — М.: Наука, 1986. — 142 с.
15. Шаталкин А. И. Биологическая систематика. — М.: Изд-во МГУ, 1988, с. 69.
16. McKinney M. L., McNamara K. J., Carter B. D., Donovan S. K. Evolution of Paleogene Echinoids: a global and regional view // Eocene-Oligocene and Biotic Evolution. Princeton Univ. Publ. 1992. P. 349—367.
17. Van Valen L. Adaptive zones and the orders of mammals // Evolution, 1971. V. 25. N 2. P. 420—428.
18. Vrba E. S. Macroevolutionary trends: new perspectives on the roles of adaptation and incidental effect // Science, 1983. V. 221, N 4608. P. 387—389.

## MATHEMATICAL MODEL OF DIVERSITY DYNAMICS OF SUPRASPECIES TAXON

*A. V. Markov, E. B. Naimark*

*Paleontological Institute, Russian AS*

A model describing diversity dynamics of supraspecies taxon is developed. The model is based on the concept according to which any supraspecies taxon can be considered as an integrated developing biosystem. Taxon integrity is ensured by the following model assumption: all taxon subunits have the common adaptive zone. Probability of species origination, extinction, specialization and despecialization depends on adaptive zone size, ecological niche of species and taxon as well as on unoccupied ecological space within an adaptive zone. The taxon simulated in our model runs revealed dose similarity to the real one.

# СТАТИСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ И ОПЫТ ОЦЕНКИ ИХ РАЗНООБРАЗИЯ ДЛЯ ЛИШАЙНИКОВ-ЭПИФИТОВ

*С. М. Семенов*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

*Ю. В. Захарченко*

*Пинежский государственный заповедник*

Современная теоретическая экология указывает на изменения биологического разнообразия как на одно из основных вероятных последствий глобального антропогенного воздействия на биосферу, в том числе антропогенного изменения глобального климата [22, 24]. В соответствии с существующими сценариями глобальных климатических изменений экосистемы российского севера могут оказаться в условиях наиболее радикального изменения климата [6]. Это обстоятельство наряду с исходно сравнительно небольшим разнообразием северных экосистем [25], делает весьма актуальным получение количественных оценок биоразнообразия и анализ имеющихся тенденций.

Оценивая разнообразие экосистем, специалисты в большинстве случаев подразумевают число представленных в них видов. Разумеется, делаются необходимые оговорки о принадлежности видов к одному трофическому уровню, жизненной форме и т. д. В математической экологии для нужд экологической практики были разработаны более сложные показатели — индексы биоразнообразия. Как полагает Ю. М. Свирижев [15], количественная мера биоразнообразия $D$, подобная энтропии

$$D = -\sum_{i=1}^{n} N_i \ln (N_i/N),$$

где $n$ — число видов, $N_i$ — численность $i$-й видовой популяции, а $N = N_1 + N_2 + \ldots + N_n$ была впервые предложена Маргалефом в 1956 г. Это направление быстро стало весьма популярным. В своей монографии А. П. Левич [7] приводит уже 33 варианта индексов биоразнообразия и дает фундаментальный анализ их свойств. Все эти индексы в той или иной форме описывают одной скалярной величиной число видов и вклады отдельных видов, слагающих экосистему, в общую численность или же биомассу.

Часто дискутируемый вопрос о том, какой из такого рода индексов лучше, мы считаем схоластическим. Сравнительный анализ их эффективности возможен лишь в процессе решения конкретной прикладной задачи, используя связанный с экологической практикой критерий эффективности (т. е. меру успеха в описании, оценке, прогнозе состояния экосистемы и/или в управлении ею).

Такого рода сравнительный анализ успешно проводился для планктонных сообществ в упомянутой монографии А. П. Левича.

Признавая конструктивность индексов биоразнообразия, построенных в рамках описанного выше подхода, следует отметить, что они принципиально не могут описывать один важный класс свойств экосистем, который логически определенно относится к биологическому разнообразию. Таким свойством является, например, богатство тех разнообразных комбинаций видов, которые встречает наблюдатель при обследовании экосистемы. Предположим для простоты, что при учете деревьев на 10 лесных пробных площадках породы деревьев А и Б везде встретились в соотношении 5А : 5Б. Предположим далее, что при другом учете в другой лесной экосистеме на 5 пробных площадях встретились лишь деревья породы А, а на остальных пяти — лишь деревья породы Б. Все индексы разнообразия, о которых шла речь выше, не различат данные этих двух учетов и покажут, что обе лесные экосистемы обладают одинаковым разнообразием. В то же время такое отождествление явно огрубляет действительное положение вещей. В первом случае наблюдатель сталкивается с одной и той же картиной на всех десяти пробных площадях (виды А и Б всегда присутствуют в соотношении 50 : 50). Во втором случае наблюдатель обнаруживает две разные ситуации: или вид А или вид Б. Во втором случае действительность представляется наблюдателю более разнообразной, чем в первом.

Еще одним недостатком упомянутых выше индексов разнообразия является трудность их практической оценки в ряде случаев. Так, задача оценки общей численности видов в экосистеме в случае изучения древесных растений в какой-то степени обозрима, а для насекомых вряд ли разрешима исходя из данных типовых экологических обследований.

Целью настоящей работы является:

— построение показателя биоразнообразия, отражающего разнообразие комбинаций, в которых встречаются виды, и легко вычисляемого по типовым данным экологических обследований;

— изучение введенного показателя как для однородного местообитания, так и вдоль антропогенного градиента условий среды на материале обследования эпифитных лишайников в ельниках в Архангельской области.

Данные по эпифитным лишайникам были получены Ю. В. Захарченко в 1992—1993 гг. в ходе учетов на пробных площадях в Пинежском государственном заповеднике (ПГЗ) и на трансекте г. Архангельск — ПГЗ, проходящей по южной оконечности Беломорско-Кулойского плато. Поскольку основной тип растительности для этой территории — лес, причем более 70 % его приходится на долю ельников [14], то пробные площади для изучения лишайников-эпифитов выбирались именно в лесах этого типа.

При проведении количественного учета эпифитных лишайников была использована методика Г. Э. Инсарова и А. В. Пчелкина [2, 3]. Определение образцов проводилось в Пинежском государст-

венном заповеднике и на кафедре низших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, причем использовались определители [9, 13, 21]. При геоботаническом описании пробных площадок использовались источники [17—20]. Авторы благодарят А. В. Пчелкина за консультации в определении видов лишайников и внимание к работе.

## Типовая структура данных измерений и встречаемость видов

При изучении поведения в пространстве какого-либо биологического показателя (например, плотности видовой популяции или же коэффициентов рождаемости или смертности и т. д.) в случае наземных экосистем обычно выбирается система пробных площадей, внутри каждой из которых выбирается несколько субплощадок меньшего размера. Изучаемый показатель измеряется для каждой из субплощадок. Стандартный статистический анализ такого иерархического массива данных позволяет оценить:

а) его средние значения для каждой пробной площади и локальную изменчивость, т. е. типичные отклонения его значений от среднего для различных субплощадок данной пробной площади;

б) его среднее значение для всей изучаемой экосистемы и межпробную изменчивость, т. е. типичные отклонения средних по пробным площадям от среднего по всей территории.

Обе компоненты изменчивости — локальная и межпробная — являются компонентами общей, территориальной изменчивости изучаемого показателя.

Изложенная выше схема является наиболее распространенной при проведении полевых измерений. Следует лишь отметить, что термины «пробная площадь» и «субплощадка» являются абстрактными понятиями, относящимися к пространственной организации измерений, и не обязательно должны пониматься этимологически. Например, при изучении напочвенного покрова современные руководства по мониторингу [23] рекомендуют закладывать фитоценотические пробные площади в древостое, а измерения производить на нескольких субплощадках. В данном случае приведенная выше общая схема реализуется буквально. В дендрохронологии Т. Т. Битвинскас [1] при измерении радиального прироста деревьев рекомендует выбирать пробные площади в древостое, на которых выделены несколько деревьев — объектов непосредственных измерений. В данном примере роль «субплощадок» играют эти выбранные деревья. В этом же духе дают лихенометрические рекомендации Г. Э. Инсаров и А. В. Пчелкин [2, 3]. В лесной экосистеме выбирается система пробных площадей, на каждой из которых определяется случайно несколько деревьев (обычно около 10). Измерения проективного покрытия лишайников-эпифитов производятся методом линейных пересечений на стволе каждого из выбранных деревьев, а затем полученный иерархический массив данных подвергается статистической обработке. В данном при-

мере также выбранные внутри пробной площади деревья играют роль «субплощадок».

Итак, общая структура данных измерений в рассматриваемом случае имеет вид $x_{ijk}$, где

— $i$ — номер пробной площади, $i=1, 2, \ldots, M$;

— $j$ — номер субплощадки, $j=1, 2, \ldots, m_i$ где $m_i$ — число субплощадок на $i$-й пробной площади;

— $k$ — номер измеряемого показателя (их может быть несколько), $k=1, 2, \ldots, K$;

— $x$ — измеренное значение.

Ниже будет рассматриваться не произвольный, а специальный показатель состояния экосистем — встречаемость видов. Для этого специального случая $k=1, 2, \ldots, K$ есть номер вида в списке $K$ изучаемых видов. Значения $x$ могут быть лишь 0 или 1 : $x_{ijk}=0$ в том случае, когда вид номер $k$ не встретился на $j$-й субплощадке в $i$-й пробной площади, а $x_{ijk}=1$ в случае, если встретился.

Вероятность $p_{ik}$ (теоретическая величина) встретить вид $k$ на произвольно выбранной субплощадке внутри пробной площади $i$ есть количественная мера встречаемости вида $k$ на пробной площади $i$. Она не поддается непосредственному точному измерению. Однако ее можно оценить приблизительно следующим образом. Пусть $l_{ik}$ есть число субплощадок на пробной площади, где вид $k$ встретился, т. е.

$$l_{ik}=x_{i1k}+x_{i2k}+\ldots+x_{im_ik}.$$

Тогда оценка $\widehat{p}_{ik}$ вероятности $p_{ik}$ дается формулой частоты встречаемости:

$$\hat{p}_{ik}=l_{ik}/m_i,$$

которая имеет смысл доли субплощадок внутри пробной площади $i$, на которых встретился вид $k$.

Далее будет предполагаться, что:

— наличие (или отсутствие) данного вида на различных субплощадках данной пробной площади суть статистически независимые события;

— наличие (или отсутствие) различных видов на субплощадках данной пробной площади также суть статистически независимые события.

Таким образом, явление встречаемости видов на субплощадках данной пробной площади описывается нами простейшей статистической моделью — случайным полем, подчиняющимся распределению Бернулли [16], причем эти поля для различных видов статистически независимы. Случай зависимых полей хотя и изучался в экологии (см., например, работу С. А. Зелтыня [4]), но на уровень типовых средств оценок эти исследования пока не вышли.

Стандартные средства оценки параметров $p_{ik}$ биномиального распределения (см., например, статистические таблицы в [8]) по-

зволяют для заданного уровня достоверности оценить $p_{ik}^{\min}$ и $p_{ik}^{\max}$ — нижнюю и верхнюю доверительные границы для параметра $p_{ik}$; для оценок используются данные наблюдений: $m_i$ и $l_{ik}$.

Полезной обобщенной характеристикой встречаемости является показатель

$$P_i = 1 - (1 - p_{i1})(1 - p_{i2}) \ldots (1 - p_{iK}),$$

имеющий смысл вероятности встретить хотя бы один вид из списка изучаемых видов 1, 2, ..., $K$ на произвольно выбранной субплощадке на пробной площади $i$ (т. е. вероятность того, что субплощадка будет «непустой»).

## Построение индекса $C$-разнообразия

Каждый вид обладает определенной вероятностью встретиться при обследовании субплощадки. Однако для каждой конкретной субплощадки он может либо встретиться, либо не встретиться (кроме тех тривиальных случаев, когда $p=0$ или $p=1$, когда вид не встретится никогда или встречается всегда соответственно). Этот элемент случайности приводит к тому, что на каждой конкретной субплощадке наблюдатель встречает, вообще говоря, не все виды 1, 2, ..., $K$, а конкретную их комбинацию. Для различных субплощадок обнаруженная комбинация видов будет различна. Мы полагаем, что богатство различных комбинаций видов, встречаемых наблюдателем на субплощадках данной пробной площади, является одним из важных показателей биологического разнообразия той части экосистемы, которая представлена данной пробной площадью. Мы будем называть это свойство комбинаторным разнообразием или же, для краткости, $C$-разнообразием.

В рамках высказанных выше предположений о полях встречаемости видов 1, 2, ..., $K$ вероятность $q_\omega$ встретить при обследовании субплощадки заданную комбинацию видов

$$\omega \subseteq \{1, 2, \ldots, K\}$$

задается формулой

$$q_\omega = \left(\prod_{k \in \omega} p_k\right)\left(\prod_{\bar{k} \in \omega} (1 - p_k)\right).$$

Разумеется, $\sum_{\omega \in \Omega} q_\omega = 1$, где $\Omega$ — множество всех возможных комбинаций видов 1, 2, ..., $K$.

Энтропия распределения $\{q_\omega\}$ $\omega \in \Omega$

$$H = -\sum_{\omega \in \Omega} q_\omega \ln q_\omega$$

служит удобной количественной мерой $C$-разнообразия. В рамках принятых выше гипотез

$$H = -\sum_{k=1}^{K} (p_k \ln p_k + (1 - p_k) \ln (1 - p_k)).$$

Повторим обычный вывод последней формулы. Для $K=1$ множество $\Omega$ состоит всего из двух элементов — единственный вид может либо встретиться, либо не встретится с вероятностями $p_1$ и $(1 - p_1)$ соответственно. Таким образом, для $K=1$ формула верна. Пусть для некоторого $K$ доказываемая формула верна (предположение индукции). Добавим к списку $(K+1)$-й вид. Каждую из комбинаций видов из перечня, содержащего $(K+1)$ вид, можно представить следующим образом: какая-то комбинация $\omega$ видов из списка, содержащего $K$ видов $1, 2, \ldots, K$, с прибавлением или без прибавления $(K+1)$-го вида. Вероятность первой комбинации $q_\omega p_{K+1}$, а второй — $q_\omega(1 - p_{K+1})$. Вычислим теперь энтропию:

$$-\left\{\sum_\omega q_\omega p_{K+1} \ln (q_\omega p_{K+1}) + \sum_\omega q_\omega (1 - p_{K+1}) \ln (q_\omega (1 - p_{K+1}))\right\} =$$

$$= -\left\{p_{K+1} \sum_\omega q_\omega \ln q_\omega + (p_{K+1} \ln p_{K+1}) \sum_\omega q_\omega + \right.$$

$$\left. + (1 - p_{K+1}) \sum_\omega q_\omega \ln q_\omega + ((1 - p_{K+1}) \ln (1 - p_{K+1})) \sum_\omega q_\omega\right\} =$$

$$= -\left\{\sum_\omega q_\omega \ln q_\omega + p_{K+1} \ln p_{K+1} + (1 - p_{K+1}) \ln (1 - p_{K+1})\right\} =$$

$$= -\sum_{k=1}^{K+1} (p_k \ln p_k + (1 - p_k) \ln (1 - p_k)).$$

Здесь мы воспользовались тем, что $\sum_\omega q_\omega = 1$ как сумма вероятностей, $\sum q_\omega \ln q_\omega = \sum_{k=1}^{K} (p_k \ln p_k + (1 - p_k) \ln (1 - p_k))$ по предположению индукции. Это завершает доказательство.

Исключим теперь из множества $\Omega$ элемент $\omega_0$, соответствующий отсутствию каждого из видов $1, 2, \ldots, K$ на субплощадке, и ограничим распределение $\{q_\omega\}$ на $\Omega \setminus \{\omega_0\}$. Вероятность встретить комбинацию $\omega \in \Omega \setminus \{\omega_0\}$ равна $q_\omega/P$, где $P$ — вероятность того, что на субплощадке встретится хотя бы один вид из $1, 2, \ldots, K$ (см. предыдущий раздел).

В качестве количественной меры $C$-разнообразия мы будем далее использовать энтропию $C$ последнего распределения. Исключение элемента $\omega_0$ из множества $\Omega$ имеет следующий биологический смысл: $C$-разнообразие определяется исходя из «непустых»

субплощадок; «пустые» субплощадки считаются неинформативными при определении $C$-разнообразия.

Для вычисления $C$ справедлива следующая формула:

$$C = -\sum_{\substack{\omega\in\Omega\\ \omega\neq\omega_0}} \frac{q_\omega}{P}\ln\frac{q_\omega}{P} =$$

$$= -\frac{1}{P}\left(\sum_{\substack{\omega\in\Omega\\ \omega\neq\omega_0}} q_\omega \ln q_\omega - (\ln P)\sum_{\substack{\omega\in\Omega\\ \omega\neq\omega_0}} q_\omega\right) =$$

$$= -\frac{1}{P}\left(\sum_{\omega\in\Omega} q_\omega \ln q_\omega - (1-P)\ln(1-P) - P\ln P\right) =$$

$$= -\frac{1}{P}\left(\sum_{k=1}^{K} (p_k \ln p_k + (1-p_k)\ln(1-p_k)) - \right.$$

$$\left. - (1-P)\ln(1-P) - P\ln P\right).$$

Здесь при последнем переходе мы воспользовались приведенной выше формулой для $H$.

При практических вычислениях для каждой пробной площади $i$ по формулам

$$P_i = 1 - (1-p_{i1})(1-p_{i2})\ldots(1-p_{iK}),$$

$$C_i = -\frac{1}{P_i}\left(\sum_{k=1}^{K} (p_{ik}\ln p_{ik} + (1-p_{ik})\ln(1-p_{ik})) - \right.$$

$$\left. - (1-P_i)\ln(1-P_i) - P_i\ln P_i\right)$$

вместо теоретических значений $p_{ik}$ будут использоваться их выборочные оценки $\hat{p}_{ik} = l_{ik}/m_i$, определенные в предыдущем разделе.

Уменьшение или же увеличение значений индекса $C$-разнообразия в обобщенной форме отражает изменение состояния экосистемы. Эти изменения могут иметь эндогенный или же экзогенный характер. Однако следует подчеркнуть, что к этим изменениям разнообразия нельзя применять термины «негативные» или «позитивные» без специальных оговорок. Ведь в основе оценки введенного индекса — информация, получаемая наблюдателем, и, таким образом, желательность или же нежелательность его увеличения или же уменьшения неизбежно конвенциональны.

## Оценки встречаемости видов и *C*-разнообразия лишайников-эпифитов на территории Пинежского заповедника

Лихенометрическое обследование ельников Пинежского заповедника было проведено Ю. В. Захарченко в 1992 г. Всего было обследовано 27 пробных площадей. Роль субплощадок в данном обследовании играли деревья — по 10 деревьев на каждой пробной площади, на стволах которых на стандартной высоте учитывались лишайники-эпифиты по методике Инсарова—Пчелкина [2, 3]. Таким образом, всего было обследовано 270 деревьев.

В данном разделе из результатов этого лихенометрического обследования обсуждаются лишь данные о встречаемости видов и *C*-разнообразии. Оценки встречаемости видов на пробных площадях и их нижние и верхние доверительные границы (уровень достоверности 0,95) весьма громоздки; они вынесены в приложение (см. приложения 1—3). Оценка встречаемости видов в целом по всему заповеднику (т. е. когда все деревья, изученные в заповеднике, считаются условно принадлежащими к одной пробной площади) дается в табл. 1.

Оценки, приведенные в табл. 1, соответствуют общему количеству исследованных деревьев $m=\sum_i m_i=270$ и количеству деревьев — носителей лишайника $k$, равному $l_k=\sum_i l_{ik}$, где суммирование проводится по всем пробным площадям $i$.

Оценки общей встречаемости видов на пробных площадях, количества встреченных видов и *C*-разнообразия представлены в табл. 2.

Номера пробных площадей в табл. 2, а также далее в приложениях 1 и 2 даны по общему реестру обследования 1992 г. В связи с тем, что используются только пробные площади, заложенные в ельниках, номера 1,9—11, 13 и 14 опущены.

Оценки, приведенные в табл. 1, показывают, что виды лишайников-эпифитов можно подразделить на группы, значительно различающиеся по показателю встречаемости. Отдавая себе отчет в условности такого подразделения, можно к видам высокой встречаемости отнести *Hypogymnia physodes* ($0{,}72 < p < 0{,}82$) и *Parmeliopsis ambigua* ($0{,}58 < p < 0{,}70$), которые достоверно на уровне 0,95 встречаются более чем на 50 % деревьев.

Те виды, которые встречаются более чем на 10 %, но менее чем на 50 % деревьев, можно отнести к видам умеренной встречаемости. Таковыми являются следующие виды: *Alectoria sarmentosa* ($0{,}31 < p < 0{,}42$), *Bryoria capillaris* ($0{,}24 < p < 0{,}35$), *Bryoria lanestris* ($0{,}23 < p < 0{,}33$), *Calicium viride* ($0{,}30 < p < 0{,}41$), *Cetraria glauca* ($0{,}30 < p < 0{,}41$), *Chaenotheca chrysocephala* ($0{,}17 < p < 0{,}27$), *Mycoblastus sanguinarius* ($0{,}10 < p < 0{,}18$), *Ramalina crinalis* ($0{,}15 < p < 0{,}24$).

К этой группе близко стоит *Hypogymnia tubulosa* ($0{,}08 < p < 0{,}15$), хотя, формально говоря, статистическим критерием на уровне достоверности 0,95 это не подтверждается.

*Таблица 1*

**Оценки встречаемости видов ($p \times 100$) по Пинежскому заповеднику в целом***

| Вид | Нижняя доверительная граница | Среднее | Верхняя доверительная граница |
|---|---|---|---|
| 1. *Alectoria sarmentosa* | 31 | 36 | 42 |
| 2. *Bryoria capillaris* | 24 | 30 | 35 |
| 3. *Bryoria fuscescens* | 5 | 8 | 12 |
| 4. *Bryoria furcellata* | 2 | 4 | 7 |
| 5. *Bryoria lanestris* | 23 | 28 | 33 |
| 6. *Bryoria simplicior* | 1 | 2 | 5 |
| 7. *Bryoria fremontii* | 0 | 1 | 3 |
| 8. *Calicium disseminatum* | 2 | 3 | 6 |
| 9. *Calicium viride* | 30 | 35 | 41 |
| 10. *Cetraria chlorophylla* | 4 | 6 | 9 |
| 11. *Cetraria glauca* | 30 | 36 | 41 |
| 12. *Cetraria ciliaris* | 0 | 0 | 2 |
| 13. *Cetraria pinastri* | 2 | 4 | 7 |
| 14. *Cetraria sepincola* | 0 | 1 | 3 |
| 15. *Chaenotheca chrysocephala* | 17 | 21 | 27 |
| 16. *Chaenotheca subroscida* | 3 | 5 | 8 |
| 17. *Cladonia bacilliformis* | 0 | 0 | 2 |
| 18. *Chaenotheca trichialis* | 2 | 3 | 6 |
| 19. *Chaenothecopsis nana* | 0 | 0 | 2 |
| 20. *Chaenothecopsis viridialba* | 6 | 9 | 12 |
| 21. *Opegrapha lichenoides* | 3 | 5 | 9 |
| 22. *Evernia mesomorpha* | 0 | 1 | 3 |
| 23. *Hypogymnia physodes* | 72 | 77 | 82 |
| 24. *Hypogymnia tubulosa* | 8 | 11 | 15 |
| 25. *Lepraria chlorina* | 0 | 0 | 2 |
| 26. *Lepraria incana* | 2 | 3 | 6 |
| 27. *Lobaria pulmonaria* | 0 | 0 | 2 |
| 28. *Mycoblastus sanguinarius* | 10 | 14 | 18 |
| 29. *Parmelia septentrionalis* | 0 | 1 | 3 |
| 30. *Parmelia sulcata* | 4 | 6 | 9 |
| 31. *Parmeliopsis ambigua* | 58 | 64 | 70 |
| 32. *Parmeliopsis hyperopta* | 1 | 2 | 5 |
| 33. *Ramalina dilacerata* | 0 | 0 | 2 |
| 34. *Pertusaria amara* | 1 | 2 | 5 |
| 35. *Ramalina crinalis* | 15 | 19 | 24 |
| 36. *Usnea hirta* | 0 | 1 | 3 |
| 37. *Usnea filipendula* | 1 | 2 | 5 |
| 38. *Usnea glabrescens* | 1 | 2 | 5 |
| 39. *Usnea subfloridana* | 1 | 2 | 4 |
| 40. *Pertusaria globulifera* | 0 | 0 | 2 |
| 41. *Biatorella moriformis* | 0 | 0 | 2 |

* Доверительные границы соответствуют уровню достоверности 0,95.

Остальные виды можно отнести к видам редкой встречаемости, причем все они, кроме *Bryoria fuscescens* ($0{,}052 < p < 0{,}12$) и *Chaenothecopsis viridialba* ($0{,}06 < p < 0{,}12$), достоверно на уровне 0,95 встречаются менее чем на 10 % деревьев.

Оценки, помещенные в табл. 2, характеризуют различные пробные площади в отношении $C$-разнообразия, количества встреченных видов и общей встречаемости лишайников (т. е. вероятности обнаружить при обследовании дерева хотя бы один вид лишайника). Все пробные площади характеризуются высокими значениями общей встречаемости: 0,97—1,00. Это означает, что «пустых» деревьев (т. е. без лишайников на учетной ленте) в среднем не более 3 %. Число видов в пробах из 10 деревьев варьирует от 9 до 21. Значение индекса $C$-разнообразия варьирует от 4,18 до 10,50.

*Таблица 2*

**Значение индекса $C$-разнообразия, число видов и общая встречаемость лишайников-эпифитов на пробных площадях в Пинежском заповеднике**

| Номер пробной площади* | Значение индекса $C$-разнообразия | Число видов | Общая встречаемость | Номер пробной площади* | Значение индекса $C$-разнообразия | Число видов | Общая встречаемость |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2 | 6,18 | 12 | 0,99 | 21 | 8,33 | 18 | 1,00 |
| 3 | 5,65 | 12 | 0,99 | 22 | 4,57 | 11 | 0,99 |
| 4 | 6,96 | 15 | 1,00 | 23 | 6,27 | 15 | 0,99 |
| 5 | 4,18 | 9 | 0,99 | 24 | 6,84 | 15 | 1,00 |
| 6 | 6,84 | 14 | 1,00 | 25 | 7,66 | 21 | 1,00 |
| 7 | 6,04 | 12 | 0,97 | 26 | 7,99 | 18 | 1,00 |
| 8 | 7,47 | 16 | 1,00 | 27 | 7,05 | 15 | 1,00 |
| 12 | 6,98 | 14 | 1,00 | 28 | 7,17 | 16 | 1,00 |
| 15 | 5,32 | 10 | 0,99 | 29 | 8,53 | 18 | 1,00 |
| 16 | 6,83 | 16 | 0,99 | 30 | 7,11 | 18 | 1,00 |
| 17 | 5,74 | 13 | 0,99 | 31 | 10,50 | 21 | 1,00 |
| 18 | 6,72 | 15 | 1,00 | 32 | 7,88 | 17 | 1,00 |
| 19 | 7,13 | 13 | 1,00 | 33 | 6,21 | 16 | 1,00 |
| 20 | 6,82 | 14 | 1,00 | | | | |

* Номера пробных площадей даны по общему реестру обследования 1992 г.; в связи с использованием пробных площадей, заложенных только в ельниках, пробные площади 1, 9—11, 13 и 14 опущены.

Однако распределение значений индекса $C$-разнообразия неравномерно, как ясно из рис. 1. Так, 97,5 % значений этого индекса находятся в области $\geqslant 5$, 100 % — в области $\geqslant 4$.

Распределение, представленное на рис. 1, явно несимметрично, что препятствует использованию статистики нормального распределения. Несводимость распределения индекса $C$ к стандартным распределениям типа нормального или же равномерного делает необходимым применение неравенства Чебышева для оценки доверительных границ для $C$ [16]:

$$\mathscr{P}\{|C - C_0| > \varepsilon\} < \frac{\operatorname{Var} C}{\varepsilon^2},$$

где $\mathscr{P}$ — символ вероятности, $C_0$ — математическое ожидание $C$, $\operatorname{Var} C$ — дисперсия $C$, а $\varepsilon$ — любое положительное число. Выборочн-

ные оценки $C_0$ и Var $C$ по данным табл. 2 суть 6,85 и 1,60 соответственно. Приняв уровень достоверности 0,9, из уравнения

$$\mathrm{Var}\, C/\varepsilon^2 = 0{,}1$$

можно найти $\varepsilon = 4{,}0$. Таким образом, с достоверностью 0,9 значение индекса $C$-разнообразия для ПГЗ больше $C_{\min} = 6{,}85 - 4{,}0 = 2{,}85$. Ошибка оценки среднего значения $C$ для заповедника равна $\sqrt{\frac{1{,}6}{27}} = 0{,}24$.

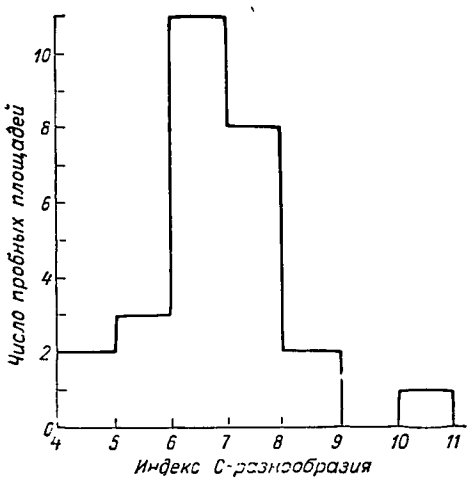



Рис. 1. Распределение значений индекса $C$-разнообразия для пробных площадей в ПГЗ.

## Количественный учет эпифитной лихонофлоры в ельниках на трансекте г. Архангельск — ПГЗ

Учет проводился на территории Архангельской области за полевой период 1992-93 г. Город Архангельск, как крупный промышленный центр, имеющий целлюлозно-бумажный комбинат, предприятия тепловой энергетики и ряд других предприятий, является источником загрязнения атмосферного воздуха промышленными выбросами [5]. Основные направления ветра в городе в летний период северные и северо-западные, а в зимний период южные и юго-западные; ветра восточных направлений сравнительно редки и в основном характеризуются низкой скоростью [5]. В связи с этим район исследований выбран с восточной стороны от г. Архангельска, для того чтобы, в частности, оценить минимальный радиус влияния г. Архангельска на состояние эпифитной лихенофлоры, который можно определить по показателям встречаемости, числа видов или $C$-разнообразия.

Трансекта проходит по южной оконечности Беломорско-Кулойского плато (рис. 2). К сожалению, значительные массивы леса этого региона подвергались рубкам, вследствие чего точки отбора

Рис. 2. Схема расположения пробных площадей на трансекте г. Архангельск — ПГЗ.

проб на трансекте мы не смогли выбрать на равном расстоянии друг от друга. Общая протяженность трансекты 190 км, начало отсчета — административная граница г. Архангельска.

Пробы 1—11 на трансекте г. Архангельск — ПГЗ имеют следующие геоботанические характеристики.

1. Ельник хвощевый с примесью березы (*Picea obovata Ledeb*, *Betula alba* L.); подрост ель; подлесок: *Salix caprea* L., *Juniperus communis* L., *Rosa acicularis* Ludl.; травяной покров: *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Ohalis acetosella* L., *Cimno*

*carpium dryoptris* (L.) Newn., *Equisetum sylvaticum* L. Сомкнутость крон — 0,4.

2. Ельник разнотравный с примесью березы и сосны (*Pinus sylvestris* L.); подрост: ель; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый; травяной покров: *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Lcop., *Geranium sylvaticum* L., *Milium offusum* L., *Vaccinium myrtillus* L. Сомкнутость крон — 0,3.

3. Ельник бруснично-зеленомошный с примесью березы и сосны; подрост: ель, сосна; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный; травяной покров: *Vaccinium vitis-idaea* L. черника, *Orthilia secunda* (L.) House, зеленые мхи *Dicranum polysetum* Sw., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. Сомкнутость крон — 0,3.

4. Ельник разнотравный с примесью березы; подрост: ель; подлесок: ива козья, *Sorbus aucuparia* L., шиповник иглистый; травяной покров: *Melica nutants* L., герань лесная, черника, кислица обыкновенная, майник двулистный, голокучник трехраздельный. Сомкнутость крон — 0,4.

5. Ельник разнотравно-черничный с примесью березы и осины; подрост: ель; подлесок: ива козья, рябина обыкновенная, шиповник иглистый, можжевельник обыкновенный; травяной покров: бодяк разнолистный, герань лесная, *Rubus saxatilis* L., черника. Сомкнутость крон — 0,5.

6. Ельник черничный, пойменный, с примесью березы; подрост: ель; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый; травяной покров: черника, брусника, герань лесная, ортилия однобокая, *Lusula pilosa* (L.) Wild. Сомкнутость крон — 0,4.

7. Ельник чернично-бруснично-зеленомошный с примесью березы и сосны; подрост: ель, сосна; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый; травяной покров: черника, брусника, *Pyrola rotundifolia* L., ортилия однобокая, ожика волосистая, зеленые мхи. Сомкнутость крон — 0,4.

8. Ельник чернично-зеленомошный с примесью сосны; подрост: ель; подлесок: можжевельник обыкновенный, ива козья; травяной покров: брусника, *Vaccinium uliginosum* L., ожика волосистая, зеленые мхи, лишайники *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo, *Cl. mitis* (Landst.) Hale et Culb. Сомкнутость крон — 0,4.

9. Ельник бруснично-зеленомошный с примесью сосны и березы; подрост: ель; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый; травяной покров: брусника, ортидия однобокая, ожика волосистая, зеленые мхи. Сомкнутость крон — 0,3.

10. Ельник чернично-зеленомошный с примесью березы; подрост: ель; подлесок: ива козья, можжевельник обыкновенный, шиповник иглистый, *Lonicera pallasii* Ledeb.; травяной покров: черника, герань лесная, *Trientalis europeae* L., майник двулистный. Сомкнутость крон — 0,5.

11. Ельник чернично-бруснично-зеленомошный; подрост: ель; подлесок: ива козья, шиповник иглистый, жимолость Палласа; травяной покров: черника, брусника, ортилия однобокая, грушанка круглолистная, хвощ лесной. Сомкнутость крон — 0,4.

Учет лишайников-эпифитов проводился в основном на елях, а также на березах и соснах. Результаты оценок обилия видов в пробах, встречаемости и *C*-разнообразия представлены в табл. 3.

*Таблица 3*

**Оценки числа видов, встречаемости лишайников-эпифитов и индекса *C*-разнообразия на пробных площадях на трансекте г. Архангельск — ПГЗ**

| Номер пробной площади | Расстояние от г. Архангельска, км | Число обследованных деревьев | Обнаруженное число видов | Общая встречаемость | Индекс *C*-разнообразия |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 14 | 22 | 4 | 0,61 | 2,11 |
| 2 | 27 | 20 | 6 | 1,00 | 2,74 |
| 3 | 39 | 20 | 12 | 1,00 | 4,90 |
| 4 | 60 | 22 | 11 | 1,00 | 5,20 |
| 5 | 72 | 20 | 10 | 0,99 | 4,95 |
| 6 | 80 | 30 | 16 | 1,00 | 7,60 |
| 7 | 90 | 20 | 13 | 0,99 | 6,04 |
| 8 | 120 | 20 | 18 | 1,00 | 7,43 |
| 9 | 150 | 20 | 14 | 0,99 | 6,54 |
| 10 | 170 | 20 | 13 | 1,00 | 5,51 |
| 11 | 190 | 20 | 16 | 0,98 | 7,59 |

Из 11 пробных площадей, расположенных на трансекте г. Архангельск — ПГЗ, площади № 1 и 2 следует признать аномальными по сравнению с ПГЗ по показателям состояния эпифитной лихенофлоры.

Действительно, на 100 % пробных площадей, расположенных в ельниках в ПГЗ, число обнаруженных видов варьирует от 9 до 21 на пробу 10 деревьев. Таким образом, число обнаруженных в пробах 1 и 2 видов (4 и 6 соответственно) аномально. Пробная площадь 1 имеет явно аномальное значение общей встречаемости — 0,61. Для ПГЗ это значение для всех пробных площадей не ниже 0,97.

Значения индекса *C*-разнообразия для пробных площадей 1 и 2 также аномальны — 2,11 и 2,74 соответственно. Для 100 % проб-

ных площадей в ПГЗ значение индекса $C$-разнообразие было не меньше 4,18.

Найденная выше для ПГЗ с помощью неравенства Чебышева нижняя граница $C_{min}=2,85$ для индекса $C$-разнообразия уже совершенно формально обнаруживает аномальность каждой из пробных площадей 1 и 2 на уровне достоверности 0,9.

Таким образом, сравнение данных лихенометрической съемки на пробных площадях на трансекте г. Архангельск — ПГЗ с данными по территории ПГЗ указывает на аномальность двух ближайших к городу пробных площадей. Следовательно, радиус влияния г. Архангельска по состоянию эпифитной лихенофлоры можно оценить в 27—39 км.

## Заключение

Крупномасштабное загрязнение атмосферы и глобальное изменение климата могут приводить, в частности, к изменению видового состава экосистем суши. Методология обнаружения таких изменений должна быть отработана своевременно с тем, чтобы иметь возможность обнаруживать их заблаговременно на стадии тенденции. Для отработки методологии представляется логичным проводить экологические обследования ненарушенных или же нарушенных в минимальной степени экосистем, и затем использовать показатели их состояния в качестве базы для обнаружения антропогенных аномалий в других сходных экосистемах, находящихся под антропогенным воздействием. В качестве такого рода ненарушенных экосистем перспективны заповедники, которые могут быть использованы как своеобразные региональные эталоны состояния природной среды.

Для выполнения сравнительного анализа необходимы количественные показатели состояния экосистем. Типовые экологические обследования, проводимые с помощью системы пробных площадей, дают прежде всего информацию о частоте встречаемости видов на пробных площадях. Таким образом, встречаемость видов (т. е. вероятность встретить данный вид на случайно выбранной субплощадке на данной пробной площади) является наиболее доступным для оценки показателем. Важно также интегрально оценивать богатство тех комбинаций видов, которые встречаются наблюдателю на пробных площадях (при этом, разумеется, следует ограничиваться группами биологически сходных видов). Для его количественной оценки предлагается специальный индекс комбинаторного разнообразия (или $C$-разнообразия), вычисляемый по полевым данным о частоте встречаемости видов).

Упомянутые показатели встречаемости и $C$-разнообразия были оцененены по материалам типового лихенометрического обследования, проведенного в ельниках в 1992—1993 гг. в Архангельской области. Обследование проводилось в Пинежском государственном заповеднике (ПГЗ) и на трансекте г. Архангельск — ПГЗ.

В заповеднике было заложено 27 пробных площадей, расположенных случайным образом. На каждой из них было обследовано 10 деревьев. На трансекте было заложено 11 пробных площадей на различном расстоянии от г. Архангельска. На каждой из них были обследованы 20—30 деревьев. Обследование проводилось по методике Инсарова—Пчелкина методом линейных пересечений.

Данные обследования ПГЗ показывают, что общая встречаемость лишайников-эпифитов весьма высока. Она варьирует на изучаемых пробных площадях от 0,97 до 1,00. Однако встречаемость обнаруженных при обследовании 41 видов неодинакова. К видам высокой встречаемости ($p > 0{,}50$) относятся *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambigua*. К видам умеренной встречаемости ($0{,}10 < p < 0{,}50$) относятся *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria capillaris*, *Bryoria lanestris*, *Calicium viride*, *Cetraria glauca*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Ramalina crinalis*.

К этой группе близко стоит *Hypogymnia tubulosa* ($0{,}08 < p < 0{,}15$). Остальные виды обладают редкой встречаемостью ($p < 0{,}10$, кроме *Bryoria fuscescens* ($0{,}05 < p < 0{,}12$) и *Chaenothecopsis viridialba* ($0{,}06 < p < 0{,}12$)).

Число видов, обнаруженных на пробных площадях в ПГЗ, варьировало от 9 до 21. Индекс $C$-разнообразия варьирует на пробных площадях в ПГЗ от 4,18 до 10,50. Среднее значение индекса $C$-разнообразия для ПГЗ есть 6,85; дисперсия 1,6; а ошибка среднего — 0,24. Его нижняя доверительная граница $C_{min}$ есть 2,85 на уровне достоверности 0,9.

Анализ данных обследования пробных площадей на трансекте г. Архангельск — ПГЗ показывает, что ближайшие к г. Архангельску две пробные площади являются аномальными как по числу видов (4 и 6 соответственно), так и по значению индекса $C$-разнообразия (2,11 и 2,74 соответственно). Последние два значения меньше нижней доверительной границы значений индекса $C$-разнообразия ($C_{min} = 2{,}85$); таким образом, обе пробные площади являются аномальными на уровне достоверности 0,9. Следовательно, учитывая их географическое расположение, радиус влияния г. Архангельска по состоянию эпифитной лихенофлоры можно оценить в 27—39 км.

**Оценки встречаемости ($p \times 100$) лишайников-эпифитов на пробных площадях 2—16 в Пинежском государственном заповеднике и нижняя и верхняя доверительные границы (уровень достоверности 0,95; последовательность чисел — сверху вниз соответственная)**

| Вид | В целом по ПГЗ | Номер пробной площади | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 12 | 15 | 16 |
| *Alectoria sarmentosa* | 36 | 40 | 0 | 80 | 0 | 0 | 0 | 10 | 70 | 0 | 10 |
| | 31 | 17 | 0 | 49 | 0 | 0 | 0 | 2 | 40 | 0 | 2 |
| | 42 | 69 | 28 | 94 | 28 | 28 | 28 | 40 | 89 | 28 | 40 |
| *Bryoria capillaris* | 30 | 20 | 10 | 20 | 30 | 30 | 30 | 50 | 20 | 50 | 30 |
| | 24 | 6 | 2 | 6 | 11 | 11 | 11 | 24 | 6 | 24 | 11 |
| | 35 | 51 | 40 | 51 | 60 | 60 | 60 | 76 | 51 | 76 | 60 |
| *Bryoria fuscescens* | 8 | 0 | 10 | 0 | 10 | 30 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | 5 | 0 | 2 | 0 | 2 | 11 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| | 12 | 28 | 40 | 28 | 40 | 60 | 28 | 28 | 51 | 28 | 28 |
| *Bryoria furcellata* | 4 | 0 | 20 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 |
| | 2 | 0 | 6 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| | 7 | 28 | 51 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 40 |
| *Bryoria lanestris* | 28 | 30 | 60 | 10 | 30 | 50 | 20 | 40 | 60 | 20 | 0 |
| | 23 | 11 | 31 | 2 | 11 | 24 | 6 | 17 | 31 | 6 | 0 |
| | 33 | 60 | 83 | 40 | 60 | 76 | 51 | 69 | 83 | 51 | 28 |
| *Bryoria simplicior* | 2 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 |
| | 5 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 |
| *Bryoria fremontii* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | 3 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 |
| *Calicium disseminatum* | 3 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 6 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 |
| *Calicium viride* | 35 | 20 | 40 | 30 | 20 | 50 | 20 | 40 | 40 | 40 | 40 |
| | 30 | 6 | 17 | 11 | 6 | 24 | 6 | 17 | 17 | 17 | 17 |
| | 41 | 51 | 69 | 60 | 51 | 76 | 51 | 69 | 69 | 69 | 69 |
| *Cetraria chlorophylla* | 6 | 10 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 4 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 9 | 40 | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Cetraria glauca* | 36 | 50 | 10 | 70 | 20 | 10 | 30 | 30 | 30 | 30 | 10 |
| | 30 | 24 | 2 | 40 | 6 | 2 | 11 | 11 | 11 | 11 | 2 |
| | 41 | 76 | 40 | 89 | 51 | 40 | 60 | 60 | 60 | 60 | 40 |
| *Cetraria ciliaris* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Cetraria pinastri* | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 20 | 0 | 0 | 10 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 6 | 0 | 0 | 2 |
| | 7 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 51 | 28 | 28 | 40 |

| Вид | В целом по ПГЗ | Номер пробной площади | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 12 | 15 | 16 |
| *Cetraria sepincola* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 3 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Chaenotheca chrysocephala* | 21 | 0 | 20 | 20 | 0 | 40 | 10 | 30 | 10 | 50 | 20 |
| | 17 | 0 | 6 | 6 | 0 | 17 | 2 | 11 | 2 | 24 | 6 |
| | 27 | 28 | 51 | 51 | 28 | 69 | 40 | 60 | 40 | 76 | 51 |
| *Chaenotheca subroscida* | 5 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 8 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 |
| *Cladonia bacilliformis* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Chaenotheca trichialis* | 3 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 6 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Chaenothecopsis nana* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Chaenothecopsis viridialba* | 9 | 10 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 6 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 12 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Opegrapha lichenoides* | 5 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 3 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 9 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Evernia mesomorpha* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 3 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Hypogymnia physodes* | 77 | 70 | 60 | 80 | 90 | 70 | 60 | 80 | 90 | 80 | 80 |
| | 72 | 40 | 31 | 49 | 60 | 40 | 31 | 49 | 60 | 49 | 49 |
| | 82 | 89 | 83 | 94 | 98 | 89 | 83 | 94 | 98 | 94 | 94 |
| *Hypogymnia tubulosa* | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 20 | 10 | 60 | 0 | 0 |
| | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 6 | 2 | 31 | 0 | 0 |
| | 15 | 28 | 28 | 28 | 28 | 51 | 51 | 40 | 83 | 28 | 28 |
| *Lepraria chlorina* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Lepraria incana* | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 6 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Lobaria pulmonaria* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |

| Вид | В целом по ПГЗ | Номер пробной площади | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 12 | 15 | 16 |
| *Mycoblastus sanguinarius* | 14 | 10 | 0 | 40 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 10 | 2 | 0 | 17 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 18 | 40 | 28 | 69 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Parmelia septentrionalis* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 3 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Parmelia sulcata* | 6 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 |
| | 4 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| | 9 | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 |
| *Parmeliopsis ambigua* | 64 | 40 | 60 | 90 | 60 | 0 | 30 | 70 | 70 | 20 | 30 |
| | 58 | 17 | 31 | 60 | 31 | 0 | 11 | 40 | 40 | 6 | 11 |
| | 70 | 69 | 83 | 98 | 83 | 28 | 60 | 89 | 89 | 51 | 60 |
| *Parmeliopsis hyperopta* | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 5 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 |
| *Ramalina dilacerata* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Pertusaria amara* | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 5 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Ramalina crinalis* | 19 | 30 | 10 | 30 | 0 | 80 | 20 | 0 | 20 | 0 | 40 |
| | 15 | 11 | 2 | 11 | 0 | 49 | 6 | 0 | 6 | 0 | 17 |
| | 24 | 60 | 40 | 60 | 28 | 94 | 51 | 28 | 51 | 28 | 69 |
| *Usnea hirta* | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 3 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Usnea filipendula* | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 5 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Usnea glabrescens* | 2 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 20 | 0 |
| | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 6 | 0 |
| | 5 | 28 | 40 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 40 | 51 | 28 |
| *Usnea subfloridana* | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 4 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Pertusaria globulifera* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Biatorella moriformis* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |

*ПРИЛОЖЕНИЕ 2*

**Оценки встречаемости ($p \times 100$) лишайников-эпифитов на пробных площадях 17—33 в Пинежском государственном заповеднике и нижняя и верхняя доверительные границы (уровень достоверности 0,95; последовательность чисел — сверху вниз соответственная)**

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| *Alectoria sarmentosa* | 0 | 10 | 70 | 90 | 90 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 90 | 0 | 90 | 70 | 70 | 90 | 80 |
| | 0 | 2 | 40 | 60 | 60 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 60 | 0 | 60 | 40 | 40 | 60 | 49 |
| | 28 | 40 | 89 | 98 | 98 | 28 | 28 | 51 | 28 | 28 | 98 | 28 | 98 | 89 | 89 | 98 | 94 |
| *Bryoria capillaris* | 20 | 60 | 30 | 50 | 20 | 10 | 10 | 30 | 40 | 20 | 50 | 10 | 20 | 0 | 20 | 50 | 70 |
| | 6 | 31 | 11 | 24 | 6 | 2 | 2 | 11 | 17 | 6 | 24 | 2 | 6 | 0 | 6 | 24 | 40 |
| | 51 | 83 | 60 | 76 | 51 | 40 | 40 | 60 | 69 | 51 | 76 | 40 | 51 | 28 | 51 | 76 | 89 |
| *Bryoria fuscescens* | 0 | 10 | 20 | 40 | 30 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| | 0 | 2 | 6 | 17 | 11 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | 28 | 40 | 51 | 69 | 60 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 |
| *Bryoria furcellata* | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 |
| *Bryoria lanestris* | 10 | 10 | 60 | 30 | 30 | 0 | 10 | 10 | 20 | 20 | 20 | 10 | 30 | 10 | 50 | 60 | 50 |
| | 2 | 2 | 31 | 11 | 11 | 0 | 2 | 2 | 6 | 6 | 6 | 2 | 11 | 2 | 24 | 31 | 24 |
| | 40 | 40 | 83 | 60 | 60 | 28 | 40 | 40 | 51 | 51 | 51 | 40 | 60 | 40 | 76 | 83 | 76 |
| *Bryoria simplicior* | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| | 28 | 28 | 40 | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 |
| *Bryoria fremontii* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Calicium disseminatum* | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 |

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| *Calicium viride* | 70 | 30 | 60 | 30 | 40 | 40 | 20 | 60 | 10 | 30 | 50 | 60 | 50 | 10 | 30 | 10 | 10 |
| | 40 | 11 | 31 | 11 | 17 | 17 | 6 | 31 | 2 | 11 | 24 | 31 | 24 | 2 | 11 | 2 | 2 |
| | 89 | 60 | 83 | 60 | 69 | 69 | 51 | 83 | 40 | 60 | 79 | 83 | 76 | 40 | 60 | 40 | 40 |
| *Cetraria chlorophylla* | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 10 | 30 | 10 | 10 |
| | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 11 | 2 | 2 |
| | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 | 28 | 40 | 40 | 60 | 40 | 40 |
| *Cetraria glauca* | 10 | 20 | 30 | 70 | 70 | 10 | 10 | 40 | 0 | 40 | 40 | 30 | 60 | 100 | 40 | 50 | 50 |
| | 2 | 6 | 11 | 40 | 40 | 2 | 2 | 17 | 0 | 17 | 17 | 11 | 31 | 72 | 17 | 24 | 24 |
| | 40 | 51 | 60 | 89 | 89 | 40 | 40 | 69 | 28 | 69 | 69 | 60 | 83 | 100 | 69 | 76 | 76 |
| *Cetraria ciliaris* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Cetraria pinastri* | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 |
| *Cetraria sepincola* | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |
| *Chaenotheca chrysocephala* | 20 | 30 | 20 | 10 | 10 | 10 | 40 | 0 | 10 | 30 | 10 | 20 | 40 | 70 | 50 | 0 | 10 |
| | 6 | 11 | 6 | 2 | 2 | 2 | 17 | 0 | 2 | 11 | 2 | 6 | 17 | 40 | 24 | 0 | 2 |
| | 51 | 60 | 51 | 40 | 40 | 40 | 69 | 28 | 40 | 60 | 40 | 51 | 69 | 89 | 76 | 28 | 40 |
| *Chaenotheca subroscida* | 0 | 0 | 0 | 10 | 20 | 0 | 20 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 2 | 6 | 0 | 6 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| | 28 | 28 | 28 | 40 | 51 | 28 | 51 | 28 | 40 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 | 40 | 40 |

*Продолжение прилож. 2*

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| *Cladonia bacilliformis* | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Chaenotheca trichialis* | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 |
| *Chaenothecopsis nana* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Chaenothecopsis viridialba* | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 40 | 40 | 10 | 30 | 30 |
| | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 17 | 17 | 2 | 11 | 11 |
| | 28 | 40 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 | 40 | 40 | 40 | 40 | 69 | 69 | 40 | 60 | 60 |
| *Opegrapha lichenoides* | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 30 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 30 | 0 | 0 |
| | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 11 | 0 | 0 |
| | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 60 | 40 | 40 | 40 | 40 | 40 | 28 | 40 | 28 | 60 | 28 | 28 |
| *Evernia mesomorpha* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Hypogymnia physodes* | 60 | 90 | 50 | 80 | 60 | 90 | 90 | 70 | 100 | 90 | 40 | 90 | 90 | 80 | 90 | 60 | 100 |
| | 31 | 60 | 24 | 49 | 31 | 60 | 60 | 40 | 72 | 60 | 17 | 60 | 60 | 49 | 60 | 31 | 72 |
| | 83 | 98 | 76 | 94 | 83 | 98 | 98 | 89 | 100 | 98 | 69 | 98 | 98 | 94 | 98 | 83 | 100 |
| *Hypogymnia tubulosa* | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 40 | 30 | 40 | 10 | 10 | 20 | 0 | 10 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 17 | 11 | 17 | 2 | 2 | 6 | 0 | 2 |
| | 40 | 28 | 29 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 69 | 60 | 60 | 40 | 40 | 51 | 28 | 40 |

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| *Lepraria chlorina* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Lepraria incana* | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 30 | 10 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 0 | 0 |
| | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 | 51 | 28 | 28 | 28 | 28 | 60 | 40 | 28 | 28 |
| *Lobaria pulmonaria* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Mycoblastus sanguinarius* | 0 | 0 | 40 | 40 | 30 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 30 | 20 | 20 | 30 | 30 | 20 |
| | 0 | 0 | 17 | 17 | 11 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 11 | 6 | 6 | 11 | 11 | 6 |
| | 28 | 28 | 69 | 69 | 60 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 40 | 60 | 51 | 51 | 60 | 60 | 51 |
| *Parmelia septentrionalis* | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 |
| | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 |
| *Parmelia sulcata* | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 20 | 20 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 30 | 20 | 0 |
| | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 6 | 6 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 11 | 6 | 0 |
| | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 51 | 51 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 60 | 51 | 28 |
| *Parmeliopsis ambigua* | 60 | 70 | 70 | 80 | 70 | 50 | 40 | 80 | 70 | 60 | 90 | 80 | 70 | 100 | 90 | 80 | 100 |
| | 31 | 40 | 40 | 49 | 40 | 24 | 17 | 49 | 40 | 31 | 60 | 49 | 40 | 72 | 60 | 49 | 72 |
| | 83 | 89 | 89 | 94 | 89 | 76 | 69 | 94 | 89 | 83 | 98 | 94 | 89 | 100 | 98 | 94 | 100 |
| *Parmeliopsis hyperopta* | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 |

*Продолжение прилож. 2*

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 |
| *Ramalina dilacerata* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Pertusaria amara* | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| | 28 | 40 | 28 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 28 | 51 | 28 | 28 |
| *Ramalina crinalis* | 0 | 30 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 0 | 20 | 20 | 30 | 40 | 40 | 40 | 40 | 0 | 0 |
| | 0 | 11 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 6 | 6 | 11 | 17 | 17 | 17 | 17 | 0 | 0 |
| | 28 | 60 | 40 | 40 | 40 | 28 | 28 | 28 | 51 | 51 | 60 | 69 | 69 | 69 | 69 | 28 | 28 |
| *Usnea hirta* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Usnea filipendula* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Usnea glabrescens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| *Usnea subfloridana* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 | 40 | 28 | 28 | 28 | 40 | 40 | 28 | 28 |
| *Pertusaria globulifera* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 |
| *Biatorella moriformis* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 40 | 28 |

**Оценки встречаемости ($p \times 100$) лишайников-эпифитов на пробных площадях на трансекте г. Архангельск — ПГЗ и нижняя и верхняя доверительные границы (уровень достоверности 0,95; последовательность чисел — сверху вниз соответственная)**

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| *Alectoria sarmentosa* | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 60 | 0 | 80 | 0 | 0 | 20 |
| | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 42 | 0 | 58 | 0 | 0 | 8 |
| | 15 | 16 | 16 | 28 | 16 | 75 | 16 | 92 | 16 | 16 | 42 |
| *Bryoria capillaris* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 33 | 0 | 60 | 30 | 10 | 20 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19 | 0 | 39 | 15 | 3 | 8 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 51 | 16 | 78 | 52 | 30 | 42 |
| *Bryoria fuscescens* | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 17 | 20 | 30 | 0 | 0 | 40 |
| | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 7 | 8 | 15 | 0 | 0 | 22 |
| | 15 | 16 | 30 | 15 | 16 | 34 | 42 | 52 | 16 | 16 | 61 |
| *Bryoria furcellata* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 17 | 16 | 16 | 16 | 16 | 16 |
| *Bryoria lanestris* | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 37 | 0 | 10 | 10 | 10 | 30 |
| | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 22 | 0 | 3 | 3 | 3 | 15 |
| | 15 | 16 | 16 | 28 | 16 | 54 | 16 | 30 | 30 | 30 | 52 |
| *Bryoria fremontii* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 16 | 30 | 16 | 16 | 30 |
| *Calicium viride* | 0 | 0 | 40 | 64 | 10 | 60 | 10 | 10 | 30 | 50 | 30 |
| | 0 | 0 | 22 | 43 | 3 | 42 | 3 | 3 | 15 | 30 | 15 |
| | 15 | 16 | 61 | 80 | 30 | 75 | 30 | 30 | 52 | 70 | 52 |
| *Cetraria chlorophylla* | 0 | 0 | 10 | 0 | 10 | 3 | 30 | 0 | 10 | 0 | 20 |
| | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 15 | 0 | 3 | 0 | 8 |
| | 15 | 16 | 30 | 15 | 30 | 17 | 52 | 16 | 30 | 16 | 42 |
| *Cetraria glauca* | 0 | 20 | 70 | 36 | 0 | 40 | 10 | 20 | 10 | 40 | 0 |
| | 0 | 8 | 48 | 20 | 0 | 25 | 3 | 8 | 3 | 22 | 0 |
| | 15 | 42 | 85 | 57 | 16 | 58 | 30 | 42 | 10 | 61 | 16 |
| *Cetraria pinastri* | 0 | 0 | 10 | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 10 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 3 | 0 | 8 | 0 | 0 | 8 | 3 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 30 | 15 | 42 | 11 | 16 | 42 | 30 | 16 | 16 |
| *Chaenotheca chrysocephala* | 27 | 50 | 10 | 36 | 50 | 20 | 50 | 5 | 30 | 50 | 15 |
| | 13 | 30 | 3 | 20 | 30 | 10 | 30 | 1 | 15 | 30 | 5 |
| | 48 | 70 | 30 | 57 | 70 | 37 | 70 | 24 | 02 | 70 | 36 |
| *Cheanotheca subroscida* | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 28 | 16 | 11 | 16 | 30 | 16 | 16 | 16 |
| *Chaenothecopsis viridialba* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 17 | 16 | 16 | 16 | 16 | 30 |
| *Opegrapha lichenoides* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 16 | 16 | 16 | 30 | 30 |
| *Hypogymnia physodes* | 27 | 100 | 90 | 82 | 80 | 53 | 80 | 90 | 70 | 100 | 60 |
| | 13 | 84 | 70 | 61 | 58 | 36 | 58 | 70 | 48 | 84 | 39 |
| | 48 | 100 | 97 | 93 | 92 | 70 | 92 | 97 | 85 | 100 | 78 |

| Вид | Номер пробной площади | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| *Hypogymnia tubulosa* | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 30 | 15 | 16 | 11 | 16 | 30 | 16 | 16 | 16 |
| *Lepraria incana* | 18 | 30 | 50 | 9 | 30 | 0 | 10 | 0 | 20 | 20 | 0 |
| | 7 | 15 | 30 | 3 | 15 | 0 | 3 | 0 | 8 | 8 | 0 |
| | 39 | 52 | 70 | 28 | 52 | 11 | 30 | 16 | 42 | 42 | 16 |
| *Lobaria pulmonaria* | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 42 | 11 | 16 | 16 | 16 | 16 | 16 |
| *Lobaria verrúcosa* | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 30 | 11 | 16 | 16 | 16 | 16 | 16 |
| *Mycoblastus sanguinaria* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 30 | 16 | 16 | 16 | 30 | 35 |
| *Parmelia sulcata* | 0 | 10 | 0 | 9 | 20 | 13 | 30 | 20 | 30 | 20 | 20 |
| | 0 | 3 | 0 | 3 | 8 | 5 | 15 | 8 | 15 | 8 | 8 |
| | 15 | 30 | 16 | 28 | 42 | 30 | 52 | 42 | 52 | 42 | 42 |
| *Parmeliopsis ambigua* | 9 | 70 | 90 | 64 | 60 | 60 | 60 | 50 | 50 | 90 | 30 |
| | 3 | 48 | 70 | 43 | 39 | 42 | 39 | 30 | 30 | 70 | 15 |
| | 28 | 85 | 97 | 80 | 78 | 75 | 78 | 70 | 70 | 97 | 52 |
| *Parmeliopsis hyperopta* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 30 | 16 | 16 | 16 | 16 |
| *Parmeliopsis pallescens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 21 | 16 | 30 | 16 | 16 | 16 |
| *Ramalina dilacerata* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 30 | 16 | 16 | 16 | 16 |
| *Pertusaria amara* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 16 | 16 | 30 | 30 | 16 |
| *Ramalina crinalis* | 0 | 0 | 10 | 27 | 0 | 20 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 |
| | 0 | 0 | 3 | 13 | 0 | 10 | 3 | 3 | 3 | 3 | 0 |
| | 15 | 16 | 30 | 48 | 16 | 37 | 30 | 30 | 30 | 30 | 16 |
| *Physcia stellaris* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 16 | 16 | 16 | 16 | 30 |
| *Usnea hirta* | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | 15 | 16 | 30 | 15 | 16 | 11 | 16 | 16 | 16 | 16 | 30 |
| *Usnea filipendula* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 10 | 20 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 8 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 16 | 30 | 30 | 42 | 16 |
| *Usnea glabrescens* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 11 | 42 | 30 | 16 | 16 | 16 |

**Эпифитные лишайники Пинежского государственного заповедника**

*Arthopyrenia punctiformis* Massal.
*Chaenotheca chrysocephala* (Turn ex Ach.)
*Ch. subroscida* (Eitn.) Zahlbr.
*Ch. trichialis* (Ach.) Th. Fr.
*Chaenothecopsis viridialba* (Krempelh.)
*Ch. nana* Tibell
*Calicium disseminatum* (Ach.) Fr.
*C. viride* Pers.
*Xyloschistes platitropa* (Nyl.)
*Opegrapha lichenoides* Pers.
*Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck.
*N. levigatum* (Ach.)
*N. resupinatum* (L.) Ach.
*N. parile var. parile* (Ach.) Ach.
*N. parile var. subparile* (Gyeln.) Srat
*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.*
*Pseudocyphellaria scrobiculata* (Scop.) Blum. *Lobaria verrucosa* (Huds.) Hoffm.
*Collema flaccidum* Ach.
*Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl.
*Lecidea olivacea* (Hoffm.) Massal.
*Psora ostreata* Hoffm.
*Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm.
*Bacidia naegelii* (Hepp.) Zahlbr.
*B. sphaeroides* (Dicks) Zahlbr.
*Lecanora allophana* Nyl.
*L. cateilea* (Ach.) Massal.
*L. chlarotera* Nyl.
*L. pallida* (Schreb.) Rabenh
*Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Ras.
*H. physodes* (L.) Nyl.
*H. tubulosa* (Schaer.) Hav.
*Cetraria ciliaris* Ach.
*C. chlorophylla* (Wild.) Vain.
*C. pinastri* (Scop.) S. Gray — *C. caperata* (L.) Vain.
*C. sepincola* (Ehrh.) Ach.
*C. juniperina* (L.) Ach.
*Platismatia glauca* (L.) W. Culb — *C. glauca* (L.) Ach.
*Parmelia olivacea* (L.) Ach. em Nyl.
*P. septentrionalis* (Lynge) Ahti
*P. sulcata* Tayl.
*Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl.
*P. hyperopta* (Ach.) Arnold
*P. aleurites* (Ach.) Nyl. — *P. pallescens* (Hoffm.) Hillm
*Alectoria sarmentosa* (Ach.) Ach.
*Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. H.
*B. fremontii* (Tuck) Brodo et D. H.
*f. erikssonii* Du Rietz
*f. olivacea* (Ras) Magn.
*B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. H.
*B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. H.
*B. lanestris* Brodo et D. H.
*B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. H.
*Evernia mesomorpha* (Flot.) Nyl.
*Usnea glabrescens* (Nyl.) Vain.
*U. filipendula* Stirt. — *U. dasypoga* (Ach.) Rohl.
*U. hirta* (L.) Wigg.
*U. subfloridana* Stirt. — *U. comosa* (Ach.) Rohl.

*Ramalina crinalis* (Ach.) Gyeln. — *R. thrausta* (Ach.) Nyl
*R. dilacerata* (Hoffm.) Vain.
*R. fastigiata* (Liljebl) Ach.
*R. fraxinea* (L.) Ach.
*R. roesleri* (Hockst. et Schaer) Hue
*Biatorella moriformis* (Ach.) Th. Fr.
*B. pinicola* (Massal.)
*Pertusaria amara* (Ach.) Nyl.
*P. globulifera* (Turn.) Massal.
*P. pertusa* (L.) Tuck.
*Caloplaca aurantiaca* (Lightf.) Th. Fr.
*C. cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.
*Xanthoria parietina* (L.) Belt.
*Buellia disciformis* (Fr.) Mudd.
*Physcia aipolia* (Ehrh.) Hampe
*Ph. stellaris* (L.) Nyl.
*Physconia pulverulacea* (Hoffm.) Poelt
*Phlyctis argena* (Spreng) Flot.
*Lichenes Imperfecti*
*Chrysothrix chlorina* (Ach.) Laund — *Lepraria chlorina* Ach.
*Lepraria incana* (L.) Ach.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования. — Л.: Гидрометеоиздат, 1974. — 172 с.

2. Инсаров Г. Э. Об учете лишайников-эпифитов на стволах деревьев. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1982, т. 5, с. 25—33.

3. Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Сравнение различных методов учета лишайников-эпифитов. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1983, с. 90—101.

4. Зелтынь С. А. Оценка параметров бинарного случайного поля встречаемости биологических объектов в пространстве. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1992, т. 14, с. 205—220.

5. Климат Архангельска (под ред. Ц. А. Швер, А. С. Егоровой). — Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 35—44, 160—164.

6. 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. I Доклад МГЭИК ВМО/ЮНЕП по изменению климата, т. 2, ч. 3. М., 1989.

7. Левич А. П. Структура экологических сообществ. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 181 с.

8. Мюллер П., Ноиман П., Шторм Р. Таблицы по математической статистике. — Москва: Финансы и статистика, 1982. — 272 с.

9. Определитель лишайников СССР. Вып. I. — Л.: Наука, 1971. — 410 с.

10. Определитель лишайников СССР. Вып. II. — Л.: Наука, 1974. — 283 с.

11. Определитель лишайников СССР. Вып. III. — Л.: Наука, 1975. — 275 с.

12. Определитель лишайников СССР. Вып. IV. — Л.: Наука, 1977. — 344 с.

13. Определитель лишайников СССР. Вып. V. — Л.: Наука, 1978. — 305 с.

14. Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. — Л.: Наука, 1972. — 174 с.

15. Свирежев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. — М.: Наука, 1972. — 159 с.

16. Справочник по теории вероятностей и математической статистике. — Москва: Наука, 1985. — 640 с.
17. Флора Северо-Востока Европейской части СССР (под ред. А. И. Толмачева). Т. I. — Л.: Наука, 1974. — 268 с.
18. Флора Северо-Востока Европейской части СССР (под ред. А. И. Толмачева). Т. II. — Л.: Наука, 1976. — 315 с.
19. Флора Северо-Востока Европейской части СССР (под ред. А. И. Толмачева). Т. III. — Л.: Наука, 1976. — 293 с.
20. Флора Северо-Востока Европейской части СССР (под ред. А. И. Толмачева). Т. IV. — Л.: Наука, 1977. — 311 с.
21. Brodo J., Hawksworth D. Alectoria and allied genera in North America. — Operat. Bot., N 42, 1977, p. 49.
22. Chernov Yu. I. Effects of Global Change on Animal Biodiversity. In: Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems: an International conference, 1993, Oppdal, Norway, Abstracts, 1993, NINA, p. 4.
23. Manual for Integrated Monitoring: Programme Phase 1993—1996. — Environment Data Centre. National Board of Waters and the Environment. Helsinki, 1993, 114 p.
24. Sokolov I. A. Impacts on Biodiversity and Landscape Diversity. In: Clobal Change and Arctic Terrestrial Ecosystems: an International Conference, 1993, Oppdal, Norway, Abstracts, 1993, NINA, p. 19.
25. Yurtsev B. A. Effect of Climate Change on Plant Biodiversity in the Arctic. In: Clobal Change and Arctic Terrestrial Ecosystems: an International Conference, 1993, NINA, p. 22.

# STATISTICAL MODEL OF SPECIES OCCURRENCE AND AN ATTEMPT OF BIODIVERSITY ASSESSMENT FOR EPIPHYTIC LICHENS

*S. M. Semenov*

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

*Yu. V. Zakharchenko*

*Pinegsky State Nature Reserve*

Traditionally the researchers use quantitative biodiversity indices to characterize species abundance of an ecosystem. However, all these popular indices reflect a total number of species and their contribution to total biomass or total number of individuals of an ecosystem. Authors propose a new biodiversity index which characterizes a variety of different combinations of species occurred within the sampling plots selected for a field study of a given ecosystem. Thus, it reflects species diversity faced by investigator at various parts of an ecosystem. Species occurrence and proposed biodiversity index were estimated for epiphytic lichens. These estimates are based upon field data gained in 1992—1993 in Arkhangelsk province.

# МОДЕЛИРОВАНИЕ КОНКУРЕНЦИИ В ЧИСТОПОРОДНЫХ ДРЕВОСТОЯХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МНОГОСЛОЙНЫХ КРОН

*В. К. Мацкявичюс*

*Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН*

Целью работы является дальнейшее продвижение в модельном исследовании лесной динамики фитоценнотического уровня. В работе строится имитационная модель, в основе которой лежит система уравнений типа {особь — популяция}. Из требований, предъявленных к модели, можно выделить то, что она, с одной стороны, должна быть достаточно проста, а с другой — отражать основные процессы, происходящие как на уровне отдельного дерева, так и внутри сообщества. Особенностями такой модели являются то, что она одновременно описывает рост дерева с явным использованием функции фотосинтеза и динамику численности с учетом конкурентного взаимодействия за световой ресурс. Дополнительно к этому описывается динамика роста нижней грани кроны дерева. Для исследования динамических процессов на уровне отдельного дерева кроны деревьев представляются в виде многослойных вертикальных светопоглощающих экранов. Такое представление является приближением к более реалистичному описанию морфологии крон деревьев, а также позволяет рассчитывать на более адекватное описание моделью динамики переменных индивидуального и популяционного уровней. После подгонки параметров работоспособность построенной модели проверяется сопоставлением модельных и эмпирических динамических кривых.

## Описание модели

Объектом рассматриваемой модели является самый массовый объект в лесоведении — одновидовая одновозрастная популяция деревьев. Такая популяция может иметь место как в искуственных посадках, так и в естественных условиях, когда после сильных разрушающих факторов (пожар, ветровал, рубки и т. д.) освободившаяся территория заселяется семенами, преимущественно одного вида, от особей, окружающих данный ареал. Образовавшийся «пакет» одновозрастных деревьев после бурного роста и смыкания крон вступает в сильную конкуренцию за жизненные ресурсы. При сильных эдификаторных свойствах древостоя возникает слабо размазанная по возрасту популяция материнских особей, которая подавляет рост подрастающих поколений [7, 8]. В таком случае практически на весь период жизни можно рассматривать популяцию как сообщество из $N$ одинаковых особей.

В модели считается, что распределение деревьев в популяции подчинено пуассоновскому закону. Конкурентное взаимодействие особей внутри сообщества ограничивается конкуренцией за световой ресурс, для чего в модели используется развитая базовая теория световой конкуренции [10, 11, 13, 15, 16].

Источник света в модели неподвижен и находится под углом $\psi$ над горизонтом. Отражение и рассеяние света не рассматривается. Все динамические переменные зависят от времени $t$, ограниченного рамками жизни одной особи. Единица измерения — 1 год.

Рост деревьев обуславливается продукцией фотосинтеза без учета затрат на дыхание. Органическое вещество, полученное в результате фотосинтеза, распределяется между фотосинтезирующей и остальной частью дерева пропорционально их массе. Кроны деревьев моделируются в виде многослойных светопоглощающих вертикальных экранов треугольной формы с постоянным углом $\varphi$ в верхушке дерева. В отличие от некоторых работ [2—4], наша модель начинает работать с первого года жизни особей. Из-за нехватки ассимилирующего материала в этот период листовая поверхность дерева образует только один с сильной ажурностью вертикальный слой листвы. Количества света, проникающего через такой слой и не поглощенного им, достаточно для образования следующего слоя. По ходу роста дерева избыток листовой поверхности (по сравнению с площадью слоя) образует следующие слои листвы, по площади равные первому. Освещенность вновь образовавшегося слоя падает по мере удаления от источника света. Но внутри слоя все листья считаются находящимися в одинаковых условиях освещенности, что не противоречит общепринятому представлению [26]. Максимальное число слоев ограничивается тем соображением, что с какого-то момента для вновь образовавшегося слоя листвы количества света, прошедшего через крону и большей частью поглощенного последней, оказывается недостаточно и дыхание листьев превышает процесс фотосинтеза в них (компенсационная точка). Тогда листовая поверхность дерева усыхает на весь последний относительно источника света слой. Для популяции модельных деревьев подъем нижней границы кроны также ограничивает рост листовой поверхности.

Для свободно растущего дерева, представление которого использовалось для отладки модели, считалось, что интенсивность света одинакова как для верхушки, так и для нижней части кроны, из-за чего последняя была постоянной величиной (в модели подъем нижней грани кроны для отдельного дерева равен нулю). Вследствие световой конкуренции листья в нижней части кроны деревьев также могут попасть в худшие или равные условия освещенности, соответствующие точке компенсации. После этого нижняя грань кроны поднимается наверх до тех пор, пока не достигнет места, где дыхание листвы не превышает фотосинтез.

Математическое построение выглядит следующим образом. Одно из уравнений системы {особь — популяция} — это уравнение ро-

ста особи, которое, будучи записанным в обычной форме баланса углерода, имеет следующий вид:

$$m(t+1) = m(t) + A(t)\,S_L(m) - rm(t), \qquad (1)$$

где $m(t)$ — биомасса отдельной особи (кг сырого вещества), $S_L(m)$ — листовая поверхность дерева (м$^2$), которая в модели принимает вид степенной функции (что достаточно хорошо отражает взаимосвязь листовой поверхности с биомассой [19]):

$$S_L(t) = am^{\alpha}(t), \qquad (2)$$

$A(t)$ — удельная скорость нетто-ассимиляции (кг/(м$^2$ · год)), $r$ — суммарный коэффициент опада и затрат на дыхание (кг · год)$^{-1}$.

Для нашей модели с многослойными вертикальными кронами конкретный вид равенства (1) принимает несколько измененное представление, которое отражает вертикальную световую дифференциацию в кроне дерева. Используем понятие радиационных полей по вертикали. Похожие по смыслу величины не являются новыми [14, 28, 29, 32]. Для популяции из тождественных экранов с вертикальной ориентацией поле света $I(h)$ (величина потока, падающего на вертикальную единицу площади на высоте $h$) удовлетворяет равенство

$$I(\gamma, \psi, n, h) = I_0 \cos\psi \exp\left[-\frac{\gamma n S^{+}(h)}{\operatorname{tg}\psi}\right], \qquad (3)$$

где $I_0$ — плотность исходного потока света, $n$ — плотность популяции, $\gamma$ — коэффициент экстинкции (доля света, поглощаемого единичной площадью листвы при ее прохождении), $\psi$ — угол падения света, $S^{+}(h)$ — листовая поверхность дерева выше уровня $h$. Множители $\cos\psi$ и $1/\operatorname{tg}\psi$ появляются по причине вертикальной ориентации крон, при этом $S^{+}(h)$ превращается в эффективную листовую поверхность $S^{+}(h)/\operatorname{tg}\psi$.

Для использования равенства (3) в нашей модели введем несколько обозначений. Пусть $S_p(t)$ — листовая поверхность одного слоя кроны (м$^2$). Ее площадь для крон треугольной формы равна

$$S_p(t) = [H(t) - B(t)]^2 \operatorname{tg}(\varphi/2), \qquad (4)$$

где $H(t)$ и $B(t)$ — высота дерева (м) и уровень нижней границы кроны (м) соответственно, $\varphi$ — угол в верхушке слоя кроны (рад).

Воспользовавшись многочисленными данными об аллометрических соотношениях между биомассой и высотой дерева, биомассой и диаметром ствола на высоте груди $DBH(t)$ (см) [17, 19, 22, 30, 31], можно величины $H(t)$ и $DBH(t)$ выразить (как и листовую поверхность $S_L(t)$) степенными функциями вида

$$H(t) = bm^{\beta}(t), \quad DBH(t) = dm^{\theta}(t). \qquad (5)$$

(Выражение для переменной $B(t)$ введем ниже.)

Число образовавшихся слоев модельной кроны дерева в момент $t$ равно $plk(t) = S_L(t)/S_p(t)$. Пусть $kl$ и $rk$ — число целых слоев и неполный слой, не успевший сформироваться до целого

слоя соответственно, $0 \leqslant rk < 1 : kl = [plk]$, $rk = plk - kl$. В модели предполагается, что остаток слоя $rk$ «размазывается» по всей поверхности слоя и образует более «дырявый» слой, который располагается ближе всего к источнику света, а коэффициент экстинкции для него равен $rk\gamma$. Тогда суммарный коэффициент экстинкции при прохождении всех слоев кроны равен

$$\gamma_\Sigma = 1 - (1 - \gamma)^{kl}(1 - \gamma rk).$$

Пусть $\Delta h$ — минимальная высота радиационного поля по вертикали, а $l(t) = [H(t)/\Delta h] + 1$ — максимальное число этих полей. Тогда для нашей модели равенство (3) принимает вид

$$I(j) = I(\gamma_\Sigma, \psi, n, j\Delta h) = I_0 \cos\psi \exp\left[-\frac{\gamma_\Sigma n S_p^+(j\Delta h)}{10^4 \operatorname{tg}\psi}\right], \tag{6}$$

$$j = 0, 1, 2, \ldots, l,$$

где $j\Delta h$ — высота нахождения единичной вертикальной площадки, на которую падает поток света $I$, $S_p^+(j\Delta h)$ — часть поверхности слоя кроны $S_p$, находящейся над $j$-м радиационным полем. Степень $10^4$ возникает для согласования единиц измерения площадей популяции (га) и слоя кроны отдельного дерева (м$^2$).

Аналогично уравнение роста (1) принимает следующую форму:

$$m(t+1) = m(t) + rk \sum_{j=0}^{l} A_{ij}(t) S_p^j(t) + \sum_{i=2}^{kl+1} \sum_{j=0}^{l} A_{ij}(t) S_p^j(t) - rm(t), \tag{7}$$

где $A_{ij}(t)$ — удельная скорость ассимиляции в $j$-м радиационном поле и в $i$-м слое кроны, $S_p^j$ — часть поверхности слоя кроны, попавшее в $j$-е радиационное поле. Естественно

$$\sum_{j=0}^{l} S_p^j(t) = S_p(t).$$

Для второго уравнения системы — динамики численности популяции воспользуемся уравнением [1, 11, 12]:

$$n(t+1) = WV(t)\, n(t),$$

где $W : 0 < W \leqslant 1$ — плотностно-независимая компонента выживаемости (в дальнейшем это постоянная величина), $V(t) : 0 \leqslant V(t) \leqslant 1$ — плотностно-зависимая компонента, зависимость которой от плотности реализуется через скорость фотосинтеза всей кроны дерева:

$$V(t) = V[F(t)] = V[A(t) S_L(t)].$$

Пусть при полной доступности ресурсов, когда скорость ассимиляции достигает максимум, $A(t) = A^{\max}(t)$, компонента выживаемости $V(t) = 1$. Это справедливо при отсутствии конкуренции за свет в популяции, т. е. при $n(t) = 0$. Естественно, что при та-

ком условии радиационные поля по вертикали для одиночного дерева одинаковы, и для всех $j=0, 1, 2, \ldots, 1$

$$I(j) = I(\gamma_\Sigma, \psi, n\gamma\Delta h) = I_0 \cos\psi,$$

а максимальная скорость удельной ассимиляции

$$A^{\max}(t) = A_1(t) + A_2(t) + \ldots + A_{kl+1}(t). \tag{8}$$

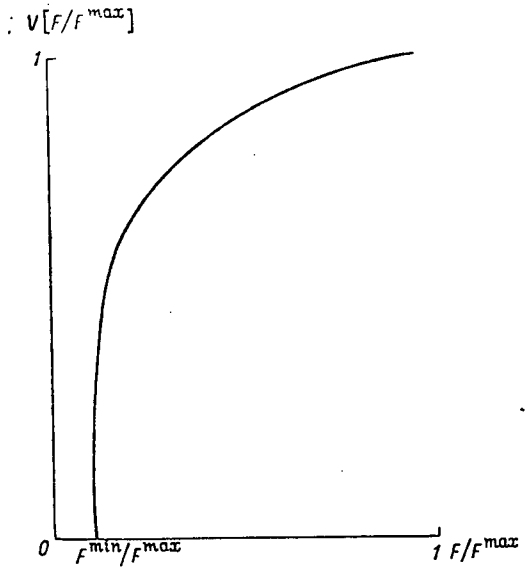



Рис. 1. Качественный вид зависимости компоненты выживаемости $V$ от аргумента $F/F^{\max}$ (9); $F^{\min}$ — скорость суммарного фотосинтеза, равного световому + темновому дыханию листвы.

Соответственно при $n(t) > 0$ имеем $A < A^{\max}$ и $V(t) < 1$. При таких условиях зависимость $V[F, F^{\max}]$ удобно взять в виде

$$V = V[F/F^{\max}],$$

где $F^{\max} = A^{\max} S_L$. Из равенств (7), (8) видно, что

$$F/F^{\max} = AS_L/A^{\max}S_L \neq A/A^{\max}.$$

Используем применяемый в [12] вид функции выживаемости (рис. 1):

$$V = 1 - p\left(\frac{1-z}{1-s}\right)^u, \tag{9}$$

где $z = F/F^{\max}$, а $p \leqslant 1$, $s < 1$, $u$ — параметры.

В модели зависимость скорости удельной ассимиляции от светового потока $I$ имеет вид обычной гиперболической «световой кривой» [26]. Если обозначить $I(c)$ — компенсационную точку, $q_1$, $q_2$ — параметры световой кривой, то для одиночного дерева скорость ассимиляции первого слоя имеет вид

$$A_1^{\max} = \frac{q_1[I_0\cos\psi - I(c)]}{1 + q_2 I_0 \cos\psi}, \tag{10}$$

а для остальных слоев $i=2, 3, \ldots, kl+1$

$$A_i^{\max} = \frac{q_1 [I_0 \cos\psi (1-\gamma)^{i-1} (1-rk\gamma) - I(c)]}{1 + q_2 I_0 \cos\psi (1-\gamma)^{i-1} (1-rk\gamma)}.$$

Для сообщества деревьев такая зависимость принимает следующую форму. Для первого слоя

$$A_{1j} = \frac{q_1 [I(j) - I(c)]}{1 + q_2 I(j)}, \tag{11}$$

где $I(j)$ — $j$-е радиационное поле, введенное в (3), $j=0, 1, \ldots, l$, а для остальных слоев $i=2, 3, \ldots, kl+1$:

$$A_{ij} = \frac{q_1 [I(j)(1-\gamma)^{i-1} (1-rk\gamma) - I(c)]}{1 + q_2 I(j)(1-\gamma)^{i-1} (1-rk\gamma)}. \tag{12}$$

В третьем уравнении системы применим динамику подъема нижней грани кроны $B(t)$. Обозначим несколько величин:

$$q = 10^4 \frac{\operatorname{tg}\psi}{\operatorname{tg}\varphi/2} \ln \frac{I_0 \cos\psi}{I(c)}, \quad Q = \frac{H - q/(\gamma_\Sigma n)^{1/2}}{\Delta h}.$$

Тогда для динамики нижней грани кроны справедливо равенство

$$B(t+1) = B(t) + Z(t),$$

где

$$Z = \begin{cases} 0 & \text{при } Q \leqslant 0,\ Q > H/\Delta h - 1, \\ Q\,\Delta h & \text{при } 0 < Q \leqslant H/\Delta h - 1,\ \{Q\} = 0, \\ [Q+1]\,\Delta h & \text{при } 0 < Q \leqslant H/\Delta h - 1,\ \{Q\} \neq 0 \end{cases}$$

($[z]$ и $\{z\}$ — целая и дробная части величины $z$ соответственно).

## Идентификация модели

Для проверки работоспособности модели была проведена идентификация с натурными данными, в качестве которых были выбраны сомкнутые чистые еловые насаждения бонитета IV Архангельской области [5]. Начальное время отсчета в таблицах $t=80$, так как автором было установлено, что в формировании чистых древостоев может принимать участие ель не моложе 80—100 лет. Для этого возраста из-за малых размеров она находится под пологом. Конечный возраст $t=360$ лет, когда под воздействием ветров и буреломов такого возраста достигают единичные ели на 1 га [33]. Для подгонки модели к натурным данным параметры подбирались таким образом, чтобы модельные и натурные динамические кривые максимально совпадали. Часть параметров использовалось из литературных источников. Оставшаяся часть свободных параметров подбиралась для свободно растущего дерева, чтобы они оставались в разумных пределах и не противоречили общепринятым представлениям. Поскольку в эмпирических данных речь идет не о биомассе, а о запасе древесины, то для удоб-

ства сравнения с моделью мы воспользовались данными о плотности свежесрубленной еловой древесины [21, 35] и ее значение выбрали равной 900 кг сырой массы на 1 м$^3$.

Приведем описание выбора некоторых параметров. Время жизни ели — 360 лет. В аллометрической зависимости (2) параметр $\alpha$ колеблется в пределах 0,5—0,9. В модели $\alpha=0{,}825$. Для выбора значения параметра $a$ воспользовались следующим соображением. Известно, что к концу жизни ели коэффициент перехода от массы дерева к массе хвои колеблется в пределах 0,04—0,05 [18]. В модели $a_1=m_L/m_{\max}=0{,}05$. Для одиночной ели максимальную массу $m_{\max}$ взяли 4000 кг. Тогда масса хвои $m_L=200$ кг, что практически совпадает с данными ели такой морфологии [9]. Коэффициент перехода от массы хвои к ее поверхности $a_2=m_L/s_L=0{,}105$ кг сырой хвои/м$^2$, что не противоречит эмпирическим данным [6, 27]. Тогда получаем

$$a=\frac{S_L(m_{\max})}{m_{\max}^{\alpha}}=\frac{a_1}{a_2}m_{\max}^{1-\alpha}=2{,}027.$$

Согласно равенству (2), при таких значениях параметров $a$, $\alpha$ и $m_{\max}$ поверхность хвои одиночной ели может достичь 1899 м$^2$. Максимальный рост ели бонитета IV был выбран 35 м. По литературным данным при таком росте диаметр кроны около 9 м [9] и выбор угла $\psi$ в верхушке ели размером 0,252 рад соответствует этим морфологическим данным. Тогда при $B(t)=0$ площадь слоя хвои по равенству (4) равна 161,4 м$^2$. Если интенсивность исходного потока света $I_0$ в выражении (3) взять равным единице, то компенсационную точку можно выбрать равной 0,025 [18]. При коэффициенте экстинкции $\gamma=0{,}32$ число слоев $plk$ в кроне ели не превышает 8,77. Тогда $S_L(m_{\max})=1415$ м$^2$. При таких значениях максимальной поверхности хвои и диаметра кроны получаем индекс листовой (хвойной) поверхности равным 21,3 м$^2$/м$^2$, что хорошо согласуется с эмпирическими данными [24, 25] (особенно если вспомнить, что нижняя грань кроны в данном случае равна нулю). Параметры световой кривой $q_1$, $q_2$ из зависимости (10) искались следующим образом. Согласно литературным данным [23], в июле значения дневного часового фотосинтеза $ass_{1h}$ (за вычетом дневного дыхания хвои) и ночного часового дыхания $rsp_{1h}$ равнялись 0,722 мг $CO_2$/(г массы сырого вещества · ч) и 0,061 мг $CO_2$/(г массы сырого вещества · ч) соответственно. Продолжительность дня — 11 ч, ночного дыхания — 13 ч. Известно, что при световом насыщении интенсивность фотосинтеза для хвои при переходе с сырой массы (г) на площадь (дм$^2$) увеличивается приблизительно в 7 раз [20]. Тогда $ass_{1h}=5{,}06$ мг $SO_2$/(дм$^2$ · ч), $rsp_{1h}=0{,}43$ мг $CO_2$/(дм$^2$ · ч). Как известно, световые кривые фотосинтеза графически соответствуют гиперболам [26]:

$$ass_{1h}=\frac{q_1^1 I}{1+q_2 I}, \tag{13}$$

где $I$ — интенсивность потока света. Тогда суточная ассимиляция

$$ass_{24h} = 11ass_{1h} - 13rsp_{1h} = \frac{q_1^{11}(I - I_{\min})}{1 + q_2 I},$$

где

$$q_1^{11} = 11q_1^1 - 13q_2 rsp_{1h}, \quad I_{\min} = 13rsp_{1h}/q_1^{11}. \tag{14}$$

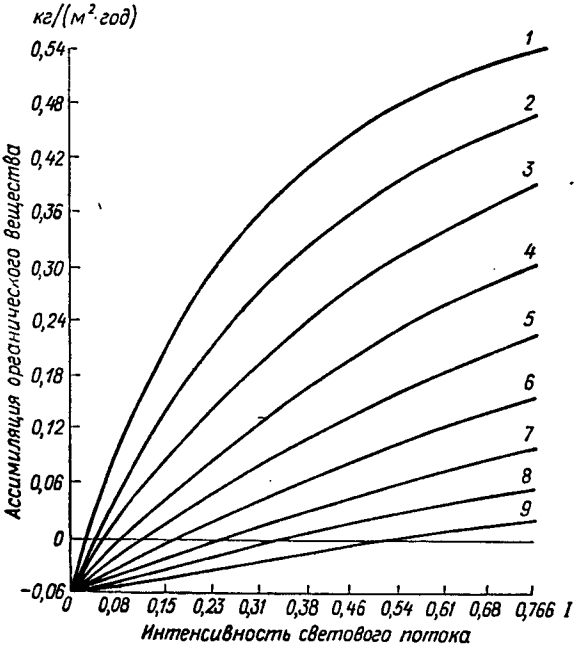



Рис. 2. Световые кривые для слоев кроны популяционной модельной ели.

*1—9* — порядковые номера слоев кроны.

Если взять угол солнца $\psi = 0{,}698$ рад, то в нашем случае $I = I_0 \times \times \cos\psi = 0{,}766$, $I_{\min} = I(c) = 0{,}025$, и, решая систему (13)—(14), получаем значения $q_2 = 3{,}0$, $q_1^{11} = 222{,}7$, а суточная ассимиляция в июле при световом насыщении $ass_{24h} = 50{,}04$ мг $CO_2$/(дм$^2$ · сут), что не противоречит литературным данным [18]. Продолжительность сезона в модели равнялось 210 суткам при среднесуточном фотосинтезе 0,75 от июльского [20]. Тогда годовая ассимиляция $ass_{\text{год}} = 0{,}788$ кг $CO_2$/(м$^2$ · год). Коэффициент перевода количества $CO_2$, поглощенного деревом, в массу органического вещества равен 0,683 (согласно формуле химического состава углеводов ($CH_2O$)). Получаем удельный прирост биомассы 0,539 кг сырой хвои / (м$^2$ · год). Из значений $q_1^{11}$, $ass_{24h}$ и $ass_{\text{год}}$ получаем $q_1 = 2{,}4$. Пользуясь соотношениями (11), (12), получаем количест-

венные зависимости годовой удельной ассимиляции органического вещества от интенсивности светового потока для разных слоев кроны популяционной модельной ели при $t=360$ лет (рис. 2).

Максимальная суммарная интенсивность ассимиляции для всей кроны одиночной ели равна 2,252 кг/(м$^2$·год). Параметр $r$ в (7) можно найти из условия роста свободно растущей особи, когда масса дерева приближается к максимальному значению, т. е. когда

$$\left(rkA_1 + \sum_{i=2}^{kl+1} A_i\right) S_p(m_{\max}) - rm_{\max} = 0,$$

что дает $r=0{,}091$ (кг·год)$^{-1}$. Первоначальная плотность популяции $n(0)=25\,000$ особей/га. Масса заселяющих семян $m(0)=0{,}001$ кг. Высота радиационных полей по вертикали $\Delta h=0{,}4$ м. Для плотностно-независимой компоненты выживаемости использовалось значение $W=0{,}987$, а у плотностно-зависимой параметры имели следующие значения: $p=1{,}0$, $s=0{,}18$, $u=20{,}0$. При подгонке параметров к натурным данным для максимального сближения динамических кривых подтверждена так называемая pipe theory [34], суть которой состоит в том, что площадь листовой поверхности пропорциональна площади кольца ксилемы после образования мертвой непроводящей сердцевины, т. е. $S_L \sim DBH^{\beta}$, где $\beta < 2$. В нашем случае степень $\theta$ из (5) имеет значение 0,4659. Тогда из соотношений $S_L \sim m^{0{,}825}$ и $DBH \sim m^{0{,}4659}$ получаем $s_L \sim DBH^{1{,}7708}$, что подтверждает выше изложенный факт.

## Результаты исследований

Полученные результаты исследований и подгонки параметров представлены в следующих рисунках и в тексте, поясняющем эти рисунки. В дальнейшем в качестве натурных данных использованы еловые насаждения Архангельской области [5]. При некоторой подгонке параметров в разумных пределах модель хорошо согласуется с другими эмпирическими данными.

На рис. 3 в момент времени $t=80$ плотность древостоев почти совпадает (разница в одну особь). Максимальное отклонение графиков в 110 лет: разница в 173 дерева. К концу жизни после 280 лет в природе смертность увеличивается (за счет плотностно-независимых факторов, таких, как ветры, буреломы, болезни [33]), и в 360 лет разница в плотности составляет 32 дерева.

Из рис. 4 *а* видно, что до 80 лет модельная ель росла быстрее природной и разница в росте составляла 2,6 м, но потом траектории динамик сблизились, максимальное расхождение в 230 лет равно 0,6 м. Рост нижней грани кроны представлен только модельной кривой по причине отсутствия данных об этой величине. Из графика видно, что рост $B(t)$ происходит до 30 лет из-за сильной конкуренции за свет. В дальнейшем уровень нижней грани не изменяется.

На рис. 4 *б* модельная траектория динамики диаметра ствола в начальной стадии совпадает с эмпирическими данными (в 80 лет

разница в 0,4 см). После резкого скачка в середине жизни (в 190 лет разница в диаметрах — 2,6 см) динамика диаметра ствола натурной ели замедляется и к концу жизни отстает от модельной траектории на 4,3 см. Похожая картина получена для объемов стволов, только обе траектории начинаются с 80 лет, так как для подсчета объема ствола модельной ели использованы видовые числа натурных данных (рис. 4 *в*). При использовании плотности эмпирической ели в 900 кг/м³ полученная модельная

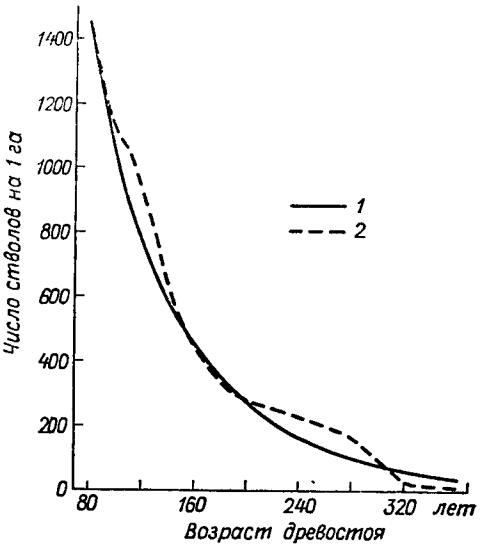



Рис. 3. Результаты подгонки модели (*1*) к эмпирическим данным (*2*) для ели по динамике численности с 80 до 360 лет.

динамическая кривая биомассы дерева хорошо сглаживает эмпирическую траекторию: в 80 и 360 лет траектории расходятся на 1,4 и 23,1 кг соответственно, а максимальное отклонение в 190 лет равно 175,3 кг (рис. 4 *г*).

Из-за отсутствия натурных данных для чистых древостоев по нижеследующим величинам (рис. 5) отражены только экспериментальные динамические кривые показателей кроны ели. Провал к 20 годам в динамике кроны объясняется подъемом нижней грани кроны при постоянном угле φ в верхушке дерева (рис. 5 *а*).

Та же самая причина вызывает провал траектории динамики площади слоя кроны, которая при постоянном угле φ является функцией роста $H(t)$ и подъема нижней границы кроны $B(t)$ (рис. 5 *б*).

Колебания в росте площади листовой поверхности хвои (рис. 5 *в*) отдельной ели и количества слоев в ее кроне (рис. 5 *г*) совпадают по времени, что легко объясняется. Число слоев ограничивается следующим: превышает ли поток света, проникающий к последнему слою, компенсационную точку. При отрицательном результате «усыхает» весь слой и одновременно листовая поверх-

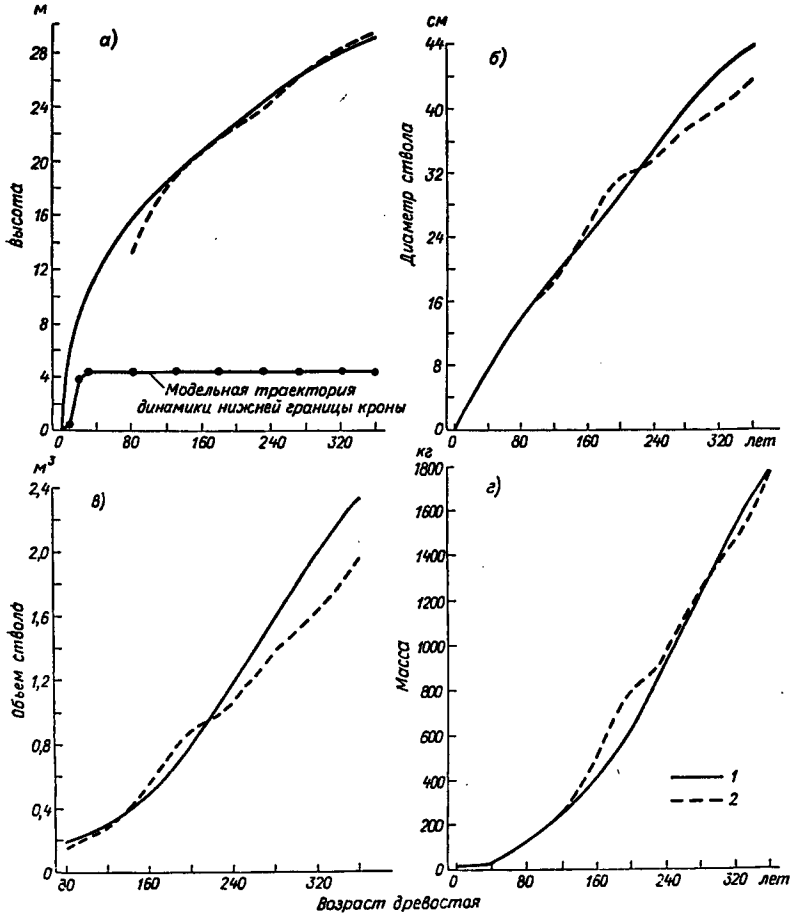



Рис. 4. Результаты подгонки модели (*1*) к эмпирическим данным (*2*) для ели с 0 до 360 лет по динамике роста (*а*), по динамике диаметра на высоте груди (*б*), по динамике объема ствола (*в*) и по динамике биомассы (*г*).

ность хвои уменьшается на площадь одного слоя. Такие «усыхания» в модели повторялись четыре раза. То, что они происходили во второй половине жизни, является следствием того, что при замедлении динамики роста дерева и диаметра его кроны листовая поверхность как функция биомассы растет гораздо быстрее. Образовавшийся разрыв в конечном счете и приводит к такому результату.

Динамика показателей на популяционном уровне отражена на рис. 6. Полученная динамическая траектория для индекса листовой поверхности хвои *LAI* (рис. 6 *а*) хорошо согласуется с литературными данными [9, 24, 25]. Первое резкое уменьшение *LAI*

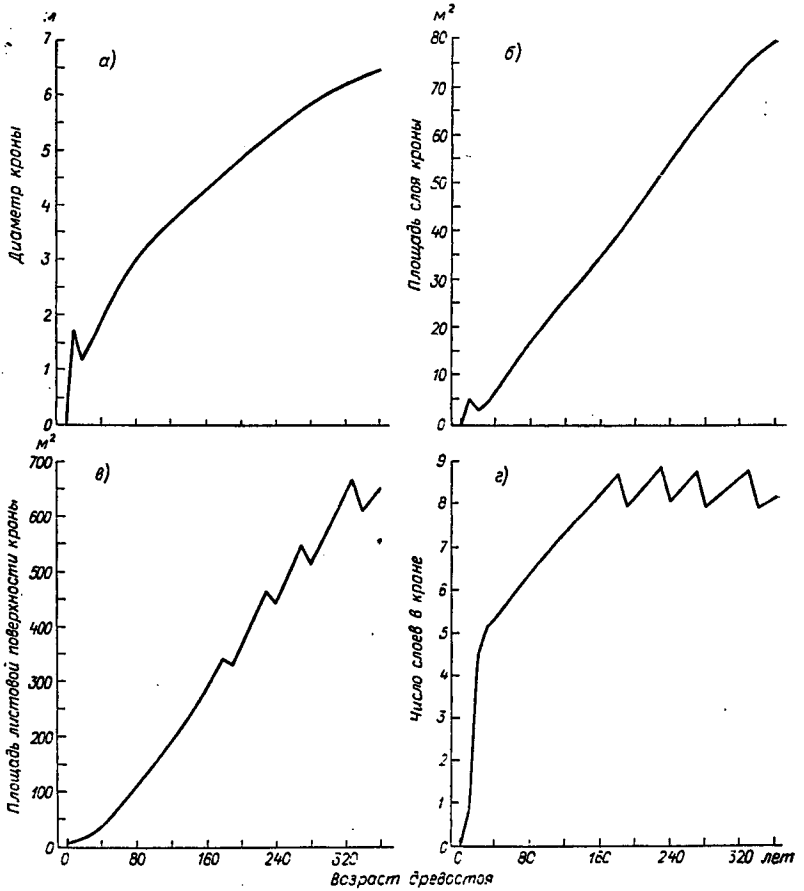



Рис. 5. Модельная траектория роста ели с 0 до 360 лет по динамике диаметра кроны (*а*), по динамике площади слоя кроны (*б*), по динамике площади листовой поверхности кроны (*в*) и по динамике числа слоев в кроне (*г*).

связано с ростом нижней грани кроны, а последующие более пологие провалы — с «усыханием» слоев кроны.

Популяционные динамические траектории для модельных елей к концу жизни отличаются от траекторий натурных данных по биомассе (рис. 6*б*), объему древесины (рис. 6*в*) и сумме площадей сечения (рис. 6*г*) из-за резко увеличивавшейся смертности у природной ели после 280 лет (к концу жизни у натурной ели даны показатели одной оставшейся в живых особи). По биомассе популяции максимальные пики траекторий почти совпадают по времени и по величине. По объему древесины максимальная точка модельной динамической кривой опережает точку эмпирической кривой, и не совсем ясно, падает ли максимум ее на отметку 80 лет или она наступила раньше.

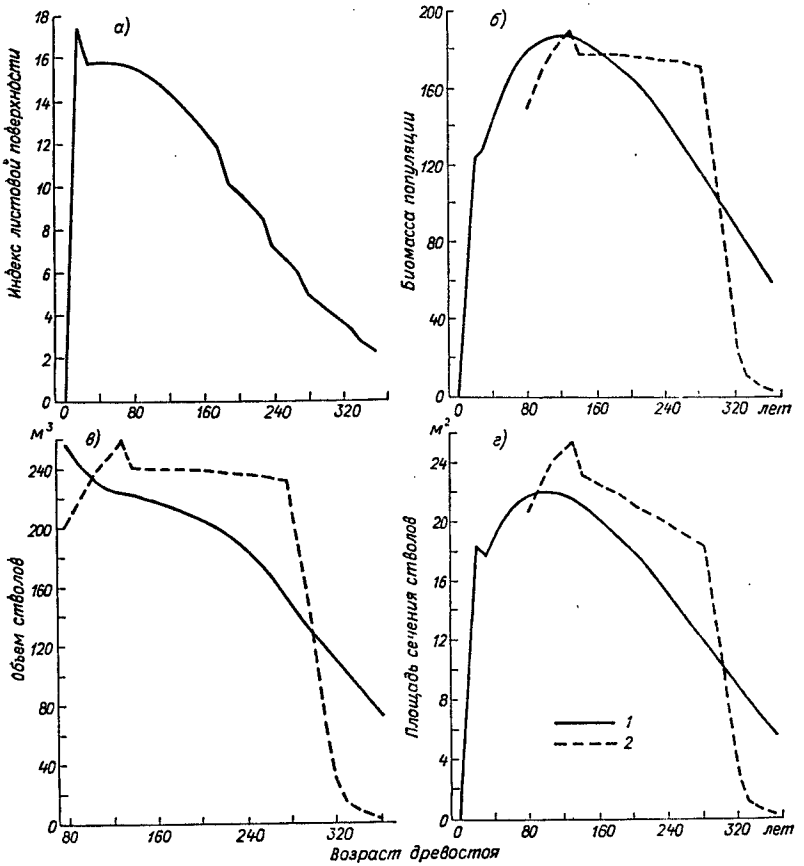



Рис. 6. Результаты подгонки модели (*1*) к эмпирическим данным (*2*) для ели на популяционном уровне с 0 до 360 лет по динамике индекса листовой поверхности (*а*), по динамике биомассы популяции (*б*), по динамике объема стволов (*в*) и по динамике суммы площадей сечения стволов популяции (*г*).

Таким образом, построена модель, способная описать основные процессы, происходящие как на уровне отдельного дерева, так и внутри популяции. Впервые в модели кроны деревьев представлены в виде ажурных многослойных светопоглощающих экранов с вертикальной ориентацией, которые при конкуренции деревьев за световой ресурс «усыхают» не только слоями, но и площадью отдельного слоя. Следующим шагом должно стать построение более сложной модели для двухвидовой, а в дальнейшем — многовозрастной популяции деревьев.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Антоновский М. Я., Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Математическое моделирование антропогенных изменений лесных экосистем. — В кн.: Научное обоснование системы мониторинга окружающей среды. Труды советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, с. 86—96.

2. Бугровский В. В., Дудин Е. Б., Лютов Л. И., Меллина М. Г., Цельникер Ю. Л. Модель взаимоотношений конкурирующих видов для изучения лесных фитоценозов. — В кн.: Журнал общей биологии. М.: 1980, т. XLI, № 3, с. 418—424.

3. Бугровский В. В., Дудин Е. Б., Меллина М. Г., Цельникер Ю. Л. Моделирование продукционных процессов в чистых древостоях. — В кн.: Журнал общей биологии, 1982, т. XLIII, № 4, с. 480—488.

4. Бугровский В. В., Меллина М. Г., Цельникер Ю. Л. Моделирование развития чистопородных и смешанных древостоев с учетом механизмов их взаимодействия с окружающей средой. — ДАН СССР. Экология, 1984, т. 275, № 5, с. 1269—1273.

5. Воропанов П. В. Ельники Севера. — М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. — 179 с.

6. Гумедова И. В. Определение поверхности хвои у ели. — Сообщения института леса АН СССР, 1959, в. II.

7. Казимиров Н. И. Ельники Карелии. — Л.: Наука, 1971. — 140 с.

8. Кирсанов В. А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на Северном Урале. — Труды ИЭРЖ, 1976, вып. 101, с. 104—113.

9. Коппел А. Т., Фрей Т. Э.-А. К изучению радиационного режима в кроновом пространстве ели европейской. — М.: Лесоведение, 1985, в. 4, с. 3—15.

10. Корзухин М. Д. Выбор переменных в задаче о динамике фитоценоза. — В кн.: Моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1981, с. 94—103.

11. 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.

12. 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.

13. 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.

14. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Модель многовидового фитоценоза при конкуренции особей за свет. — В кн.: Исследования по математической популяционной экологии. М.: Издательство ДНЦ АН СССР, 1983, с. 100—115.

15. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. К задаче вывода уравнений динамики одновозрастных насаждений. — В кн.: Мониторинг лесных экосистем. Каунас, 1986, с. 328—329.

16. Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Т. Теория конкуренции растений за свет и воду в gap-модели. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1991, т. 14.

17. Кузмичев В. В. Закономерности роста древостоев. — Новосибирск: Наука, 1977. — 180 с.

18. Лархер В. Экология растений. — М.: Мир, 1978. — 384 с.

19. Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. — М.: Наука, 1971. — 275 с.

20. Молчанов А. Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. — М.: Наука, 1983. — 135 с.

21. Орлов М. М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. — М.: ГТИ, 1926. — 763 с.

22. Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. — Л.: Наука, 1973. — 312 с.
23. Факторы регуляции экосистем еловых лесов. — Л.: Наука, 1983. — 317 с.
24. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология.—М.: Изд-во МГУ, 1980. — 464 с.
25. Фрей Т. Э.-А., Фрей Д. М., Реста Э. Я.-А. Оценка индекса листовой поверхности спелого елового древостоя по спаду. — М.: Лесоведение, 1985, в. 5, с. 17—25.
26. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. — М.: Наука, 1978. — 215 с.
27. Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели. — М.: Лесоведение, 1982, в. 4, с. 85—88.
28. Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. — J. Ecol., 1972, v. 60, p. 849—872.
29. Horn H. S. The adaptive geometry of trees. — Princeton, New Jersey Univ. Press, 1971.
30. Mitchell K. J. Simulation of the growth of even-aged stands of white spruce. — Yale Univ. Bull., 1969, N 75, 48 p.
31. Mohler C. L., Marks P. L., Sprugel D. G. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. — J. Ecol., 1978, v. 66, p. 599—614.
32. Monsi M., Saeki T. Uber den Licht factor in den Pflanzengesellshaften und seine Bedentung fur die Stoffproduction. — Japan J. Bot., 1953, v. 14, N 1, p. 22.
33. Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology. — Acta forest fennica. Helsinky, 1955, v. 62, 363 p.
34. Valentine H. T. Tree growth models: Derivations employing the pipe-model theory. — J. Theor. Biol., 1985, v. 117, p. 579—585.
35. Von Guttenberg A. R. Wachstum und Ertrag der Fichte im Hochgebirge. — Franz Deuticke (Wien und Leipzig), 1915, 150 p.

# MODELLING THE COMPETITION IN THE MONOSPECIES STANDS WITH USE OF MULTY-LAYER CROWNS

*V. K. Matskyavichus*

*Institute of Global Climate and Ecology, Rosgidromet and Russian AS*

The paper concerns the developing theory of light competition in the even-age trees population. The trees are assumed to be distributed independently and homogeneously within a certain tract due to a sharp climatic impact. Tree crowns are considered as vertical multy-screens of a triangle form lit up by a point source of the solar light. The solar radiation vertical fields for tree population are calculated. Density of the population is considered as a function depended on two arguments. The first, density-dependent one, depends on the photosynthesis rate whereas the second one is density-independent. The field data are used to validate the model.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . . .

**Научное обоснование и опыт экологического мониторинга**

Ю. А. Израэль, И. М. Кунина, С. М. Семенов. Экологические эффекты УФ-радиации в области Б на растительность суши . . . .

В. С. Аржанова, П. В. Елпатьевский. Аэротехногенное воздействие на элементный состав и состояние древесной растительности . . 23

М. Л. Гитарский, Р. Т. Карабань, Т. И. Сисигина. Оценка критических уровней концентрации диоксида серы в атмосферном воздухе для северных лесов России . . . . . 37

П. В. Елпатьевский, А. В. Власов. Химический состав транспирационной влаги дуба . . . . . 50

Б. Зейде, Ф. Н. Семевский. Концепция глубинной экологии (критика) . . . . . 58

Д. В. Иванов, Б. А. Кухта. Опыт создания информационного процессора для унификации работы с информационными объектами экологической природы . . . . . 63

А. О. Кокорин. Анализ и экспериментальная оценка параметров прироста бореальных лесов при потеплении . . . . . 72

С. Н. Котельников. Мониторинг радиального прироста деревьев и влияющих на него факторов среды с помощью электронной системы 85

Н. Ю. Кондрашева, К. И. Кобак. Возможные изменения локализации природных зон северного полушария при глобальном потеплении климата . . . . . 90

А. Е. Кухта. Возможность использования бделлоидной коловратки *Habrotrocha rosa* для биоиндикации некоторых веществ, применяемых в бытовой химии . . . . . 99

М. А. Магомедова. Лишайники как компонент северных экосистем и объект мониторинга . . . . . 105

М. Г. Нифонтова, Ю. М. Малафеев. Содержание радионуклидов в мохово-лишайниковом покрове тундровых сообществ п-ва Ямал 121

С. Ю. Попов. Динамика почв и растительности на гари в Приунженской низменности . . . . . 126

С. Ю Попов, Е. С. Преображенская. Динамика растительности гидросерий Приунженской низменности . . . . . 140

Р. М Хантемиров. Биоиндикация загрязнения среды в прошлом на основе анализа содержания химических элементов в годичных слоях древесины . . . . . 153

Ю. Л. Цельникер. Влияние температуры на сроки распускания и скорость роста листа у лиственных деревьев . . . . . 164

В. А. Шкицкий, Л. В. Шишинашвили. Сезонная динамика состояния пресноводных экосистем в свете задач экологического нормирования . . . . . 176

## Математическое моделирование

Л. В. Дунаевский, А. О. Крузе. Определение платы за шумовое воздействие транспортных средств на население в городах . . . . 181

А. О. Кокорин, А. Л. Лелякин. Модель для расчета потоков $CO_2$ в системе лес — атмосфера, обусловленных «неравновесной» возрастной структурой лесов и пожарами . . . . . 198

Ю. А. Кузнецов, В. Н. Бикташев, Е. А. Апонина, М. Я. Антоновский. Кросс-диффузионная модель динамики границы леса . . . . . 213

А. В. Марков, Е. Б. Наймарк. Опыт математического моделирования динамики разнообразия надвидового таксона . . . . . 227

С. М. Семенов, Ю. В. Захарченко. Статистическая модель встречаемости видов и опыт оценки их разнообразия для лишайников-эпифитов . . . . . 247

В. К. Мацкявичус. Моделирование конкуренции в чистопородных древостоях с использованием многослойных крон . . . . . 276

## CONTENTS

Foreword . . . . . 7

**Scientific basis and experience of ecological monitoring**

Yu. A. Izrael, I. M. Kunina, S. M. Semenov. Ultraviolet-B Effects on Terrestrial Plants . . . . . 9

V. S. Arzhanova, P. V. Elpatyevsky. Air Pollution Effect on Chemical Composition and State of the Trees . . . . . 23

M. L. Gitarsky, R. T. Karaban, T. I. Sisigina. The Critical Levels of the Atmospheric Sulphur Dioxide Concentrations for Forests in Northern Russia . . . . . 27

P. V. Elpatyevsky, A. V. Vlasov. Oak Transpiration Water Chemistry . . . . . 50

B. Zeide, F. N. Semevsky. The Deep Ecology Concept (Criticism) . . . . . 58

D. V. Ivanov, B. A. Kukhta. The Experience in Developing Information Processor to Unify Operations with Information Objects of Environmental Nature . . . . . 63

A. O. Kokorin. The Analysis and Experimental Estimation of Boreal Forest Growth Parameters under Warming . . . . . 72

S. N. Kotelnikov. Monitoring of Radial Tree Growth and Related Environmental Factors with the Use of Electronic System . . . . . 85

N. Yu. Kondrashova, K. I. Kobak. Possible Global Warming Caused Changes of the Nature Zones Boundaries in the Northern Hemisphere . . . . . 90

A. E. Kukhta. The Use of Bdelloid Rotifer, *Habrotrocha rosa*, as Bioindicator of Some Household Chemicals . . . . . 99

M. A. Magomedova. Lichens as a Component of Northern Ecosystems and the Monitoring Object . . . . . 105

M. G. Nifontova, Yu. M. Malafeev. The Concentrations of Radionuclides in Mosses and Lichen Cover in Yamal Tundra . . . . . 121

S. Yu. Popov. Soil and Vegetation Dynamics of a Burn at the Unzha River Basin . . . . . 126

S. Yu. Popov, E. S. Preobrazhenskaya. Hydroserial Vegetation Dynamics at the Unzha River Basin . . . . . 140

R. M. Hantemirov. Bioindication of Environmental Pollution History through Tree Rings Chemical Analysis . . . . . 153

Yu. L. Tzelniker. An Influence of Temperature on the Frondescence Data and Leaf Growth Rate of Deciduous Trees . . . . . 164

V. A. Shkitsky, L. V. Shishinashvily. Seasonal Dynamics of Fresh Water Ecosystems and Environmental Standard Setting Issues 176

## Mathematical modelling

L. V. Dunaevsky, A. O. Kruse. The Methodology to Calculate Payments to Control Traffic Noise Affecting Urban Population . . . . . 181

A. O. Kokorin, A. L. Lelyakin. The Model to Calculate $CO_2$ Fluxes in the System «Atmosphere — Forest» Caused by Non-Equilibrium Age Distribution and Fires . . . . . 198

Yu. A. Kuznetzov, V. N. Biktashev, E. A. Aponina, M. Ya. Antonovsky. The Cross-Diffusion Model of Forest Boundary Dynamics . . . . . 213

A V. Markov, E. B. Naimark. Mathematical Model of Diversity Dynamics of Supraspecies Taxon . . . . . 227

S. M. Semenov, Yu. V. Zakharchenko. Statistical Model of Species Occurrence and an Attempt of Biodiversity Assessment for Epiphytic Lichens . . . . . 247

V. K. Matskyavichus. Modelling the Competition in the Monospecies Stands with Use of Multi-Layer Crowns . . . . . 276

Труды совещания

**Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем**

**Том XVI**

Редактор О. Э. Александрова. Художественный редактор Л. А. Унрод.
Технический редактор Н. Ф. Грачева. Корректор Г. Н. Римант.

Н/К
ЛР № 020228 от 08.10.91.

Сдано в набор 04.01.96. Подписано в печать 15.04.96. Формат 60×90 1/16. Бумага писче-бланочная. Литературная гарнитура. Печать высокая. Печ. л. 18,5. Кр.-отт. 18,5. Уч.-изд. л. 20,33. Тираж 800 экз. Индекс МОЛ-35. Заказ № 135.
Гидрометеоиздат, 199397. Санкт-Петербург, ул. Беринга, 38.

Ордена Трудового Красного Знамени ГП «Техническая книга» типография № 8 Комитета РФ по печати. 190000, г. Санкт-Петербург, Прачечный пер., д. 6.