

# Материалы

Пятой Национальной научной конференции  
с международным участием



## Математическое моделирование в экологии

16-20 октября 2017 г.  
г. Пущино

УДК 57+51-7  
ББК 28в6  
М34

ISBN 978-5-904385-XX-X

Ответственные редакторы  
доктор физико-математических наук П.Я. Грабарник  
профессор, доктор физико-математических наук Д.О. Логофет

Математическое моделирование в экологии / Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием, 16–20 октября 2017 г. – Пущино, ИФХиБПП РАН, 2017. 258 с.

Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» представляют современный уровень российских научных разработок в этой области знаний, содержат широкий спектр подходов к моделированию, применяемых для решения экологических задач. В сборнике представлены материалы докладов, посвященных различным проблемам математического моделирования экологических систем на организменном, популяционном, биогеоценологическом, региональном и глобальном уровнях организации живого покрова. Приведены подробные примеры применения математических моделей в экологических исследованиях. В ряде работ описаны новые математические методы, применяемые для решения задач в экологии. Сборник предназначен для математиков, экологов, биологов различных специальностей, почвоведов, географов, занимающихся анализом и прогнозированием развития биологических систем разных уровней организации, а также для студентов, магистрантов, аспирантов и широкого круга читателей, интересующихся современным состоянием моделирования в экологии.

*Организация и проведение конференции, издание сборника материалов поддержано грантом  
Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проект № 17-04-20347-э)*

© ИФХиБПП РАН, 2017

## ПРОГРАММНЫЙ КОМИТЕТ

### Сопредседатели Программного комитета

Грабарник Павел Яковлевич, д.ф.-м.н., ИФХиБПП РАН, Пущино  
Логофет Дмитрий Олегович, проф., д.ф.-м.н., ИФА РАН, Москва

### Зам. председателя Программного комитета

Ханина Лариса Геннадьевна, доц., к.б.н., ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино

### Секретарь Программного комитета

Припутина Ирина Владимировна, доц. к.г.н., ИФХиБПП РАН, Пущино

### Члены Программного комитета

- Абакумов Александр Иванович, проф., д.ф.-м.н., ИАПУ ДВО РАН, Владивосток
- Бобровский Максим Викторович, доц., д.б.н., ИФХиБПП РАН, Пущино
- Вавилин Василий Александрович, д.ф.-м.н., ИВП РАН, Москва
- Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич, проф., д.б.н., биологический ф-т МГУ, Москва
- Зарипов Шамиль Хузеевич, проф., д.ф.-м.н., КФУ, Казань
- Дегерменджи Андрей Георгиевич, акад., ИБФ СО РАН, Красноярск
- Мазалов Владимир Викторович, проф., д.ф.-м.н., ИПМИ КарНЦ РАН, Петрозаводск
- Медвинский Александр Берельевич, проф., д.ф.-м.н., ИТЭБ РАН, Пущино
- Пачепский Яков Аронович, проф., д.б.н., Научно-исследовательская служба Министерства сельского хозяйства, Вашингтон, США
- Поммеренинг Арне, проф., Шведский сельскохозяйственный университет, Умео, Швеция
- Пузаченко Юрий Георгиевич, проф., д.г.н. ИПЭЭ РАН, Москва
- Ризниченко Галина Юрьевна, проф., д.ф.-м.н., МГУ, Москва
- Семенов Сергей Михайлович, проф., д.ф.-м.н., ИГКЭ Госкомгидромета и РАН
- Суховольский Владислав Григорьевич, проф., д.б.н., ИЛ СО РАН, Красноярск
- Титлянова Аргента Антониновна, проф., д.б.н., ИПА СО РАН, Новосибирск
- Топаж Александр Григорьевич, д.т.н., АФИ РАН, Санкт-Петербург
- Ухманьский Януш, проф., Университет Кардинала С. Вышиньского, Варшава, Польша
- Фрисман Ефим Яковлевич, чл.-корр. РАН, ИКАРП ДВО РАН, Биробиджан
- Хлебопрос Рем Григорьевич, проф., д.ф.-м.н., ИБФ СО РАН, Красноярск
- Чертов Олег Георгиевич, проф., д.б.н. Бингенский технический университет, Бинген, Германия

### Секретарь Организационного комитета

Иванова Наталья Владимировна, ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино

### *Уважаемые коллеги!*

16-20 октября 2017 г. в г. Пущино Московской области прошла Пятая Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод), которая была организована Институтом физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН совместно с Институтом математических проблем биологии – филиалом ФИЦ «Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН».

Тематика этой Конференции, как и все предыдущие конференции ЭкоМатМод, затрагивает основные вопросы моделирования экосистем, решение которых основано на междисциплинарных взаимодействиях. Качественные изменения в области экологии и охраны окружающей среды во многом связаны с использованием экосистемного подхода к управлению природными ресурсами, направленного на устойчивое развитие и сохранение биоразнообразия экосистем. Применение математических методов и моделей как инструмента поддержки принятия решений в задачах охраны окружающей среды в настоящее время востребовано на разных уровнях управления биоресурсами.

Основными направлениями экологического моделирования в нашей стране традиционно являются моделирование циклов элементов в экосистемах, моделирование процессов роста и развития, моделирование динамики популяций и сообществ, прогноз изменения биоразнообразия. Важными задачами остаются моделирование катастрофических воздействий на окружающую среду: моделирование инвазии видов и эпидемий, моделирование последствий техногенных загрязнений, лесных пожаров, вспышек численности насекомых, влияние наводнений и засух.

Программа ЭкоМатМод-2017 включала следующие секции:

- Методы и подходы в моделировании в экологии биосистем
- Моделирование процессов роста и развития живых организмов, динамики популяций и сообществ
- Моделирование наземных экосистем и их компонентов
- Моделирование популяций и сообществ водных экосистем
- Моделирование циклов элементов и потоков вещества в биосфере
- Моделирование глобальных и региональных экологических процессов и антропогенных воздействий на экосистемы
- Моделирование в почвоведении
- Математические модели как инструмент поддержки принятия решений по управлению биологическими ресурсами

В Оргкомитет ЭкоМатМод-2017 поступило более 100 материалов докладов из России, а также Польши и Германии. Окончательный состав Сборника материалов определен членами Программного комитета. По необходимости, в тексты материалов были внесены технические редакторские правки, которые не отражались на содержании научных текстов; были устранены погрешности форматирования текста и цитирования литературы. Ответственность за научное содержание материалов несут авторы. Сборник дает возможность полно и всесторонне оценить современный состав и возможности нашего научного сообщества.

Оргкомитет Конференции выражает благодарность всем, откликнувшимся на инициативу по проведению Конференции. Мы считаем, что, как и ранее, важным результатом Конференции было очень хорошее представительство основных научных центров и активное участие молодежи. Материалы Конференции отражают высокий уровень этого научного направления в отечественной науке.

Председатель Организационного комитета  
д.ф.-м.н. П.Я. Грабарник

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Абакумов А.И.</i> <b>УПРАВЛЕНИЕ РЫБНЫМ ПРОМЫСЛОМ</b>	13
<i>Абакумов А.И., Пак С.Я.</i> <b>МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОТОАДАПТАЦИОННЫХ СВОЙСТВ ФИТОПЛАНКТОНА</b>	16
<i>Александров Г.А.</i> <b>О РОЛИ ВОЗРАСТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ РЕФЕРЕНТНЫХ ЭКОСИСТЕМ</b>	18
<i>Архангельская Т.А., Хохлова О.С.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА ЧЕРНОЗЕМОВ ПОД ЧЕРНЫМ ПАРОМ И ПОД МОНОКУЛЬТУРОЙ КУКУРУЗЫ ДЛЯ ДВУХ КОНТРАСТНЫХ ПО ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ ВЕГЕТАЦИОННЫХ СЕЗОНОВ</b>	20
<i>Барбин Н.М.</i> <b>ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОМ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ ПРИ ГОРЕНИИ РАДИОАКТИВНОГО ГРАФИТА В ПАРАХ ВОДЫ</b>	23
<i>Белотелов Н.В., Коноваленко И.А.</i> <b>АГЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ</b>	25
<i>Белотелов Н.В.</i> <b>ПРОБЛЕМА СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ЭКОСИСТЕМ ПОПУЛЯЦИОННОГО И МАСС ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДОВ</b>	28
<i>Бобырев П.А., Фурсова П.В., Рисник Д.В., Воронова Е.Н., Погосян С.И.</i> <b>ГРАНИЦЫ НОРМЫ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ЛАБОРАТОРНЫМИ АЛЬГОЦЕНОЗАМИ</b>	34
<i>Быховец С.С., Ларионова А.А., Евдокимов И.В., Квиткина А.К., Фролов П.В., Чертов О.Г.</i> <b>УЧЕТ ВЛИЯНИЯ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В МОДЕЛИРОВАНИИ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ</b>	37
<i>Вавилин В.А.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПУТЕЙ ПРОЦЕССОВ ОБРАЗОВАНИЯ И ОКИСЛЕНИЯ МЕТАНА С ПОМОЩЬЮ ИЗОТОПОВ</b>	39
<i>Васильева Н.А., Владимиров А.А., Винтер А.М.</i> <b>УЧЕТ НЕЛИНЕЙНЫХ ЭФФЕКТОВ В МОДЕЛИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ</b>	42
<i>Васильева Н.А., Васильев Т.А., Владимиров А.А.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПОЧВЫ ДЛЯ СИСТЕМЫ РАННЕГО ОБНАРУЖЕНИЯ ПРИЗНАКОВ СМЕНЫ РЕЖИМА ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА (ОВ)</b>	44

<i>Васильева Н.А., Владимиров А.А.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА НА ОСНОВЕ МИКРОПРОЦЕССОВ В ФИЗИЧЕСКИХ ФРАКЦИЯХ ПОЧВЫ</b>	46
<i>Васильева Н.А., Зайцева М.Ф., Винтер А.М., Владимиров А.А.</i> <b>МНОГОМАСШТАБНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПАТТЕРНОВ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ КОНКУРЕНЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВЕ</b>	48
<i>Воробьев Н.И., Проворов Н.И., Пищик В.Н., Свиридова О.В.</i> <b>БИОРИТМЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ, ИНДУЦИРОВАННЫЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ И РАСТЕНИЯМИ</b>	50
<i>Вшивкова О.А., Дектерев А.А., Мельников А.Ю., Хлебопрос Р.Г.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И НАКОПЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ ВЫБРОСОВ С УЧЕТОМ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ПОГОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ Г. КРАСНОЯРСКА</b>	53
<i>Галицкий В.В.</i> <b>ПОЯВЛЕНИЕ ПРОТО-РАСТЕНИЯ И ЕГО ОТРАЖЕНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЯ</b>	55
<i>Гиричева Е.Е., Абакумов А.И.</i> <b>МУТУАЛИЗМ В МОДЕЛИ РЕСУРС-ПОТРЕБИТЕЛЬ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ</b>	58
<i>Глаголев М.В.</i> <b>МОДЕЛЬ WeMEM ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭМИССИИ МЕТАНА ИЗ БОЛОТ</b>	60
<i>Горбунова Ю.В., Костерина Е.А., Макарьева О.М.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ СТОКА В БАССЕЙНЕ Р. ИК С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММНОГО КОМПЛЕКСА «ГИДРОГРАФ»</b>	62
<i>Грбарник П.Я., Секретенко О.П.</i> <b>ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТАТИСТИКА И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ЭКОЛОГИЯ: МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ ДИАЛОГ</b>	64
<i>Грабовский В.И., Грбарник П.Я.</i> <b>МОДЕЛЬ САМООРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА РЕСУРСОВ: СРАВНЕНИЕ НАБЛЮДАЕМЫХ И МОДЕЛЬНЫХ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПАТТЕРНОВ «ВЕДЬМИНЫХ КРУГОВ»</b>	66
<i>Демидова А.В., Дружинина О.В., Масина О.Н.</i> <b>АНАЛИЗ КАЧЕСТВЕННЫХ СВОЙСТВ СТОХАСТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С КОНКУРЕНЦИЕЙ И МУТУАЛИЗМОМ</b>	68
<i>Дьяченко М.С., Мухартова Ю.В., Ольчев А.В.</i> <b>ТРЕХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ ПЕРЕНОСА CO<sub>2</sub> В ПРИЗЕМНОМ СЛОЕ АТМОСФЕРЫ С УЧЕТОМ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА</b>	73
<i>Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.</i> <b>МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИИ В ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДЕ</b>	76

<i>Жукова Л.А., Нотов А.А.</i> <b>ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОНЦЕПЦИИ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ БИОСИСТЕМ</b>	78
<i>Завалишин Н.Н.</i> <b>ОЦЕНКА РОЛИ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И ДЕСТРУКТОРОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДИНАМИКЕ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА ЛЕСНЫХ И БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮЖНОЙ ТАЙГИ</b>	82
<i>Зайцев В.А.</i> <b>ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ И ОРИЕНТАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЗВЕРЕЙ</b>	86
<i>Заринов Ш.Х., Мухаметзанов И.Т., Гриншпун С.А., Фатхутдинова Л.М.</i> <b>ПРИБЛИЖЕННЫЕ ЧИСЛЕННЫЕ МОДЕЛИ ДЫХАНИЯ ЧЕЛОВЕКА С РЕСПИРАТОРОМ</b>	89
<i>Зубкова Е.В., Фролов П.В., Лянгузова И.В., Шанин В.Н., Быховец С.С.</i> <b>ЭКОСИСТЕМНЫЕ ФУНКЦИИ КУСТАРНИЧКОВ: МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД К ИХ ОЦЕНКЕ</b>	91
<i>Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П.</i> <b>ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ МЕТОДОВ СОХРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА <i>Lobaria pulmonaria</i> ПРИ РУБКАХ ЛЕСА В КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ СРЕДСТВАМИ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ</b>	95
<i>Кириллов А.Н., Данилова И.В.</i> <b>ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПО АРЕАЛАМ В ЗАДАЧЕ ФУРАЖИРОВАНИЯ</b>	98
<i>Колбина Е.А., Фрисман Е.Я.</i> <b>МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ОПТИМАЛЬНОГО ПРОМЫСЛА НА ЛИМИТИРОВАННУЮ ПОПУЛЯЦИЮ</b>	100
<i>Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ОДНОВОЗРАСТНЫХ, ОДНОВИДОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ НАЧАЛЬНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И НЕОДНОРОДНОСТИ СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ</b>	102
<i>Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ: КЛАСТЕРИЗАЦИЯ И ХИМЕРЫ</b>	105
<i>Кулыгин В.В.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА ТАГАНРОГСКОГО ЗАЛИВА</b>	107
<i>Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О.</i> <b>ЧИСЛЕННАЯ ОЦЕНКА СРЕДНЕМЕСЯЧНОГО ДЫХАНИЯ ПОЧВ С ПОМОЩЬЮ T&amp;P МОДЕЛИ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ОСАДКАМИ</b>	109
<i>Куричева О.А., Авилон В.К., Динь-Ба Зуй, Курбатова Ю.А., Ольчев А.В.</i> <b>ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЗАСУХИ НА ЭНЕРГО- И МАССООБМЕН ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИЗМЕРЕНИЙ И МОДЕЛЬНЫХ РАСЧЕТОВ</b>	111

<i>Лапина Л.Э.</i> МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ТЕМПЕРАТУРОПРОВОДНОСТИ ПО ДАННЫМ ИЗМЕРЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ	114
<i>Левашиова Н.Т., Мухартова Ю.В., Ольчев А.В.</i> ТРЕХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ ПЕРЕНОСА СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В НЕОДНОРОДНОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ	116
<i>Логофет Д.О.</i> ДИАЛЕКТИКА НЕАВТОНОМНЫХ МОДЕЛЕЙ: ТОЧНАЯ КАЛИБРОВКА И РАЗБРОС РЕЗУЛЬТАТОВ	118
<i>Маслов А.А., Логофет Д.О.</i> МАРКОВСКАЯ МОДЕЛЬ МЕЛКОМАСШТАБНОЙ ДИНАМИКИ ДОМИНАНТОВ В БРУСНИЧНО-ЧЕРНИЧНОМ СОСНЯКЕ-ДОЛГОМОШНИКЕ	121
<i>Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Алиев Р.Р., Лукьянова Е.В., Михеева Т.М., Никитина Л.В., Нуриева Н.И., Русаков А.В., Жукова Т.В.</i> ХАОТИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОНА: ПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ, ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ	123
<i>Мироненко Л.М.</i> ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА В ДРЕВОСТОЯХ НЕКОТОРЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ	125
<i>Молчанов А.Г.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭМИССИИ CO <sub>2</sub> С ПОВЕРХНОСТИ СТВОЛА СОСНЫ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ	128
<i>Моченов С.Ю., Чуркина А.И., Глаголев М.В.</i> АНАЛИЗ КОРРЕКТНОСТИ ПОЧВЕННО-ГРАДИЕНТНЫХ МЕТОДОВ ИЗМЕРЕНИЯ ЭМИССИИ ГАЗОВ	131
<i>Мухартова Ю.В., Крупенко А.С., Мангура П.А., Ольчев А.В.</i> УЧЕТ ТЕМПЕРАТУРНОЙ СТРАТИФИКАЦИИ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ТУРБУЛЕНТНОГО ПЕРЕНОСА ПАРНИКОВЫХ ГАЗОВ НАД НЕОДНОРОДНОЙ ПОДСТИЛАЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ	134
<i>Надпорожская М.А., Чертов О.Г., Быховец С.С., Максимова Е.Ю., Абакумов Е.В.</i> ВЛИЯНИЕ НИЗОВЫХ ПОЖАРОВ НА ЭКОСИСТЕМЫ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ: ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ С МОДЕЛЬЮ EFIMOD	137
<i>Неверова Г.П., Фрисман Е.Я.</i> ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ РЕСУРСОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ	139
<i>Немчинова А.В.</i> МОДЕЛИРОВАНИЕ ОЦЕНКИ РИСКОВ НАРУШЕНИЙ ХОДА ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ ПОСЛЕ ВЫРУБОК	141
<i>Овчинникова Н.Ф., Овчинников А.Е.</i> ВЛИЯНИЕ СКЛОНА НА РОСТ СОСНОВОГО ДРЕВОСТОЯ И ДИНАМИКУ ЕГО ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НА ПОСТОЯННОЙ ПРОБНОЙ ПЛОЩАДИ В НИЗКОГОРЬЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА	144



<i>Ольчев А.В., Розинкина И.А., Кузьмина Е.В., Никитин М.А., Ривин Г.С.</i> <b>ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕСИСТОСТИ НА РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ: ОЦЕНКА С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕЗОМАСШТАБНОЙ МОДЕЛИ</b>	147
<i>Парфенова Е.И., Чебакова Н.М., Швецов Е.Г.</i> <b>АГРО- И ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ СИБИРИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА В XXI ВЕКЕ</b>	149
<i>Перевертин К.А.</i> <b>РОССИЯ ВПЕРВЫЕ СТАЛА ЭКСПОРТЁРОМ САХАРА. МОДЕЛЬ ОЦЕНКИ ЭКОНОМИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ НЕВАЛИДНЫХ АГРОНОМИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ</b>	152
<i>Петропавловский Б.С.</i> <b>НЕКОТОРЫЕ ПРИКЛАДНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА СООТНОШЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ</b>	155
<i>Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А., Горайнова З.И., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н.</i> <b>ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОДНО- И ДВУВИДОВОЙ ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ ДИСКРЕТНЫХ ПО ВРЕМЕНИ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ БОБРОВ (<i>Castor fiber</i>, <i>C. canadensis</i>) НА ПРИМЕРЕ ООПТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ</b>	157
<i>Подгорный К.А.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВЗВЕШЕННОГО ВЕЩЕСТВА В МОРСКИХ ПРИБРЕЖНЫХ АКВАТОРИЯХ ДЛЯ ОЦЕНКИ ПОСЛЕДСТВИЙ РАБОТ ПО ДНОУГЛУБЛЕНИЮ И ДАМПИНГУ ГРУНТОВ</b>	160
<i>Подгорный К.А., Дмитриева О.А.</i> <b>ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕТЫРЕХКОМПОНЕНТНОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ПЛАНКТОННОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ МЕЛКОМАСШТАБНОЙ ТУРБУЛЕНТНОСТИ НА ПРОЦЕСС ПОТРЕБЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНОМ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ВЫЕДАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ДЕТРИТА ЗООПЛАНКТОНОМ</b>	162
<i>Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Быховец С.С., Грабарник П.Я.</i> <b>ДИНАМИКА БИОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ С РЕГУЛЯРНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ В ИМИТАЦИОННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СИСТЕМЫ МОДЕЛЕЙ EFIMOD</b>	165
<i>Пузаченко Ю.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б.</i> <b>ПРИЛОЖЕНИЯ НЕЭКСТЕНСИВНОЙ СТАТИСТИЧЕСКОЙ МЕХАНИКИ ТСАЛЛИСА В ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ</b>	168
<i>Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я.</i> <b>МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРОЙ</b>	172
<i>Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я.</i> <b>ОПТИМАЛЬНЫЙ ПРОМЫСЕЛ И УСТОЙЧИВОСТЬ СТРУКТУРИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ</b>	174

<i>Рисник Д.В., Фурсова П.В.</i> <b>ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА РАСЧЕТА ЛОКАЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НОРМ ДЛЯ ОЦЕНКИ И НОРМИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ</b>	176
<i>Романов М.С., Архипов В.Ю.</i> <b>ОРДИНАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЗАРАСТАНИЯ СЕЛЬХОЗУГОДИЙ</b>	179
<i>Ромзайкина О.Н.</i> <b>ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ РЕГУЛИРУЮЩЕГО СЕРВИСА ГОРОДСКИХ ПОЧВ В РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЗОНАХ Г. МОСКВЫ</b>	182
<i>Рыжова И.М.</i> <b>ОБРАТНЫЕ СВЯЗИ В СИСТЕМЕ ПОЧВА-РАСТИТЕЛЬНОСТЬ: СРАВНЕНИЕ МИНИМАЛЬНЫХ МОДЕЛЕЙ КРУГОВОРОТА УГЛЕРОДА</b>	185
<i>Сабреков А.Ф., Терентьева И.Е., Глаголев М.В., Коцюрбенко О.Р.</i> <b>ОБРАТНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ КАК МЕТОД ИЗМЕРЕНИЯ ЭМИССИИ МЕТАНА ИЗ ПОЛИГОНОВ ТБО: СРАВНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПОДХОДОВ</b>	187
<i>Сандлерский Р.Б.</i> <b>ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТРОПИЧЕСКИХ СЕЗОННО- ВЛАЖНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ</b>	189
<i>Секретенко О.П., Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Петько В.М., Овчинникова Т.М.</i> <b>КАК КОРОЕД ВЫБИРАЕТ МЕСТО ДЛЯ ГНЕЗДА НА СТВОЛЕ ПИХТЫ: АНАЛИЗ РАЗМЕЩЕНИЯ ВХОДНЫХ ОТВЕРСТИЙ МЕТОДАМИ СЛУЧАЙНЫХ ТОЧЕЧНЫХ ПОЛЕЙ</b>	192
<i>Секретенко О.П., Им С.Т., Двинская М.Л., Двинский А.Л., Харук В.И.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ВЕТРОВОЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ АЛЬПИЙСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ НА ПРИМЕРЕ РОСТА КЕДРА СИБИРСКОГО В ГОРАХ АЛТАЯ</b>	194
<i>Селютин В.В., Шабас И.Н., Кулыгин В.В.</i> <b>МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РИСКА ЗАМОРНЫХ ЯВЛЕНИЙ В ВОДОЁМАХ, ПОДВЕРГАЮЩИХСЯ ЭВТРОФИРОВАНИЮ</b>	197
<i>Смирнов В.Э., Кораблев А.П.</i> <b>ОПЫТ ИНВЕРТИРОВАННОЙ КАНОНИЧЕСКОЙ ОРДИНАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ)</b>	199
<i>Ставрова Н.И., Горшков В.В.</i> <b>ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ</b>	204
<i>Стаменов М.Н.</i> <b>ВОЗМОЖНОСТИ МОДЕЛИРОВАНИЯ АРХИТЕКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ НА ПРИМЕРЕ ОПИСАНИЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО <i>Quercus robur</i> L. В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ</b>	206
<i>Суховеева О.Э., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В.</i> <b>МОДЕЛИРОВАНИЕ ДЫХАНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПОЧВ</b>	208

<i>Суховольский В.Г.</i> ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ ADL-МОДЕЛИ	212
<i>Титлянова А.А.</i> БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ – ПРЕГРАДА ВЫНОСУ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ИЗ ПОЧВЫ	214
<i>Титлянова А.А., Шибарева С.В.</i> ВРЕМЯ ОБОРОТА ФИТОМАССЫ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ	219
<i>Титова Л.И., Тютюнов Ю.В., Ковалев О.В.</i> ДЕМОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ПРИЗНАКОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПОДВИЖНОСТЬ ЖИВОТНЫХ	223
<i>Топаж А.Г., Хворова Л.А.</i> АССИМИЛЯЦИЯ ДАННЫХ МЕТОДОМ МИНИМИЗАЦИИ СЛУЧАЙНОГО ВОЗМУЩЕНИЯ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	225
<i>Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сенина И.Н.</i> ПРЕСЛЕДОВАНИЕ ЖЕРТВ ХИЩНИКАМИ ДЕСТАБИЛИЗИРУЕТ ОДНОРОДНЫЙ СТАЦИОНАРНЫЙ РЕЖИМ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОДЕЛИ ГАУЗЕ-КОЛМОГОРОВА	227
<i>Усольцев В.А., Воронов М.П., Колчин К.В.</i> СТАТИСТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ В ТЕРМИНАХ БИОГЕОГРАФИИ	229
<i>Урмански Я.</i> ВСПЫШКИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ: ДВУХМЕРНАЯ, ИНДИВИДУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ	232
<i>Фрид А.С., Борисочкина Т.И.</i> ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИФфуЗИОННОЙ И КОНВЕКТИВНО-ДИФфуЗИОННОЙ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ ОПИСАНИЯ МИГРАЦИИ В ПОЧВУ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ	233
<i>Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Кузин А.Е.</i> ПОЧЕМУ ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРНОГО МОРСКОГО КОТИКА НЕ ВОССТАНАВЛИВАЮТСЯ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПРОМЫСЛА: РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПО ДАННЫМ БОЛЕЕ ПОЛУВЕКОВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ	235
<i>Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э., Иванова Н.В., Глухова Е.М.</i> ТРАВЯНЫЕ ПОЖАРЫ, ПОЧВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ НА БЫВШИХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ В ЮЖНОМ ПОДМОСКОВЬЕ	237
<i>Хвостиков С.А., Барталев С.А.</i> ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ СЦЕНАРНОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ КЛИМАТОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РОССИИ НА ОСНОВЕ РЕГИОНАЛЬНО АДАПТИРОВАННОЙ МОДЕЛИ SEVER	241
<i>Чертов О.Г.</i> ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПОЧВЕННОЙ СИСТЕМЫ В СТРУКТУРЕ МОДЕЛЕЙ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ	244

<i>Чижикина Н.А., Савельев А.А., Голосов В.Н.</i> <b>МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ЭРОЗИОННО-ОПАСНЫХ ОСАДКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ</b>	<b>246</b>
<i>Чинилин А.В.</i> <b>ВОЗМОЖНОСТИ ДИСТАНЦИОННОЙ ИНДИКАЦИИ ХАРАКТЕРА ПОЧВООБРАЗУЮЩИХ И ПОДСТИЛАЮЩИХ ПОРОД АГРОЧЕРНОЗЕМОВ ПО ЦВЕТОВЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ ИХ ПОВЕРХНОСТИ</b>	<b>248</b>
<i>Шанин В.Н., Чертов О.Г., Быховец С.С., Лукина Н.В.</i> <b>ОЦЕНКА СРЕДСТВАМИ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ЛЕСАХ РАЗНЫХ ТИПОВ</b>	<b>250</b>
<i>Шанин В.Н., Шапков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Грабарник П.Я.</i> <b>МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ЗА СВЕТ В СМЕШАННЫХ ДРЕВОСТОЯХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ</b>	<b>252</b>
<i>Юрова А.Ю., Суворов Г.Г., Минаева Т.Ю., Сиринов А.А.</i> <b>ТЕПЛОВОЙ ПОТОК В ПОЧВЕ КОНТРАСТНЫХ ФОРМ МИКРОРЕЛЬЕФА ПЛОСКОБУГРИСТОГО МЕРЗЛОГО БОЛОТА</b>	<b>255</b>
<i>Алфавитный указатель</i>	<b>257</b>

## УПРАВЛЕНИЕ РЫБНЫМ ПРОМЫСЛОМ

Абакумов А.И.

*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*  
[abakumov@iacp.dvo.ru](mailto:abakumov@iacp.dvo.ru)

**Аннотация:** Рыболовство является сложным и многогранным процессом, управление которым представляет собой многозвенную структуру. Модельные исследования выявляют критические ситуации и предлагают рациональные способы их разрешения. В стратегическом смысле математические модели позволяют наметить технологические пути рационального сочетания необходимых объемов промысловых изъятий и экологического охранения видов водных организмов. Рассматриваются основные направления модельных исследований проблем рыболовства.

### 1. Введение

Одним из ярких аспектов взаимодействия человека и природы является рыболовство. Морское и океаническое рыболовство своими масштабами сравнялось с крупными транснациональными процессами, породило многообразные экономические структуры. Управление рыболовством связано со многими проблемами, в том числе и информационного характера (Clark, 2010). Сказывается недостаток знаний о биологических ресурсах, их состоянии и функционировании. Для рыбных популяций трудноопределяемыми характеристиками являются их пространственно-временная динамика, естественная смертность и формирование пополнения (Hilborn, Walters, 1992). Научные экспедиции, промысловая статистика и иные источники информации лишь частично восполняют эти пробелы.

Другой проблемой рыболовства является процесс промысла. С экологической точки зрения важны проблемы технологий промысла (потери неиспользуемой части вылова) и экологические последствия изъятия биоресурса. В теории рыболовства (Hilborn, Walters, 1992; Clark, 2010) разработаны различные варианты стратегий промысла. В большинстве случаев они описывают какое-либо закономерное состояние популяции или сообщества, например, равновесное, или как-либо соответствующее известным характеристикам рыб. В динамике же система может находиться в состоянии, далеком от равновесного, что существенно влияет на жизнедеятельность сообщества, результаты промысла и последствия промыслового воздействия.

При управлении рыболовством существенным обстоятельством является факт «пообъектного» (повидового) планирования промысла, в то время как орудия промысла «всеядны», захватывают все, что попадает в зону их действия. Это создает серьезные трудности при организации промысла и контроле за его результатами.

В целом основной остается проблема рациональной эксплуатации природных ресурсов, в настоящее время она осознается в полной мере организаторами рыбных промыслов. Поэтому при математическом моделировании, наряду с симуляцией динамики обилия, одной из основных является проблема оптимального сбора урожая.

### 2. Модель промысла

Общий подход к модельному описанию процессов промысла и динамики обилия промысловых популяций в составе сообщества можно описать следующим образом. Динамика обилия популяций в сообществе моделируется системой параболических уравнений вида (Васильев, Романовский, Яхно, 1987; Cantrell, Cosner, 2003):

$$\frac{\partial y_i}{\partial t} + \nabla \cdot (v_i y_i) = \nabla \cdot (k_i \nabla y_i) + F_i(t, x, u, y) \quad \text{для } i=1, 2, \dots, m. \quad (1)$$

Состояние сообщества описывается вектор-функцией  $y(t, x) = (y_i(t, x))_{i=1}^m$  плотности обилия популяций по компактному множеству  $D \subset R^n$  изменения пространственной переменной  $x$  и по времени  $t, t \in T = [0, T]$ . Переменная  $x$  означает моделируемые характеристики особей. Это могут быть характеристики пространственного расположения, возраста, размера, массы, морфологических особенностей или физиологического состояния организмов, и многое другое. Вектор  $v_i$  означает скорость направленного движения (переноса) особей в множестве  $D$ . Символ « $\cdot$ » означает скалярное произведение. Символ  $\nabla$ , как обычно, обозначает оператор взятия производной по переменной  $x$  (градиент), параметр  $k_i$  представляет собой коэффициент диффузии. Взаимодействие популяций между собой и воздействие на них промысла происходит локально и описывается функцией  $F_i$ .

Сообщество подвергается промысловым воздействиям, описываемым кусочно-непрерывной (с разрывами первого рода по гладким многообразиям меры нуль) вектор-функцией  $u = u(t, x)$ ,  $u \in U \subset K(T \times D; R^q)$  интенсивности промысла (буквой  $K$  обозначен некоторый класс таких функций). Полезность управления определяется функцией дохода  $\varphi(t, x, y, u)$ , в качестве критерия оптимизации может быть выставлена максимизация дохода за период промысла  $T$ :

$$\int_{T \times D} \varphi(t, x, y, u) dt dx \rightarrow \max_{u \in U}. \quad (2)$$

Модель (1) (с использованием или без использования функционала (2)) здесь служит примером одной из общих конструкций модельного описания процессов промысла и динамики обилия промысловых популяций водных организмов. Структура модели зависит от целей моделирования и информации о промыслах и популяциях. В конкретных приложениях модель может быть дискретной по времени и/или пространству. Из-за распространенности «пообъектного» планирования промысла модель часто применяется к популяциям и реже – к сообществам.

### 3. Особенности промысла

Свойства модельных решений отражают особенности промысла. Не останавливаясь на общеизвестных свойствах типа снижения среднего возраста особей в популяциях под воздействием промысла, независимо от конкретики промысла и биологических особенностей популяций можно сформулировать ряд общих отличительных особенностей.

Многовидовой характер промысла приводит к проблеме анализа воздействия промысла на популяции, для него не предназначенные. Это отражается в модельном анализе проблем квотирования и изучения последствий промысла (Абакумов и др., 2009). Способ распределения квот среди рыболовных фирм существенно влияет на эффективность и экологические последствия промысла.

Учет в моделях структурных различий особей (возрастных, размерных и т.п.) в популяциях приводит к значительному повышению устойчивости решений. Можно сказать, что структура популяции стабилизирует ее по отношению к флуктуациям промысловых воздействий. Рыбы обладают большой плодовитостью и высокой смертностью в раннем онтогенезе. Это делает процесс формирования промыслового пополнения близким к стохастическому. Тем не менее, некий усредненный по возрасту или размеру особей режим промысла оказывается по своей эффективности близким к оптимальному, сглаживая разницу между урожайными и неурожайными поколениями. Аналогично этому учет сезонности размножения и интенсивности промысла не оказывает значительного влияния на результаты моделирования (Абакумов, Израильский, 2016).

Преимущества оптимального режима промысла перед неоптимальным, как правило, оказываются значительными как по значению функционала (2) эффективности, так и по признакам сохранности популяций в водоеме. С другой стороны, решение ряда задач

оптимизации промысла показывает, что преимущества оптимальной стратегии при учете различных биологических особенностей промышляемых особей часто незначительно отличаются от решений, не учитывающих большинство таких особенностей.

Общими свойствами задач оптимизации промысла являются свойства магистральности для решений. Магистральность аналогична соответствующему свойству в моделях экономической динамики (Макаров, Рубинов, 1973). Это свойство означает, что решение в своей динамике большую часть времени находится в окрестности заранее описанного многообразия или обладает рядом заранее указанных свойств (Clark, 2010). Подобное поведение оптимального решения обеспечивается свойствами кусочно-постоянной функции управления  $u$ .

Модельные исследования играют важную роль в планировании, управлении и анализе результатов рыбного промысла, прогнозировании промысловых запасов и оценке последствий для водных экосистем (Clark, 2010). Компьютерный анализ всех процессов рыболовства приводит к повышению эффективности промысла и снижению негативного воздействия на природную среду.

## Литература

- Абакумов А.И., Бочаров Л.Н., Решетняк Т.М. Оптимальное распределение квот для многовидовых промыслов на примере Карагинского промыслового района // Вопросы рыболовства. 2009, т.10, № 2(38), с. 352 – 363.
- Абакумов А.И., Израильский Ю.Г. Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию // Математическая биология и биоинформатика. 2016. Т. 11. № 2. С. 191-204.
- Васильев В. А., Романовский Ю. М., Яхно В. Г. Автоволновые процессы / Под ред. Д. С. Чернавского. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Макаров В.Л., Рубинов А.М. Математическая теория экономической динамики и равновесия. М.: Наука, 1973. 336 с.
- Cantrell R.S., Cosner C. Spatial ecology via reaction-diffusion equations. New York: J. Wiley and Sons Publ., 2003. 411 p.
- Clark C.W. Mathematical bioeconomics. The mathematics of conservation. Third Edition. New Jersey: J. Wiley and Sons Publ., 2010. 368 p.
- Hilborn R., Walters C.J. Quantitative fisheries stock assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty. New York, London: Chapman and Hall, 1992. 570 p.

## МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОТОАДАПТАЦИОННЫХ СВОЙСТВ ФИТОПЛАНКТОНА

Абакумов А.И.<sup>1</sup>, Пак С.Я.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия  
[abakumov@iacp.dvo.ru](mailto:abakumov@iacp.dvo.ru)

<sup>2</sup>Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия  
[packsa@iacp.dvo.ru](mailto:packsa@iacp.dvo.ru)

**Аннотация:** Предложена динамическая модель поведения фотосинтетических показателей, характеризующих общую поглотительную способность фитопланктона. Рассмотрено изменение числа реакционных центров и размера эффективного сечения поглощения при разных уровнях и режимах освещенности. Модель базируется на сходстве некоторых фотосинтетических механизмов с процессами, описанными в популяционной биологии. В работе учтены механизмы фотоадаптации и фотоингибирования.

### Введение

Фотоадаптационные свойства фитопланктона заключаются в способности поглощать столько энергии, сколько необходимо для синтеза органического вещества. Количество поглощенной энергии ограничено некоторым порогом, после превышения которого включается процесс фотоингибирования. Согласно (Han, 2001; Han, 2002; Nikolaou et al., 2016) растительный организм оптимизирует совокупную площадь поглощающей поверхности либо за счет увеличения числа реакционных центров (РЦ), либо путем расширения эффективного сечения поглощения фотосинтетических единиц (фотоединиц). Данные процессы обозначены как  $N$  и  $\sigma$ -стратегии фотоадаптации в соответствии с принятыми в большинстве работ обозначениями.

### 1. Объекты и методы

Примечательно сходство условий доминирования той или иной вышеупомянутой стратегии с условиями преобладания стратегий развития популяций (Пузаченко, 1996). Стабильно низкий режим освещения стимулирует увеличение эффективного сечения наличествующих фотоединиц, в то время, как нестабильный – наращивание количества РЦ (Han, 2001). Данный факт обусловил феноменологический характер предлагаемой модели, в частности, использование уравнения Ферхюльста-Пирла для ее базовых соотношений.

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r(I, I_t) \frac{(\Sigma_{\max}(I) - N\sigma)^+}{\Sigma_{\max}^0} N \\ \frac{d\sigma}{dt} = \rho(I, I_t) \frac{(\Sigma_{\max}(I) - N\sigma)^+}{\Sigma_{\max}^0} \sigma \end{cases}, \quad (1)$$

где  $r(I, I_t) = r_0 \varphi(I, I_t)$ ,  $\rho(I, I_t) = \rho_0 \psi(I, I_t)$ ,  $\Sigma_{\max}(I) = \Sigma_{\max}^0 \frac{I}{(I + k_0)^2}$ .

Здесь  $I$  (моль фотонов/(час·м<sup>2</sup>)) – интенсивность падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР),  $N$  (нмоль/м<sup>3</sup>) – число РЦ,  $\sigma$  (нм<sup>2</sup>) – размер эффективного сечения поглощения отдельно взятой фотосинтетической единицы.  $\Sigma_{\max}(I)$  – максимальный размер поглощающей поверхности на единицу растительной площади.  $\Sigma_{\max}(I)$  – зависящая от интенсивности излучения функция, которая соответствует размеру совокупной поверхности поглощения, достаточной для того, чтобы при фиксированном значении  $I$  все падающие фотоны были поглощены. Скоростные динамические характеристики зависят как от уровня освещенности (как правило, гиперболически), так и от скорости его изменения:



$$\varphi(I, I_t) = \varphi_1(I) \cdot \varphi_2(I_t), \quad \psi(I, I_t) = \psi_1(I) \cdot \psi_2(I_t);$$

$$\varphi_1(I) = \frac{\alpha I^l}{K_\varphi^l + I^l}, \quad \varphi_2(I_t) = I_t^2 - I_\varphi^2, \quad \psi_1(I) = \frac{\beta I^l}{K_\psi^l + I^l}, \quad \psi_2(I_t) = I_\psi^2 - I_t^2.$$

## 2. Результаты и выводы

Приведенный рисунок иллюстрирует, как  $N$ -стратегия замещается  $\sigma$ -стратегией по мере перехода от нестабильного режима освещенности к постоянному.

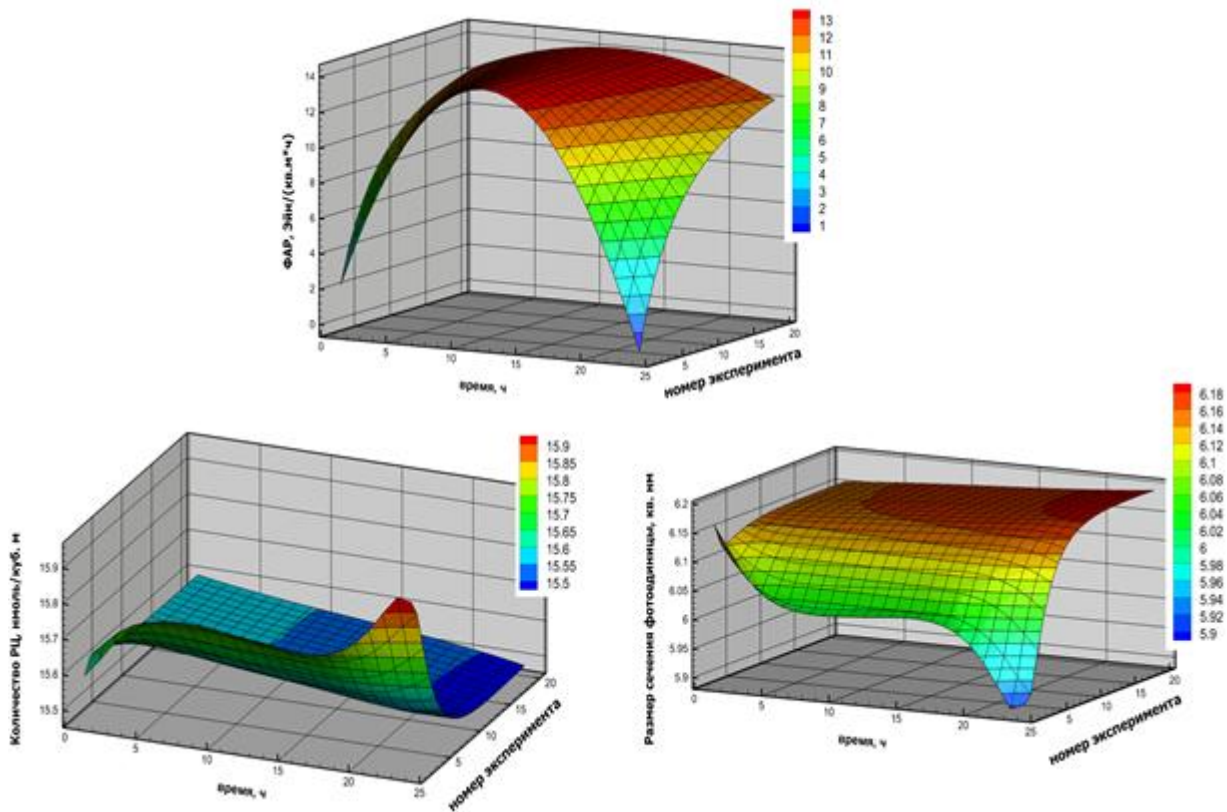


Рисунок 1 – Динамика числа РЦ и размера сечения фотоединицы при уменьшении частоты меняющегося освещения.

Результаты остальных численных экспериментов свидетельствуют в пользу соответствия предлагаемой модели качественному описанию процесса фотоадаптации. Смена режима освещенности влечет смену стратегий оптимизации совокупного сечения поглощения с некоторым запаздыванием.

## Литература

- Пузаченко Ю. Г. Основы общей экологии. М.: Издательство Московского университета, 1996. 133 с.  
Han B.P. Photosynthesis-irradiance response at physiological level: a mechanistic model // J. Theoret. Biology. 2001. V. 213. P. 121-127.  
Han B.P. A mechanistic model of algal photoinhibition induced by photodamage to photosystem-II. // J. Theoret. Biology. 2002. V. 214. P. 519-527.  
Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A., Chachuat B., Bernard O. Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth // J. Theoret. Biology. 2016. V. 390. P. 61-72.

## О РОЛИ ВОЗРАСТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ РЕФЕРЕНТНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Александров Г.А.

*Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия*  
[g.alexandrov@ifaran.ru](mailto:g.alexandrov@ifaran.ru)

**Аннотация:** Для полноценного использования возможностей, предоставляемых современными дистанционными методами экологического мониторинга для перспективной оценки состояния экосистем, целесообразно уделить особое внимание разработке математических моделей «референтных» экосистем.

Возраст является одним из наиболее информативных показателей состояния экосистем, которые далеки от состояния экологического равновесия. В математических моделях динамики экосистем переменные состояния полностью зависят от возраста экосистемы. В реальных экосистемах связь между возрастом и другими характеристиками не настолько жесткая: из-за меняющихся факторов окружающей среды реальная динамика экосистемы может существенно отклоняться от идеальной. Поэтому для определения состояния экосистемы более информативными становятся системно-экологические показатели такие как эмергия, экзергия и асценденция. Все они в той или иной степени коррелируют друг с другом и возрастом экосистемы (Fath et al., 2001).

В случае "референтной" экосистемы, т.е. экосистемы, поведение которой полностью укладывается в рамки некоторой математической модели, определенному значению системно-экологическому показателя состояния экосистемы соответствует определенный возраст экосистемы. Оценивая состояние реальной экосистемы с помощью одного из системно-экологических показателей, мы можем по значению этого показателя определить возраст референтной экосистемы, которая находится в состоянии с тем же значением системно-экологического показателя, что и реальная экосистема. Определенный таким образом возраст экосистемы Александров и Голицын (Alexandrov, Golitsyn, 2015) предложили называть биологическим возрастом экосистемы.

Если "референтная" экосистема представляет собой экосистему, которая развивается в оптимальных условиях окружающей среды, то биологический возраст реальной экосистемы может быть выражен в виде разности между календарным возрастом экосистемы и "поправкой на омоложение", которая характеризует задержку в развитии экосистемы, вызванную неблагоприятными условиями окружающей среды (Alexandrov, Golitsyn, 2015).

Возрастные критерии довольно широко использовались при ведении лесного хозяйства в условиях плановой экономики. Применение возрастных критериев давало возможность научно обосновать сроки проведения лесохозяйственных мероприятий, так как функции, выполняемые лесной экосистемой на определенной стадии развития, в той или иной степени соответствуют тем функциям, которые выполняют лесные экосистемы, находящиеся в том возрасте, когда эта стадия развития обычно достигается.

В современных условиях более перспективными становятся биометрические критерии, такие, например, как средний диаметр стволов. Во-первых, они тесно связаны с коммерческой оценкой древостоев, а во-вторых, появились технологии для измерения биометрических характеристик древостоев дистанционными методами (Alexandrov, 2008; Mascaro et al., 2014). Главным недостатком биометрических критериев по сравнению с возрастными критериями является то, что по ним нельзя дать перспективную оценку будущего состояния лесной экосистемы без привлечения эмпирических или имитационных моделей лесных экосистем.

Компенсировать этот недостаток можно с помощью концепции биологического возраста экосистемы. Биологический возраст, вычисляемый по биометрическим характеристикам экосистемы, позволяет давать перспективные оценки изменения состояния

экосистемы и выполняемых ей экологических функций примерно с той же точностью, что и ее календарный возраст.

Применение концепции биологического возраста сдерживается в настоящее время тем, что, несмотря на все многообразие и разнообразие математических моделей экосистем, практически нет математических моделей, описывающих динамику референтных экосистем. Разработка таких моделей позволит в полной мере использовать возможности дистанционных методов для перспективной оценки состояния лесных экосистем и возможно представляет собой одну из наиболее актуальных проблем экологического моделирования.

### **Литература**

- Alexandrov G.A., Golitsyn G.S. Biological age from the viewpoint of the thermodynamic theory of ecological systems//Ecological Modelling, 2015, V. 313, 103-108.
- Alexandrov G.A. Forest growth in the light of the thermodynamic theory of ecological systems //Ecological Modelling, 2008, 216:102-106.
- Fath, D., Patten, B., Choi, J. Complementarity of ecological goal functions//J.Theor. Biol. 2001, v/208, 493–506.
- Mascaro, J., Asner, G.P., Davies, S., Dehgan, A., Saatchi, S., 2014. These are the days of lasers in the jungle//Carbon Balance Manage. 9, 7, <http://dx.doi.org/10.1186/s13021-014-0007-0>.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА ЧЕРНОЗЕМОВ ПОД ЧЕРНЫМ ПАРОМ И ПОД МОНОКУЛЬТУРОЙ КУКУРУЗЫ ДЛЯ ДВУХ КОНТРАСТНЫХ ПО ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ ВЕГЕТАЦИОННЫХ СЕЗОНОВ

Архангельская Т.А.<sup>1</sup>, Хохлова О.С.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, почвенный факультет, Москва, Россия

[arhangelskaia@gmail.com](mailto:arhangelskaia@gmail.com)

<sup>2</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

[alexkh1@sares-net.ru](mailto:alexkh1@sares-net.ru)

**Аннотация:** Гидрологический режим черноземов под черным паром и под кукурузой моделировали для вегетационных сезонов 2013 и 2014 гг., используя пакет HYDRUS-1D. В слое 70–200 см влажность почвы под паром не опускалась ниже  $0.25 \text{ см}^3/\text{см}^3$ . Под кукурузой влажность снижалась до  $0.17 \text{ см}^3/\text{см}^3$ ; наиболее сухие слои формировались на глубинах 70–120 см.

### Введение

На экспериментальных участках Воронежской опытной станции ВНИИ кукурузы уровень залегания карбонатов под многолетним черным паром существенно выше, чем под монокультурой кукурузы. Мы предположили, что постепенный подъем карбонатов на участке под паром связан с восходящими потоками влаги, отсутствующими под кукурузой. Серия расчетных экспериментов с помощью свободно распространяемого программного продукта HYDRUS-1D (Simunek и др., 2013) показала, что при использовании в модели среднемноголетней нормы осадков, а также половины нормы, двух и трех норм расчетные гидрологические режимы на двух участках различаются (Архангельская и др., 2016). В данной работе приведены результаты моделирования с использованием реальных метеоданных для двух контрастных по влагообеспеченности вегетационных сезонов.

### Объекты и методы

Гидрологический режим агрочерноземов моделировали, имитируя условия опытных делянок Воронежской опытной станции (Хохольский р-н Воронежской обл.,  $38^{\circ}58'$  в. д.,  $51^{\circ}36'$  с. ш.). Описание площадок, физические и гидрологические свойства почв приведены в работе (Архангельская и др., 2016). При моделировании использовали данные о температуре воздуха, скорости ветра на высоте 10 м, парциальном давлении водяного пара по ближайшей к опытному полю метеостанции «Воронеж, агро» за 2013 и 2014 гг., а также среднемноголетние величины радиационного баланса по актинометрической станции «Нишнедевицк» (Научно-прикладной справочник..., 1990). Суточный интегральный поток тепла в почву полагали равным нулю. Потенциальную эвапотранспирацию рассчитывали в соответствии с рекомендациями ФАО (Allen и др., 1998). Для участка под кукурузой потенциальную эвапотранспирацию разделяли на потенциальную транспирацию растений и потенциальное испарение с поверхности почвы, учитывая, что при отсутствии дефицита влаги доля испарения в общей эвапотранспирации засеянного кукурузой участка составляет 90 % в мае, 65 % в июне и 25 % в июле–сентябре (Liu и др., 2002).

### Результаты и обсуждение

Полученная при моделировании влажность почвы под кукурузой в целом была ниже, чем под черным паром, как в 2013 г., когда за пять месяцев выпало 427 мм осадков, так и в 2014 г., когда за тот же период выпало лишь 195 мм при многолетней норме 284 мм (рисунок 1). Эти расхождения связаны с корневым водопотреблением на участке под кукурузой,

которое по модельным оценкам составило за сезон около 260 мм, или 61 % от выпавших осадков, во влажном 2013 г. и около 230 мм, или 117 % от осадков, в сухом 2014 г.

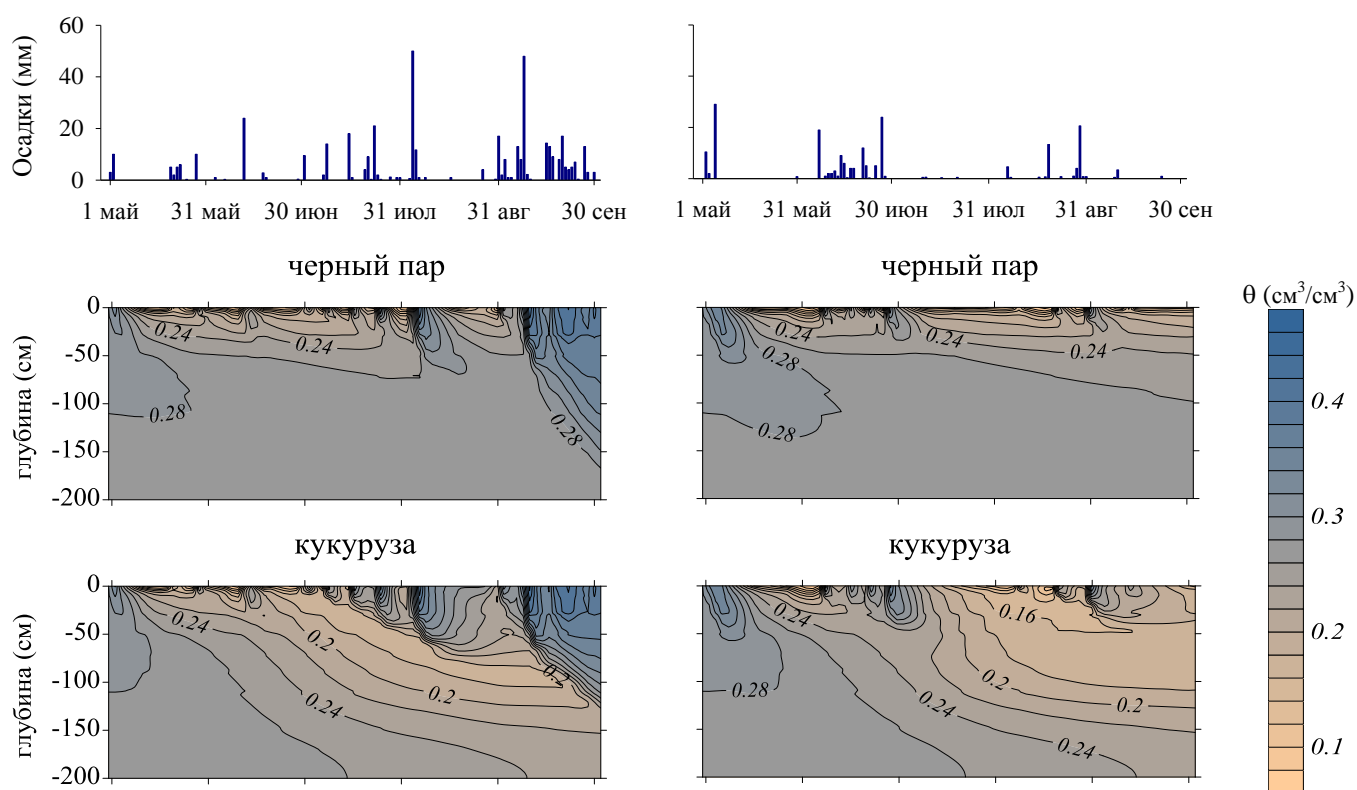


Рисунок 1 – Осадки и рассчитанная влажность почвы ( $\theta$ ) в 2013 и 2014 гг.

В слое 70–200 см полученная при моделировании влажность почвы под черным паром не опускалась ниже  $0.25 \text{ см}^3/\text{см}^3$ . Под кукурузой влажность этого слоя снижалась до  $0.17 \text{ см}^3/\text{см}^3$ ; наиболее сухие слои с наименьшей влагопроводностью почвы формировались на глубинах 70–120 см. Наибольшие расхождения во влажности почвы между участками наблюдались в конце вегетационных сезонов после длительных периодов без осадков. К концу августа 2013 г. наибольшая разница во влажности почв между участками была получена для глубины 92 см и составила  $0.10 \text{ см}^3/\text{см}^3$ ; к концу сентября 2014 г. – для глубины 82 см и составила  $0.09 \text{ см}^3/\text{см}^3$ . Этим расхождениям во влажности соответствовали значительные, более чем на два порядка, расхождения в коэффициентах влагопроводности почвы на двух участках. В конце сентября 2014 г. на глубине 82 см влагопроводность была равна  $2.7 \times 10^{-3} \text{ см/сут}$  под черным паром и лишь  $9.8 \times 10^{-6} \text{ см/сут}$  под кукурузой.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00669).*

## Литература

- Архангельская Т.А., Хохлова О.С., Мякшина Т.Н. Математическое моделирование потоков влаги в агрочерноземах при различных режимах использования // Почвоведение. 2016. № 7. С. 837–847.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Выпуск 28. Л.: Гидрометеоздат, 1990. 365 с
- Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M. Crop Evapotranspiration (guidelines for computing crop water requirements). FAO Irrigation and Drainage Paper No. 56. 1998. 307 p.

- Liu C., Zhang X., Zhang Y. Determination of daily evaporation and evapotranspiration of winter wheat and maize by large-scale weighing lysimeter and micro-lysimeter // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2002. Vol. 111. P. 109–120.
- Simunek J., Sejna M., Saito H., Sakai M., van Genuchten M.Th. The HYDRUS-1D software package for simulating the one-dimensional movement of water, heat and multiple solutes in variably-saturated media. Department of environmental sciences, University of California. Riverside, 2013. 341 p.

## **ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОМ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ ПРИ ГОРЕНИИ РАДИОАКТИВНОГО ГРАФИТА В ПАРАХ ВОДЫ**

Барбин Н.М.

*Уральский государственный аграрный университет, г. Екатеринбург, Россия*  
[nmbarbin@mail.ru](mailto:nmbarbin@mail.ru)

**Аннотация:** Компьютерное термодинамическое моделирование использовано для изучения поведения радионуклидов при газофазном сжигании радиоактивного графита в парах воды.

Радиоактивный графит применяется как конструкционный материал, а так же как замедлитель и отражатель в уран – графитовых реакторах канального типа. Кроме того, реакторный графит используется в качестве блоков отражателя и оболочек ТВЭЛов высокотемпературных газоохлаждаемых атомных реакторов.

В связи с завершением срока эксплуатации, а также в результате аварий образуется большое количество радиоактивных графитных отходов. По оценкам, общее количество облученного графита в странах мира превышает 230 – 250 тыс. тонн. Реакторный графит составляет большую часть накопленных в мире твердых радиоактивных отходов.

Существующие технологии переработки ядерных графитных отходов в большинстве своем основаны на изоляции радиоактивного графита от окружающей среды. Однако они не способны обеспечить значительное уменьшение объема. Поэтому технология высокотемпературной обработки, в парах воды, рассматривается в качестве эффективной замены, так как она обеспечивает значительное сокращение объема отходов.

Радиоактивный графит содержит различные радионуклиды. По этому, обработка в парах воды рассматривается как эффективное средство комплексной обработки и удаления графитовых отходов атомной промышленности, приемлемость выбросов радиоактивных элементов для сохранения окружающей среды является основным критерием успешного развития процесса.

Радиоактивные элементы невозможно уничтожить сжиганием. Они либо остаются с негорючей частью отходов, либо испаряются в зависимости от степени их летучести. Газообразные радиоактивные элементы конденсируются на более крупные частицы в потоке газов, которые удаляются газоочистительной системой или собираются вокруг «зародыша» и образуют собственную субмикронную аэрозоль. Такие частицы часто могут проникать в оборудование газоочистительной системы. Вынесенные субмикронные частицы легко вдыхаются в легкие. Они могут также откладываться на поверхность водоемов и продовольственные культуры.

В настоящей работе изучалось поведение радионуклидов при нагревании (горении) радиоактивного графита в парах воды. Исследование проводили методом термодинамического моделирования.

Термодинамическое моделирование заключается в термодинамическом анализе равновесного состояния систем в целом (полный термодинамический анализ). Теоретические основы термодинамического моделирования изложены в (Моисеев и др., 2002; Барбин и др., 2014). В данной работе изучено поведение соединений кальция, стронция и цезия при нагреве в атмосфере водяного пара (Барбин и др., 2014).

В интервале температур от 273 до 773 К практически весь кальций находился в виде конденсированного  $\text{Ca}_2\text{CO}_3$ . Дальнейшее повышение температуры до 1000 К ведет к уменьшению доли конденсированного  $\text{CaCO}_3$  до 50 мол. % и появлению и увеличению доли конденсированного  $\text{CaO}$  до 50 мол. %. В интервале температур от 1000 до 1273 К происходит увеличение содержания конденсированного  $\text{CaO}$  с 50 до 96 мол. % и уменьшение доли конденсированного  $\text{CaCO}_3$  практически до нуля. Дальнейший рост температуры до 1500 К вызывает уменьшение доли конденсированного  $\text{CaO}$  до 50 мол. % и появления  $\text{Ca(OH)}_2$ . В

интервале температур от 1500 до 2173 К наблюдается увеличение содержания  $\text{Ca}(\text{OH})_2$  с 50 до 98 мол. % и уменьшение доли конденсированного  $\text{CaO}$  практически до нуля. Дальнейшее повышение температуры до 3273 К ведет к уменьшению доли  $\text{Ca}(\text{OH})_2$  до 40 мол. % и появлению  $\text{CaOH}$ ,  $\text{Ca}$  и  $\text{CaO}$ .

При повышении температур с 373 до 573 К происходит увеличение содержания конденсированного  $\text{SrCO}_3$  (с 58 до 99 мол. %) и уменьшение содержания конденсированного  $\text{SrCl}_2$  (с 20 до 1 мол. %). В условиях повышения температур с 573 до 973 К примерно 99 мол. % стронция находится в виде конденсированного  $\text{SrCO}_3$ . Рост температур с 973 до 1373 К приводит к уменьшению доли конденсированного  $\text{SrCO}_3$  до 13 мол. % и появлению конденсированного  $\text{SrO}$  и паров  $\text{Sr}(\text{OH})_2$ . В интервале температур 1373 – 1673 К происходит резкое увеличение содержания  $\text{Sr}(\text{OH})_2$  (с 45 до 97 мол. %) и резкое уменьшение содержания конденсированного  $\text{SrCO}_3$  и  $\text{SrO}$  практически до нуля. Дальнейшее повышение температуры до 3273 К приводит к уменьшению содержания  $\text{Sr}(\text{OH})_2$  до 38 мол. % и появлению  $\text{SrOH}$ ,  $\text{SrO}$  и  $\text{Sr}$ .

В интервале температур 373 – 573 К примерно 100 мол. % цезия находится в виде конденсированного  $\text{CsCl}$ . При повышении температур с 573 до 773 К происходит уменьшение его доли до 43 мол. % и появления паров  $\text{CsCl}$ . Рост температуры с 773 до 873 К приводит к увеличению содержания паров  $\text{CsCl}$  (с 56 до 95 мол. %) и уменьшению содержания конденсированного  $\text{CsCl}$  (практически до нуля). Дальнейшее повышение температур до 1100 К вызывает уменьшение содержания паров  $\text{CsCl}$  до 31 мол. % и появление и увеличение доли паров  $\text{CsOH}$  с 2,5 до 50 мол. %. В интервале температур 1100 – 1573 К происходит увеличение доли  $\text{CsOH}$  до 96 мол. % и уменьшение содержания  $\text{CsCl}$  практически до нуля. Дальнейший рост температуры до 3073 К приводит к уменьшению содержания  $\text{CsOH}$  до 51 мол. % и появлению  $\text{Cs}$ . При повышении температуры до 3273 К происходит увеличение содержания паров  $\text{Cs}$  с 46 до 59 мол. % и уменьшение содержания  $\text{CsOH}$  с 51 до 37 мол. %.

Наряду с применяемыми методами (Алексеев и др., 2012; Алексеев и др., 2014 а,б), термодинамическое моделирование позволяет определить поведение радионуклидов.

## Литература

- Алексеев С.Г., Алексеев К.С., Смирнов В.В., Барбин Н.М. // Пожаровзрывобезопасность. 2014а. № 5. С.18-37  
Алексеев С.Г., Смирнов В.В., Алексеев К.С., Барбин Н.М. // Пожаровзрывобезопасность. 2014б. № 3. С. 30-43.  
Алексеев С.Г., Смирнов В.В., Барбин Н.М. // Пожаровзрывобезопасность. 2012. № 5. С. 35-41.  
Барбин Н.М., Кобелев А.М., Терентьев Д.И., Алексеев С.Г. // Пожаровзрывобезопасность. 2014. № 10. С.38-47.  
Барбин Н.М., Терентьев Д.И., Пешков А.В., Алексеев С.Г. // Пожаровзрывобезопасность. 2014. № 3. С. 58-67  
Моисеев Г.К., Вяткин Г.П., Барбин Н.М. Применение термодинамического моделирования для изучения взаимодействия с участием ионных расплавов. // Челябинск: Изд-во ЮУрГУ, 2002. – 166 с.



## АГЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ

Белотелов Н.В.<sup>1</sup>, Коноваленко И.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Вычислительный центр им. А.А. Дородницына ФИЦ "Информатика и управление" РАН,  
Москва, Россия.

[belotel@mail.ru](mailto:belotel@mail.ru)

<sup>2</sup>Московский физико-технический институт, Долгопрудный, Россия  
[alatkon@yandex.ru](mailto:alatkon@yandex.ru)

**Аннотация:** В работе предложена агентная модель системы «ресурс–потребитель», описывающая пространственно-временную динамику популяции, которая живет на возобновимом ресурсе. В модели учитывается эколого-физиологический цикл жизни особи. Рассматривается алгоритм, описывающий пищевую и социальную пространственную динамику особей. Особенностью модели является нелокальное взаимодействие между агентами. Приводятся результаты вычислительных экспериментов, которые имитируют групповое движение особей по ареалу, а также описан модельный эксперимент, когда групповой тип поведения животных, вследствие изменения характеристик окружающей среды, становится индивидуальным, после чего и формируется стадо, которое в дальнейшем переходит снова к групповому типу поведения.

## Введение

Одной из центральных задач популяционной экологии является моделирование пространственно-временной динамики популяции с учетом индивидуальных эколого-физиологических характеристик особей, формирующих популяцию. В работе представлена компьютерная модель для изучения динамики популяции, особи которой взаимодействуют нелокально. Представлена компьютерная модель, относящаяся к этому классу, и в ней подробно описан жизненный цикл особей. Основной переменной, определяющей состояние особи, является ее «масса-энергия», которая трактуется как энергия или жизнеспособность особи.

Основной целью моделирования является изучение влияния различных эколого-физиологических параметров, описывающих особь, на формирование различных пространственно-временных режимов поведения популяции. Особый интерес представляет исследование стадного и территориального поведения животных и как на него влияет подвижность особей, которая связана с их размером.

## Описание модели

Ареал обитания моделируемой популяции, на котором равномерно произрастает ресурс (трава), является прямоугольной целочисленной решёткой ( $i = 1, \dots, L, j = 1, \dots, F$ ). Границы ареала представляют собой непроницаемые для особей преграды. Считается, что количество ресурса в каждой точке ограничено предельным значением  $H$ . При его уменьшении за счет выедания особями популяции он с постоянной скоростью  $K$  за такт восстанавливается до предельного значения. Уравнения роста ресурса имеют вид:

$$m_{t+1}^{i,j} = m_t^{i,j} + K^{i,j} - \theta_t^{i,j}, \text{ если } m_t^{i,j} < H,$$

$$m_t^{i,j} = \min(m_t^{i,j}, H),$$

где  $m_t^{i,j}$  – количество ресурса в точке  $(i, j)$  в момент времени  $t$ , а  $\theta_t^{i,j}$  – доля изъятия ресурса, если в узле  $(i, j)$  решетки в данный момент есть особь.

В ареале находится некоторое множество подвижных особей. Каждая особь описывается следующим вектором состояния в момент времени  $t$ : координатами на решетке, возрастом  $\tau$ , массой  $n_t^\tau$ , радиусом индивидуальной подвижности  $R$  (максимальное расстояние, преодолеваемое особью за один такт), радиусом обзора  $r$  (характеристика

необходимая для описания пищевой активности). В модели рассматриваются следующие процессы, меняющие состояние особи: рождение, старение, потребление ресурса, гибель, перемещение по ареалу.

Процесс старения увеличивает возраст особи на единицу. Процесс потребления ресурса зависит от возраста и текущей массы. В модели считается, что с возрастом потребление ресурса уменьшается в соответствии с выражением

$$\theta_t^{i,j} = C_1 m_t^{i,j} n_t^{i,j} \left(1 - \frac{\tau}{T}\right) \left(1 - \frac{n_t^{i,j}}{N}\right),$$

где  $C_1, T, N$  – некоторые постоянные, характеризующие физиологию рассматриваемых животных ( $C_1$  – коэффициент, учитывающий энергетическую ценность ресурса,  $T$  – предельный возраст,  $N$  – предельная масса). Гибель особи определяется условием недостатка «энергии» (ресурса) ( $n_t \leq 0$ ), которая необходима для поддержания затрат на основной метаболизм. Процесс рождения особей в модели описан следующим образом. По достижении определенного размера особь, в соответствии с распределением Бернулли со средним значением  $\zeta$ , случайным образом порождает другую особь нулевого возраста и имеющую треть массы материнской особи, при этом материнская особь теряет половину своей текущей массы, которая тратится на выкармливание потомства. Перемещение особи  $S$  за один временной такт ограничивается радиусом индивидуальной активности ( $S < R$ ) и при этом теряется часть «энергии»  $C_2 n_t S$ , имеющейся у особи (об алгоритме выбора направления перемещения будет сказано ниже). Уравнение баланса «энергии» записывается следующим образом:

$$n_{t+1}^{k,m} = n_t^{i,j} + \theta_t^{i,j} - C_2 n_t^{i,j} S - \alpha n_t^{i,j} \beta - \lambda(\zeta) \frac{n_t^{i,j}}{2},$$

где  $C_2 n_t^{i,j} S$  – затраты на перемещение;  $\alpha n_t^{i,j} \beta$  – затраты на основной метаболизм;  $\lambda(\zeta) \frac{n_t^{i,j}}{2}$  – затраты на рождение ( $\lambda(\zeta) = 1$  – происходит рождение в момент времени  $t$ , в противном случае  $\lambda(\zeta) = 0$ ). В модели считается, что рождение происходит в среднем один раз за некоторый период времени.

Алгоритм перемещения особей. Предполагается, что существует два фактора, влияющих на движение: пищевая активность и активность, связанная с взаимодействием с другими особями. Это взаимодействие в дальнейшем будем называть *социальным*.

Алгоритм пищевой активности заключается в следующем. На каждом такте работы модели особь определяет ближайший к ней участок, на котором находится ресурс, причем «анализируемая» территория равна кругу радиуса обзора  $r$ . Особь переходит на найденный участок, если он ближе радиуса индивидуальной активности  $R$ , иначе сдвигается на  $R$  в его направлении. Если ресурса поблизости нет, выбирается случайное направление.

Для социальной подвижности делается следующее предположение: у каждой особи существуют две круговые окрестности, имеющие радиусы  $\Delta_1$  и  $\Delta_2$  ( $\Delta_1 < \Delta_2$ ); если другая особь находится внутри круга радиуса  $\Delta_1$ , то они отталкиваются, а если внутри кольца, то притягиваются; вне круга радиуса  $\Delta_2$  социального взаимодействия нет; притяжение и отталкивание описывается заданным изменением расстояния между особями на фиксированные величины  $a$  и  $A$  соответственно, которые в дальнейшем называются *потенциалами притяжения* и *отталкивания*. Социальное взаимодействие происходит попарно, итоговое смещение каждой особи является суммой смещений ко всем остальным особям за такт по вышеописанному закону.

Итоговое перемещение, определяемое совместным влиянием пищевого и социального перемещения, определяется по правилу: если масса особи меньше некоторой пороговой величины  $M$ , то перемещение определяется только пищевой активностью, а если масса превышает это значение, то перемещение определяется только социальной активностью.

### **Описание численных экспериментов**

Модель реализована в среде MATLAB. Программа позволяет изменять все параметры модели, включая размеры участка и начальное пространственно-временное распределение особей по ареалу. Особенностью созданной системы является возможность использовать результат предыдущего эксперимента в качестве начальных данных для продолжения расчета с измененными параметрами модели. Дополнительной особенностью модели является наличие в ней возможности введение барьеров, которые экранируют нелокальное взаимодействие между особями.

Описанная модель обнаруживает большое разнообразие пространственно-временных режимов функционирования при различных значениях параметров и начальных условиях. Это и автоволновые решения, которые, как правило, получаются при рассмотрении только пищевого перемещения в отсутствие социального движения; это и различные режимы вымирания популяции в случае несбалансированности демографических процессов популяции и продуктивности ресурса. Это и колебательные решения, если анализировать динамику общей численности популяции.

Наиболее интересные режимы пространственно-временной динамики, полученные в имитациях, – это групповое поведение особей. Также большой интерес представляют изменение режимов пространственно временной динамики при циклическом изменении параметров модели, таких, как продуктивность ресурса, радиуса нелокального взаимодействия и др.

## **ПРОБЛЕМА СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ЭКОСИСТЕМ ПОПУЛЯЦИОННОГО И МАСС ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДОВ**

Белотелов Н.В.

*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына ФИЦ "Информатика и управление" РАН,  
Москва, Россия.*

[belotel@mail.ru](mailto:belotel@mail.ru)

**Аннотация:** В работе обсуждается проблема совместного использования при моделировании экосистем популяционного и масс энергетического подходов. На примере трех задач: моделирование динамики растительности при изменении климата; моделирование связи между численностью вида и метаболизмом особи; моделирование подвижности популяции, обсуждается проблема математического описания экологических объектов. Центральными являются вопросы: - достаточно ли для описания экологических систем типичных переменных - численности популяций, число видов, концентрации биогенных элементов, а также возможно ли их совместное измерение.

Если взглянуть на историю развития математических моделей в экологии то, можно обратить внимание, что сами модели теснейшим образом связаны с историей развития экологических представлений. Термин экология был введен Э.Геккелем в 1869 г. «Экология – наука, изучающая взаимодействие организмов с окружающей средой». Целью введения такой науки по мнению Геккеля было развитие эволюционного учения Дарвина. В настоящее время эволюционный аспект отошел на второй план, а на первый вышел вопрос прогнозирования и изучения трансформации экосистем при антропогенных воздействиях.

В экологии можно выделить два подхода к описанию экосистем. Первый – массэнергетический, связан с представлением о круговороте биогенных элементов, который организуют живые системы взаимодействующие с абиотическим окружением, используя энергию Солнца. Н.В.Тимофеев-Ресовский писал: «Происходит огромный, вечный, постоянно работающий биологический круговорот в биосфере, целый ряд веществ. Целый ряд форм энергии постоянно циркулируют в этом большом круговороте биосферы». Второй – популяционный, основными переменными, используемыми при таком описании, являются концентрации или численности популяций. «Экология – научное познание взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов»

Под моделью мы понимаем формальное представление, взаимосвязей между измеримыми понятиями. Целями, создания экологических моделей, являются: объяснение наблюдаемых эффектов (колебания численности, популяционные волны и т.п.); прогнозирование состояния экосистем; формализация, имеющихся представлений (инструмент междисциплинарных исследований). В последнем случае модели позволяют по-новому взглянуть на изучаемые экологические объекты. На их основе создаются системы понятий, в которых обсуждаются исследуемые явления. «Под системой понятий, мы имеем в виду просто - на просто однозначное логическое отображение соотношений между опытными данными» (Бор, 1971).

Целью настоящей статьи является попытка обсудить некоторые нерешенные проблемы математического описания экологических объектов. Центральными являются вопросы: - достаточно ли для описания экологических систем типичных переменных - численности популяций, число видов, концентрации биогенных элементов, а также возможно ли их совместное измерение.

Массэнергетическое описание возникло вследствие развития геохимии, что позволило в начале 20-го века осознать, что живые системы, взаимодействуя друг с другом и окружающими абиотическими факторами, организуют круговороты биогенных элементов и являются важнейшим фактором геохимической эволюции Земли. На основании этого взгляда на функционирования экологических систем появились такие базовые понятия, как трофические цепи, продуктивность и другие, описание которых в рамках математических

моделей и в настоящее время является основой для описания и прогноза поведения экологических объектов. Пионером развития математических моделей такого типа является В.А.Костицын (Костицын, 1984).

Как правило, в этих математических моделях выделяют переменные, описывающие продукционные процессы, потоки биогенных элементов, процессы синтеза и деструкции органического вещества. Для описания динамики переменных широко используют либо аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений, либо разностных уравнений, которые привязываются к пространственной сетке (если модель учитывает пространственную компоненту).

Помимо количественных – биофизических переменных в модели явно или скрыто учитываются эмпирические, феноменологические закономерности функционирования определенных элементов экосистемы, которые формулируют специалисты – биологи. Такого рода зависимости носят скорее качественный, нежели количественный характер, и, поэтому формализуются либо в виде продукционных правил, либо в виде определенных ограничений на количественные переменные. (Алексеев и др., 1992).

Примером такого типа моделей может являться модель круговорота углерода на суше, которая в различных модификациях используется в качестве подблока в глобальных моделях для оценки изменения климата

Другим способом описания экологических объектов является популяционное описание. В основе популяционного подхода лежит свойство живых систем образовывать популяции, то есть объекты, состоящие из особей, обитающих на определенном ареале, производящие другие особи и живущие конечное время. Такое описание живых систем лежит в основе широкого класса математических моделей, родоначальниками которого являются В.Вольтерра и А.Лотка (Свирижев, Логофет, 1978). Это так называемые вольтеровские модели. Основным естественнонаучным результатом этого подхода на наш взгляд является иллюстрация того факта, что сложные динамические режимы численности популяции (колебания и вспышки численности) могут объясняться межвидовыми или внутривидовыми взаимодействиями.

Важной особенностью современного этапа развития теории и практики математического моделирования в экологии является осознание того факта, что математические модели сложных систем, построенные на основании интегрирования большого количества уравнений и переменных, не приводят к ожидаемым удовлетворительным результатам прогнозирования. Поэтому актуальной задачей математического моделирования в экологии является разработка и построение иерархии взаимосвязанных моделей.

Другая проблема использования математических моделей экологических систем заключается в том, что точность экологического прогнозирования существенным образом зависит от возможности корректной идентификации модели. А точность, с которой измеряются на практике собственно экологических параметров оставляет желать лучшего.

Современные подходы к моделированию экологических объектов исходят из предположения, что все рассматриваемые фазовые переменные и параметры могут быть в принципе измерены. В этом модельеры следуют традиции классической физики, «предполагая, что всегда можно «подсмотреть» явление, не вмешиваясь в него и не влияя на него...

Пренебрежение этим обстоятельством представляет собой абстракцию, которую можно назвать абсолютизацией физического процесса. Если ее принять, то становится возможным рассмотрение физических процессов как происходящих самих по себе, вне зависимости от того, существует ли принципиальная возможность их наблюдения.» (Фок, 2007).

Далее мы обсудим три задачи, на примере которых постараемся показать невозможность одновременного измерения некоторых экологических переменных.

## 1. Моделирование изменения растительности при изменении климата.

Считается, что при изменении климата в первую очередь изменяться продукционные процессы и процессы деструкции, что приведет к изменению в динамике биогенных элементов прежде всего углерода.

Модели, описывающие круговороты биогенных элементов являются динамическими балансовыми структурами блочного типа. Это связано с тем, что существо многих реальных процессов заключается в накоплении и расходе вещества и энергии в отдельных естественно выделяемых компартментах, и их перетоками из одного компартмента в другой. Также блочная структура моделей связана с необходимостью описания взаимодействия процессов различной природы (физических, физико-химических, биологических, экологических) и обладающих самыми различными временными масштабами.

Примерами развитых имитационных моделей могут служить глобальные модели биосферных процессов (Моисеев и др., 1985). Отметим, что в них явно нет видового (популяционного) описания. Это затрудняет проведение их верификации и идентификации. Более того, при использовании системы балансовых уравнений необходимо учитывать точность измерения начальных данных и регрессий, описывающих функциональные зависимости.

В работах (Belotelov et al, 1993,1996) был предложен биоклиматический динамический подход, в котором для описания связи между климатом и растительностью используют "биоклиматический индекс" или "биоклиматическая схема". Под биоклиматическим индексом понимается комбинация климатических параметров (например, таких как радиация, температура, осадки), с которыми сопоставляется та или иная характеристика растительности. Формальным образом биоклиматический индекс может быть представлен отображением  $G$  множества климатических параметров  $\{K\}$  на множество параметров растительного покрова  $\{B\}$ .  $G: \{K \rightarrow B\}$

Элементами множества климатических параметров  $\{K\}$  часто являются среднегодовая температура, количество осадков за период вегетации и др. Элементами множества  $\{B\}$  в разных биоклиматических схемах являются такие характеристики растительности как продуктивность, количество биомассы и мортмассы растительных сообществ и т.п. В качестве примера может быть взята классификация Холдриджа.

Биоклиматические схемы характеризуют равновесное распределение растительных биомов в условиях установившегося климата. В реальных же приложениях возникает задача оценки передвижения границ растительных зон в условиях динамически меняющегося климата. В настоящее время прогнозные оценки изменения климата в основном относятся к предсказаниям нового равновесного состояния для удвоенной концентрации  $CO_2$  в атмосфере. При получении таких прогнозов в первую очередь используются два источника: палеоаналоги предполагаемого состояния и модели общей циркуляции атмосферы. Так, в (Smith, et al, 1992) приведены результаты расчетов, соответствующих четырем различным сценариям климатических изменений, полученных на различных "равновесных" сценариях климата. Однако во всех работах такого рода не учитывается, что прогнозируемое время удвоения  $CO_2$  существенно меньше характерных времен трансформации растительных зон. Поэтому остается неясным, к какому моменту относятся результаты прогнозов: если ко временам получения климатического сценария, то растительные зоны не успеют прийти в прогнозируемое равновесное положение. Если же результаты этих работ отнести к временам, когда растительные зоны достигнут нового равновесного состояния, то необходимо принять дополнительное предположение о том, что после достижения состояния, определенного сценарием, климат далее не меняется.

Нами была разработана модель (Belotelov et al, 1996), в которой на основе биоклиматической схемы решается задача оценки динамики растительных биомов. Предполагая, что в первом приближении характер связи климат - растительность сохраняется и при неравновесных изменениях, биоклиматическая схема была дополнена процедурой, описывающей переход от одного типа растительности к другому. В процедуре учитывалось время, затрачиваемое на переходные процессы между, выделенными в нашей агрегации растительности, типами, которые определялись экспертами.

Попытка определения взаимосвязи подходов, описанных выше оказалась неудачной, поскольку требует анализа разномасштабной по времени и пространству биологической информации, которой не располагают биологи. Но, по-видимому такой анализ в классическом плане, предполагающим возможность совместного измерения значений разномасштабных переменных в принципе не возможен. Совмещение подходов требует неклассического способа описания.

## **2.Связь между численностью вида и метаболизмом особи.**

Рассмотрим другую задачу – определение (моделирование) связи между численностью вида и метаболизмом особи, опираясь на анализ распределения деструкции и продукции по размерам организмам, выполненных в работах В.Г.Горшкова (Горшков, 1995, Makarieva, 2004). Будем опираться на следующие эмпирические факты. Во-первых, замкнутость круговоротов накапливаемых в экосистемах веществ обладает биологической стабильностью, которая обеспечивается конкурентным взаимодействием локальных экосистем, имеющих конечные размеры. Поэтому любой большой регион однородной растительности образует сообщество конкурирующих и нескоррелированных между собой локальных экосистем. И, во-вторых, растительные организмы различных видов занимают практически неперекрывающиеся ниши. Поэтому потребление различных видов является нескоррелированным.

Для понимания принципов организации экологических сообществ важным является вопрос о связи скорости метаболизма особей вида  $q$  с удельной численностью (плотностью) вида  $n$ .

Устойчивость экологических сообществ может быть охарактеризована минимальностью флуктуаций доступных запасов органических и неорганических веществ. Эти флуктуации возникают вследствие рассогласования во времени процессов синтеза и деструкции, организуемые различными видами (организмами), имеющими различные характерные размеры особей. Возникающие дефициты (рассогласования) могут приводить к разрушению локальных экосистем. Естественно предположить, что в процессе эволюции происходила минимизация таких флуктуаций, и это положение может считаться важным принципом организации локальных экосистем. Исходя из этого положения в работе (Makarieva, 2004) показано, что численность вида, удовлетворяющая вышесказанному принципу, связана со средним размером особи вида  $L$  и средним метаболизмом особи  $q$

следующим выражением  $n \propto \frac{1}{LF}$ . Обсудим это результат с позиции математического моделирования. Полученное соотношение носит статистический характер, причем при получении ее авторы не конкретизируют характерное время усреднения. Оно не связано с типами взаимодействия между популяциями и не может претендовать на объяснение таких явлений, как колебания численности или пространственные волны. Тем не менее, ясно, что, если мы хотим рассматривать динамические процессы, происходящие в природе, нам надо вводить в качестве модельной характеристики размерный спектр потребления первичной продукции различными популяциями, входящими в экосистему. Последнее предполагает

введение в модель не только численности видов, но и доли потребляемой первичной продукции.

### 3. Миграционные и демографические процессы. (Белотелов, Лобанов, 1997)

Миграции являются частным случаем адаптивного изменения поведения организма при изменившихся условиях сред, в частности при повышении плотности популяции

Миграционные процессы характеризуются радиусом индивидуальной активности особей, который представляет характерный размер индивидуальной кормовой площадки. Рассмотрим энергетический баланс особи. При этом мы не будем учитывать смертность и рождаемость, а также траты энергии на заботу о потомстве. Метаболическая мощность передвигающегося организма  $q$  связана с основным обменом  $q_0$  следующим образом:

$$q = (A(u) + 1) \cdot q_0 \text{ где } u - \text{средняя скорость передвижения особи.}$$

Обозначим через  $R$  – радиус индивидуальной активности, то есть характерный линейный размер индивидуальной кормовой территории. Введем характерные времена  $\tau_R$  – время восстановления ресурса и  $\tau_S$  – время обхода особью своей кормовой территории. Тогда, оценив площадь кормовой территории особи, используя калорийность ресурса и скорость его восстановления, а также исходя из баланса между потребленным ресурсом, и затратами на перемещение и основным метаболизмом особи, в работе (Белотелов, Лобанов, 1997) было получено соотношение, оценивающее влияние разброса в размерах взрослых особей на разброс в размерах кормовых площадок и средних скоростях перемещения  $\theta(L) \cdot L \cdot \delta L = \delta u \cdot \delta R$

Это соотношение можно трактовать как соотношение неопределенности для популяции. Физический смысл ее заключается в следующем. Разброс в размерах (массах) взрослых особей в пределах одного вида (более того, одной популяции) приводит либо к разбросу в радиусах индивидуальной активности, либо в средних скоростях перемещения по ареалу. Этот разброс тем больше, чем больше размерный класс животного  $L$  и вариации размера  $\delta L$ . Для конкретной особи радиус ее индивидуальной активности или среднюю скорость возможно определить не точнее, чем позволяет приведенное выше соотношение.

### Заключение.

Из вышеприведенных примеров можно сделать вывод, что возможно целесообразно при описании живых систем заимствовать «математические образы», возникшие в процессе описания микрофизических объектов. Поскольку, как было показано выше, принципиальные совместные измерения общепринятых в настоящее время базовых экологических переменных (численность, концентрации биогенных элементов, количество видов) имеет ограниченную совместную измеримость.

«Всякая экспериментальная установка, которая позволила бы контролировать такие (биологические) отправления с той же степенью точностью, какая требуется для четкого их описания на языке физики, будет препятствовать свободному течению жизни» (Бор, 1971).

*Работа выполнена при поддержке РНФ (грант 14-14-00956 П)*

### Литература

- Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. - Санкт-Петербург, Гидрометеоиздат, 1992, 366 с.  
Белотелов Н.,В., Лобанов А.И. Популяционные модели с нелинейной диффузией // Математическое моделирование, т.9, № 12,1997, с. 44-56.  
Бор Н. Единство знаний Избранные научные труды. . – М., Наука Т.2., 1971, 481-497с.  
Вольтера В. Математическая теория борьбы за существование. – М., Наука, 1976, 286 с.



- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. . – М., ВИНТИ, 1995, 377 с.
- Кириленко А.П., Белотелов Н.В., Богатырев Б.Г. Моделирование сдвига растительных зон с учетом климатической нестабильности. // ДАН РАН, 338(1), 1994, с.116-118
- Костицын В.А. Эволюция атмосферы. Биосферы и климата. – М., Наука,,1984, 96 с.
- Моисеев Н.Н., Александров В.В, Тарко А.М. Человек и биосфера. . – М., Наука,1985, 270 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М., Наука,1978, 352 с.
- Фок В.А. Начала квантовой механики. –М.: Изд-во ЛКИ, 2007 , 375 с.
- Belotelov N.V., Bogatyrev B.G., Kirilenko A.P., Venevsky S.V. Modeling of Time-Dependent Biome Shifts Under Global Climate Changes. // Ecological Modelling. 87, 1996, p.29-40
- Belotelov N.V., Bogatyrev B.G., Kirilenko A.P., Venevsky S.V. // Bioclimatic Indices Used to Estimate Vegetation Pattern Transformation, STEP Inter. 3(3), 1993, 13, p.251-253
- Makrieva A.M., Gorshkov V.G., Bai-Lian Li. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. //Ecological Complexity, 1(2004), p.139-175.
- Smith T/M., Shugart H.H., Bonan G.B., Smith J.B. Modeling the Potential Response of Vegetation to Global Climate Change. //Adv.Ecol.Res. 22, 1992, p.93-116

## ГРАНИЦЫ НОРМЫ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ЛАБОРАТОРНЫМИ АЛЬГОЦЕНОЗАМИ

Бобырев П.А., Фурсова П.В., Рисник Д.В., Воронова Е.Н., Погосян С.И.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия  
[fursova@biophys.msu.ru](mailto:fursova@biophys.msu.ru)

**Аннотация:** На лабораторных данных апробирован метод локальных экологических норм (ЛЭН), позволяющий оценить состояние экосистемы в условиях одновременного воздействия множества факторов среды. Проведены эксперименты с культурами водорослей и цианобактерий в контролируемых условиях воздействия трех химических агентов в диапазоне качества среды от нормы до очевидного неблагополучия. Анализ результатов позволил констатировать работоспособность метода ЛЭН и подобрать оптимальные параметры его работы.

### 1. Введение

Для оценки воздействия на экосистему тех или иных факторов широко используют биоиндикацию – метод оценки качества природной среды по состоянию ее биоты. Традиционными показателями, играющими индикационную роль в исследованиях водоемов, являются видовой состав, численности, биомассы, сапробности видов-индикаторов и многие другие. Гидробиологические методы, основанные на таких показателях, имеют ряд недостатков, в связи с чем предприняты попытки поиска альтернативных подходов. Одним из таких подходов можно считать комплекс биофизических методов, основанных на интерпретации показателей флуоресценции хлорофилла зеленых растений. В настоящее время эти методы получают все более широкое распространение в прикладных исследованиях, связанных с оценкой состояния экосистем и определением пороговых уровней неблагоприятных воздействий различной природы. Однако, несмотря на возможность использования индикаторов с высокой биоиндикационной способностью, сохраняется проблема установления численных границ нормы (разделяющих норму и отклонение от нормы) для индикаторов.

В настоящей работе проведена апробация метода локальных экологических норм (Рисник и др., 2016) по данным экспериментов с моно- и поликультурами водорослей и цианобактерий.

### 2. Объекты и методы

Для экспериментов были выбраны культуры микроводорослей *Anabaena variabilis*, *Pleurochloris magna*, *Ankistrodesmus falcatus* и *Stichococcus bacillaris*. Клетки этих видов обладают схожими условиями оптимального роста (свет, температура, потребности в элементах питания) и, в тоже время, характеризуются морфологическими различиями, достаточными для высокой точности подсчета численности при микроскопировании. В качестве действующих токсикантов использовали медь, цинк и диурон. Концентрации токсикантов меняли в пределах от 1 до 100 ПДК для цинка и меди и до 10 ПДК для диурона.

Культивирование водорослей проводили накопительным методом на основе среды BG11, модифицированной для работы с пресноводными видами и с добавками микроэлементов (Allen, 1968).

Флуоресценцию фитопланктона измеряли на модифицированной версии флуориметра «Мега 25». Измерения спектров поглощения света суспензией водорослей проводили на портативном однолучевом спектрофотометре на базе спектрометра USB4000 (Ocean Optics).

Подсчет клеток осуществляли по фотоснимкам, обработанным специализированным программным обеспечением (программа Fiji (Schindelin et. al, 2012), базирующаяся на программном обеспечении ImageJ 1.49f). В результате получали численности и средние размеры клеток каждого вида в поликультуре, затем рассчитывали общую биомассу.

Анализ полученных экспериментальных данных проводили методом локальных экологических норм. Метод основан на компьютерном анализе взаимного распределения биологических и физико-химических характеристик, а именно на поиске таких границ норм фактора (ГНФ) и индикатора (ГНИ), чтобы благополучные значения индикатора соответствовали допустимым значениям фактора, а недопустимые значения фактора – неблагоприятным значениям индикатора. Расчеты проводили при помощи программы по установлению границ качественных классов (Гончаров и др., 2012), реализующей алгоритмы метода ЛЭН.

## 2. Результаты и обсуждение

В работе проанализировали данные по 28-ми биоиндикаторам: различные показатели флуоресценции, спектральные характеристики; численности и средние объемы клеток каждого вида; параметры ранговых распределений численностей видов в пробе; индексы выравненности; непараметрические индексы видовой разнообразия; индекс сапробности фитопланктона.

Для каждого индикатора рассчитывали границу нормы, определяли существенные факторы и их границу нормы. Оценивали полноту вклада фактора в степень неблагоприятия индикатора. Проводили сравнение биоиндикаторов по средней силе связи с факторами количеству найденных существенных факторов и их среднегеометрическому значению. Полученные данные показали, что в лабораторных условиях все три рассматриваемых фактора действовали хотя бы на один из представленных показателей флуоресценции.

Экологическое неблагоприятие при воздействии диурона регистрировали при концентрациях свыше 1.3 мг/л, что близко к минимальной из исследованных концентраций и лишь незначительно превышает ПДК. Наиболее чувствительным индикатором к действию диурона оказалась биомасса *Stichococcus bacillaris*.

Переход лабораторного альгоценоза в состояние «неблагополучия» был зарегистрирован при превышении концентрации цинка в 28.8 мг/л. При этом первым ответом клеток было изменение содержания хлорофилла «а» (индикатор D678 – коэффициент поглощения на длине волны 678 нм).

Негативное влияние меди отмечали при концентрации выше 51.8 мг/л. Показателем, для которого была установлена такая ГНФ, оказался индекс Симпсона. Хорошим сенсором загрязнения медью показал себя индикатор D678/D480 (отношение хлорофилл «а»/каротиноиды).

Данные по индикатору D678/D628, характеризующему отношение содержания хлорофилл/фикобилины, позволили предположить, что спектральное определение цианобактериального развития является более чувствительным методом диагностики воздействия химических факторов, представленных в настоящей работе, нежели гидробиологическое.

*Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 15-04-02601).*

## Литература

- Гончаров И.А., Левич А.П., Рисник Д.В. Программа установления границ качественных классов для количественных характеристик систем и установления взаимосвязи между характеристиками (Программа установления ГКК). Роспатент, № 2012616523; 2012.
- Рисник Д.В., Левич А.П., Фурсова П.В., Гончаров И.А. Алгоритм метода по расчету границ качественных классов для количественных характеристик систем и по установлению взаимосвязей между характеристиками. Часть 1. Расчеты для двух качественных классов // Компьютерные исследования и моделирование. – 2016. – Т. 8, № 1. – С. 19–36.
- Allen M.M. Simple conditions for growth of unicellular blue-green algae on plates // J. Phycol. 1968. Vol. 4. P. 1–4.

Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E., Kaynig V., Longair M., Pietzsch T., Preibisch S., Rueden C., Saalfeld S., Schmid B., Tinevez J.-Y., White D. J., Hartenstein V., Eliceiri K., Tomancak P., Cardona A. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // Nature Methods. 2012. Vol. 9. N 7. P. 676–682.

## УЧЕТ ВЛИЯНИЯ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В МОДЕЛИРОВАНИИ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ

Быховец С.С.<sup>1</sup>, Ларионова А.А.<sup>1</sup>, Евдокимов И.В.<sup>1</sup>, Квиткина А.К.<sup>1</sup>, Фролов П.В.<sup>1</sup>,  
Чертов О.Г.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино,  
Россия

[s\\_bykhovets@rambler.ru](mailto:s_bykhovets@rambler.ru)

<sup>2</sup>Бингенский технический университет, Ольденбург, Германия  
[oleg\\_chertov@hotmail.com](mailto:oleg_chertov@hotmail.com)

**Аннотация:** Решается задача уточнения учета влияния гидротермических условий на скорости минерализации и трансформации органического вещества на основе лабораторных экспериментов по разложению растительных опадов и органического вещества минеральных горизонтов почвы.

При разработке модели динамики органического вещества (OpB) почвы ROMUL (Chertov et al., 2001), зависимости скоростей минерализации и гумификации от температуры и влажности почвы первоначально были оценены на основе ограниченного объема литературных данных. Впоследствии они частично уточнялись с привлечением новых данных (Моделирование..., 2007), но задача дальнейшего уточнения остается актуальной, в частности и для новой версии модели Romul\_Hum (Komarov et al., 2017), существенно детализирующей описание роли почвенной биоты в процессах гумификации, но в части указанных коэффициентов пока использующей старые параметризации. Для одной из предыдущих версий модели ROMUL финскими коллегами был предложен альтернативный вариант функций, описывающих их зависимость от влажности (Linkosalo et al., 2013), но в этом случае указанные функции были получены на основе полевых данных по эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы, и предполагались одинаковыми для всех коэффициентов модели.

В настоящей работе для оценки указанных зависимостей использованы результаты лабораторных экспериментов А.А. Ларионовой (Larionova et al., 2007; Ларионова и др., 2013, 2017, и др.) по разложению как свежих растительных опадов, так и OpB минеральных горизонтов почв. Первый опыт интерпретации отдельных экспериментов с OpB минеральных горизонтов для оценки указанных зависимостей коэффициентов модели ROMUL описан ранее (Быховец и др., 2009), но с тех пор получено значительное количество новых экспериментальных данных.

Образцы инкубировались при различных значениях температуры (2, 12 и 22 °С) и влажности субстрата (4–5 значений в интервале от 20–30 до 150–200% ППВ), как правило, в 3-х кратной повторности, в течение одного года. Минерализация органического вещества оценивалась по эмиссии CO<sub>2</sub>, определяемой хроматографическим методом.

Полученные кумулятивные кривые эмиссии аппроксимировались функцией вида:

$$C_{Em} = 1 - a \cdot e^{-bt} - (1 - a) \cdot e^{-dt} \quad (1)$$

где  $C_{Em}$  – относительная величина эмиссии (доля минерализовавшегося углерода),  $a$ ,  $b$  и  $d$  – коэффициенты,  $t$  – время инкубации (сут.). В случае свежего опада уравнение 1 может быть представлено (Моделирование..., 2007) в виде:

$$C_{Em} = 1 - \frac{k_1 - k_2}{k_1 + k_3 - k_2} \cdot e^{-(k_1 + k_3)t} - \frac{k_3}{k_1 + k_3 - k_2} \cdot e^{-k_2 t}$$

где  $k_1$  – скорость минерализации свежего опада,  $k_3$  – скорость первичной гумификации (перехода в пул частично гумифицированного OpB),  $k_2$  – скорость минерализации частично гумифицированного OpB (все – в сут.<sup>-1</sup>). В случае же органического вещества минеральных горизонтов показатель второй («медленной») экспоненты ( $d$ ) в уравнении 1 может интерпретироваться как скорость минерализации стабильного гумуса (в терминах модели ROMUL).

Зависимость коэффициентов минерализации от температуры в рассматриваемом диапазоне ее значений, в целом, удовлетворительно описывается «традиционной» показательной функцией, причем для свежего опада – зависимость близка к используемой ранее, для гумифицированного ОрВ – зависимость выражена несколько слабее.

На новом экспериментальном материале подтверждено предположение О.Г. Чертова (1985) о слабой зависимости скорости гумификации  $k_3$  от температуры при низких ее значениях, и слабом понижении с повышением температуры (только максимальное значение отмечено при 12°C, а не в интервале 0–7°C, как предполагалось ранее; впрочем о точном положении максимума говорить преждевременно, т.к. температура рассматривалась с шагом 10°C, а зависимость, как уже отмечалось, слабо выражена).

Зависимость от влажности характеризуется ростом от низких ее значений к области оптимальных значений в диапазоне 70-100% ППВ. Переход от роста к «плато оптимума» более сглаженный и постепенный, чем это предусмотрено как ныне используемыми функциями (Моделирование..., 2007), так и функциями, предложенными Т. Линкосало с соавторами (Linkosalo et al., 2013). При дальнейшем повышении влажности снижение скоростей минерализации не столь заметно, как это предусмотрено функциями, используемыми в модели, и тем более не отмечается ее снижения до 0 при насыщении до полной влагоемкости, предлагаемого в ряде работ (Смагин и др., 2001; Linkosalo et al., 2013). Впрочем, это может объясняться особенностями эксперимента (из-за малого объема образцов, в сочетании с их периодическим проветриванием, даже при полном насыщении водой в них не возникают анаэробные условия, являющиеся в этом случае главной причиной замедления минерализации). Поэтому, вопрос об уточнении коэффициентов модели в условиях переувлажнения требует дальнейшего изучения.

Полученные результаты позволили верифицировать и в отдельных случаях уточнить зависимости коэффициентов модели ROMUL от температуры и влажности почвы.

## Литература

- Быховец С.С., Ларионова А.А., Мильхеев Е.Ю. Параметризация зависимости интенсивности минерализации органического вещества почв от гидротермических условий // Математическое моделирование в экологии: Материалы Национальной конференции с международным участием. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2009. С. 47–48.
- Ларионова А.А., Квиткина А.К., Евдокимов И.В., Быховец С.С., Стулин А.Ф. Влияние температуры на интенсивность разложения лабильного и устойчивого органического вещества агрочернозема // Почвоведение. 2013. № 7. С. 803–812.
- Ларионова А.А., Мальцева А.Н., Лопес де Гереню В.О., Квиткина А.К., Быховец С.С., Золотарева Б.Н., Кудеяров В.Н. Влияние температуры и влажности на минерализацию и гумификацию листовного опада в модельном инкубационном эксперименте // Почвоведение. 2017. № 4, с. 438–448.
- Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Отв. ред. В.Н. Кудеяров. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М., Хайдапова Д.Д., Губер А.К. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: Изд. МГУ. 2001. 120 с.
- Чертов О.Г. Имитационная модель минерализации и гумификации лесного опада и подстилки // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46. № 6. С. 794–804.
- Chertov O.G. Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // Ecological Modelling. 2001. V. 138. № 1–3. P. 289–308.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E. Romul\_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 113–124.
- Larionova A.A., Yevdokimov I.V., Bykhovets S.S. Temperature response of soil respiration is dependent on readily decomposable C // Biogeosciences. 2007. V. 4. № 6. P. 1073–1081.
- Linkosalo T., Kolari P., Pumpanen J. New decomposition rate functions based on volumetric soil water content for the ROMUL soil organic matter dynamics model // Ecological Modelling. 2013. V. 263. P. 109–118.

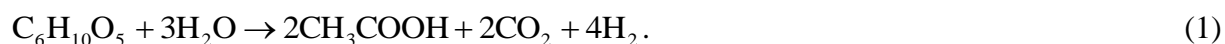
## МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПУТЕЙ ПРОЦЕССОВ ОБРАЗОВАНИЯ И ОКИСЛЕНИЯ МЕТАНА

Вавилин В.А.

*Институт водных проблем РАН, 119333 Москва, Россия*  
[vavilin@iwp.ru](mailto:vavilin@iwp.ru)

**Аннотация:** Динамика фракционирования стабильных изотопов является следствием динамики химических и биологических процессов. Исследованные процессы включали образование метана и его аэробное и анаэробное окисление. Математическое моделирование показало, что динамика перераспределения стабильных изотопов в ходе исследованных химико-биологических процессов позволяет уточнить метаболический путь превращения субстрата и определить соответствующие кинетические параметры.

Метан является вторым наиболее важным парниковым газом, концентрация которого значительно увеличивается в результате деятельности человека, способствуя глобальному потеплению. Основным продуктом ферментативного разложения целлюлозы являются моносахариды, которые в дальнейшем трансформируются в летучие жирные кислоты (ЛЖК), такие как ацетат, водород ( $H_2$ ) и диоксид углерода ( $CO_2$ ):



Основными субстратами для метаногенных микроорганизмов являются ацетат и водород/ диоксид углерода, соответственно:



Традиционно считается (Conrad, 2005), что вклад ацетокластического метаногенеза составляет около 70% общей продукции метана. Однако относительный вклад различных ацетокластических и гидрогенотрофных метаногенных микроорганизмов в образование метана может определяться факторами окружающей среды и составом микроорганизмов. Так, доминирующим механизмом метанообразования может быть процесс, при котором ацетат предварительно окисляется до  $H_2$  и  $H_2CO_3$ :



Эта реакция, осуществляемая ацетат-окисляющими микроорганизмами, происходит синтрофно с водородотрофными метаногенами, трансформирующими  $H_2$  и  $H_2CO_3$  в  $CH_4$ .

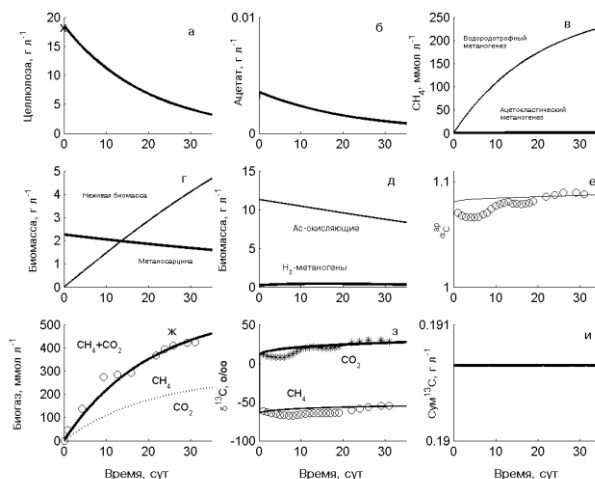


Рисунок 1 – Превращение целлюлозы в метан при высокой концентрации биомассы ацетат-окисляющих бактерий. Экспериментальные данные (Laukenmann et al., 2010), кривые: математическая модель (Vavilin, Rytov, 2017)

Количественное описание микробного окисления метана является существенным для оценки цикла метана в биосфере и понимания роли метана в глобальном потеплении. Если не рассматривать процесс фракционирования изотопов в ходе микробиологического окисления метана, отношения изотопов  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в газовой и жидкой фазах будут сильно отличаться, что противоречит экспериментальным данным (Knox et al., 1992). Учет фракционирования изотопов углерода в ходе микробиологического окисления метана позволяет получить одинаковые отношения изотопов  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в газовой и жидкой фазах. Кроме того, моделирование, как и экспериментальные данные, показали, что величина факторов фракционирования  $\alpha_c$  и  $\alpha_H$  зависит как от вида метанотрофных бактерий, так и от содержания меди в растворе, влияющей на скорость ферментативных процессов. Таким образом, фракционирование изотопов углерода и водорода происходит именно в процессе микробного окисления растворенного метана.

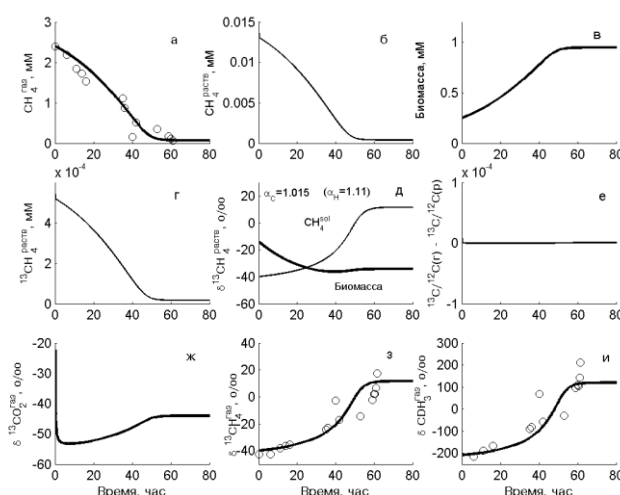


Рисунок 2 – Рибулезно-монофосфатный путь окисления метана (*Methylocaldium gracile*). Символы: эксперимент (Feisthauer et al., 2011); кривые: математическая модель (Vavilin et al., 2016).

Работа поддержана Российским Научным Фондом (проект № 17-17-01204).



## Литература

- Conrad R. Quantification of methanogenic pathways using stable carbon isotopic signatures: a review and a proposal. // *Organ. Geochem.* 2005. V. 36. P. 739–752.
- Feisthauer S., Vogt C., Modrzynski J., Szlenkier M., Krüger M., Siegert M., Richnow H.H. Different types of methane monoxygenases produce similar carbon and hydrogen isotope fractionation patterns during methane oxidation. // *Geochim. Cosmochim. Acta* 2011. V. 75. P. 1173-1184.
- Кнох М., Quay P.D., Wilbur D. J. Kinetic isotopic fractionation during air-water gas transfer of O<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, and H<sub>2</sub>. // *J. Geophys. Res.* 1992. V. 97. P. 20335-20343.
- Laukenmann S., Polag D., Heuwinkel H., Creule M., Gronauer A., Lelievre J., Keppler F. Identification of methanogenic pathway in anaerobic digesters using stable carbon isotopes // *Eng. Life Sci.* 2010. V. 10. P. 1-6.
- Vavilin V.A., Rytov S.V., Shim N., Vogt C. Non-linear dynamics of stable carbon and hydrogen isotope signatures based on a biological kinetic model of aerobic enzymatic methane oxidation // *IEHS* 2016. V. 52, P. 185-202.
- Vavilin V.A., Rytov S.V. Dynamic changes of apparent fractionation factor to describe transition to syntrophic acetate oxidation during cellulose and acetate methanization // *IEHS* 2017. V. 53, 135-156.

## УЧЕТ НЕЛИНЕЙНЫХ ЭФФЕКТОВ В МОДЕЛИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ

Васильева Н. А.<sup>1</sup>, Владимиров А. А.<sup>1,3</sup>, Винтер А. М.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия*  
[nadezda.vasilyeva@gmail.com](mailto:nadezda.vasilyeva@gmail.com)

<sup>2</sup>*Университет Осло, Центр экологического и эволюционного синтеза, Осло, Норвегия*  
[a.m.winter@ibv.uio.no](mailto:a.m.winter@ibv.uio.no)

<sup>3</sup>*Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия*  
[artem.a.vladimirov@gmail.com](mailto:artem.a.vladimirov@gmail.com)

**Аннотация:** Предложено развитие модели возрастной структуры атлантической трески с учетом нелинейных эффектов замедления воспроизводства при низкой плотности популяции (эффект Олли) и увеличения смертности при большой плотности (конкуренция за ресурсы). Модель параметризована на исторических данных и используется для оценки рисков критического падения популяции при промышленном рыболовстве.

### 1. Введение

Модели возрастной структуры популяции широко используются для оценки запасов и определения квот на вылов различных промысловых рыб, в частности, атлантической трески (*Gadus morhua*), некоторые популяции которой претерпевали резкие падения биомассы (коллапс у берегов Канады 92 года) (Shelton et al, 2006). Даже полный запрет на вылов рыбы не всегда приводит к восстановлению ее биомассы. Интерес представляет разработка механистической модели популяции атлантической трески по данным многочисленных официальных экспериментальных оценок ее параметров, учитывающая возможные нелинейные эффекты ее поведения для дальнейшего изучения и возможности разработки методологии раннего обнаружения признаков изменения режима функционирования рыбной популяции и своевременного изменения промышленной нагрузки.

### 2. Формулировка модели

Состояние популяции в модели в данном году  $y$  описывается количеством особей  $N(y, a)$  всех возрастов  $a \in [1, A]$ , где  $A$  – максимальный возраст рыбы в модели. Масса рыбы, способной давать потомство, дается уравнением:  $SSB(y) = \sum_2^A N(y, a)P(a)W(y, a)$ , где  $P(a)$  – доля особей, дающих потомство и  $W(y, a)$  – масса одной особи. Количество потомства в данном году является функцией от  $SSB$  прошлого года  $N(y, 1) = R(SSB(y-1))$ . В данной работе мы предлагаем использовать функцию вида аналитического решения логистического дифференциального уравнения

$$R(SSB) = \frac{L}{1 + e^{-k(SSB - SSB_0)}} \quad (1)$$

характерного для динамики выживания мальков в среде с ограниченной емкостью  $L$ , где  $k$  и  $SSB_0$  – параметры степени Олли-эффекта (при малых плотностях популяции), которая в отличие от традиционно применяемых, является механистической, лучше описывает экспериментальные данные  $R(SSB)$  и позволяет получить два устойчивых состояния, обсуждавшихся ранее в (Liermann, Hilborn, 2001). Количество особей, выживших в данном году для всех возрастов дается уравнением:

$$\forall a \in [2, A] N(y, a) = N(y-1, a-1)e^{-F(y-1, a-1) - M(y-1, a-1)},$$

в котором мы модифицируем естественную смертность, добавляя зависимость от плотности популяции

$$M'(y, a) = M(a) + \ln(1 - TB(y) / TB_{\max})^{-1} - \ln 1.1, \quad (2)$$

где  $TB_{\max}$  – емкость экологической ниши,  $TB(y) = \sum_1^A N(y, a)W(y, a)$  – общая биомасса рыбы,

$M(a)$  – средняя смертность особей возраста  $a$  за период наблюдений,  $F(y, a)$  – вероятность вылова. Неизвестные параметры модели  $TB_{\max}$ ,  $L$ ,  $k$  и  $SSB_0$ , определяются из условия минимального отклонения вычисленного  $SSB(y)$  от исторических данных

$$q = \sum_{y=1}^{\max_y} |\log(SSB_{fit}(y)) - \log(SSB_{data}(y))| \quad (\text{рисунок 1а}).$$

Значения  $F(y, a)$  и  $W(y, a)$  в исторический период известны и используются для параметризации модели. При построении прогноза  $F(y, a)$  определяется выбранной стратегией вылова, а  $W(y, a)$  – алгоритмом случайного блуждания с параметрами полученными из исторических данных.

### 3. Результаты и обсуждение

Олли-эффект в новой функции пополнения (уравнение 1) и нелинейная смертность (уравнение 2) позволяют хорошо описать исторические данные и моделировать возможные коллапсы и восстановления (рисунке 1а). На рисунке 1б приведена фазовая диаграмма демографического роста популяции полученная из временной серии симуляции модели с коррелированным случайным блужданием вылова, на которой цветом показаны характерные участки: коллапс (красный), восстановление (зеленый), устойчивое состояние при малой плотности популяции (малиновый), снижение популяции без коллапса (желтый), рост после снижения (синий).

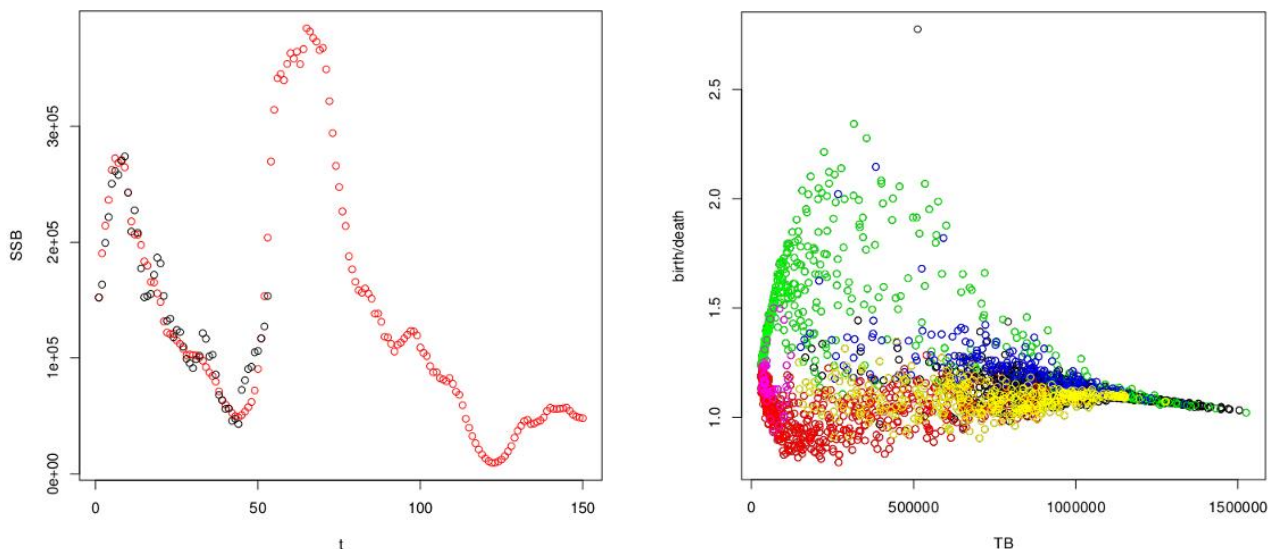


Рисунок 1 – а) (слева) Динамика нерестящейся биомассы (SSB), исторические данные (черный), модель (красный); б) (справа) динамическая демографическая фазовая диаграмма рождение/смертность популяции от общей биомассы рыб (TB)

*Работа выполнена при поддержке фонда NordForsk в рамках проекта нордик-российского сотрудничества TerMARisk № 81513.*

### Литература

- Shelton P.A., Sinclair A.F., Chouinard G.A., Mohn R. and Duplisea D.E. Fishing under low productivity conditions is further delaying recovery of Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 2006. Vol. 63, Issue 2, pp. 235-238.
- Liermann M., Hilborn. Depensation: evidence, models and implications // FISH and FISHERIES, John Wiley & Sons, Inc. 2001. Vol. 2. Issue 1, pp. 33-58.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПОЧВЫ ДЛЯ СИСТЕМЫ РАННЕГО ОБНАРУЖЕНИЯ ПРИЗНАКОВ СМЕНЫ РЕЖИМА ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА (ОВ)

Васильева Н.А.<sup>1</sup>, Васильев Т.А.<sup>1,2</sup>, Владимиров А.А.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>*Почвенный институт им.В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия*  
[nadezda.vasilyeva@gmail.com](mailto:nadezda.vasilyeva@gmail.com)

<sup>2</sup>*Сколковский институт науки и технологий, Москва, Россия*  
[tarasvasiliev44@gmail.com](mailto:tarasvasiliev44@gmail.com)

<sup>3</sup>*Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия*  
[artem.a.vladimirov@gmail.com](mailto:artem.a.vladimirov@gmail.com)

**Аннотация:** Предложен подход для мониторинга трансформации качества ОВ через последовательное моделирование таких физических свойств почвы как плотность, основная гидрофизическая характеристика и потенциал разуплотнения почвы. В настоящем подходе анализ динамики неявно введенной в модель зависимости физических свойств от качества ОВ может позволить понять направление процессов его трансформации.

### 1. Введение

В агроэкосистемах состояние и направленность процессов зависит не только от климата, но и даже в большей степени, от антропогенной нагрузки на плодородие почвы (меняющей продукционный процесс). При этом физические и химические показатели не взаимообусловлены микробоценозом, они изменяются быстрее, чем в естественной среде (рыхление и давление от многочисленных проходов техники, орошение, внесение химических удобрений и мелиорантов). В этом случае микробоценоз уже не является двигателем процессов, а скорее приспособляется к быстроменяющимся условиям. Таким образом, в с/х случае для моделирования интегральных почвенных характеристик недостаточно информации о начальном состоянии почвы, а дополнительно требуется мониторинг изменений физических и химических показателей, претерпевающих быструю вынужденную динамику. Если такие показатели как температура, объемная влажность, электропроводность, твердость почвы и погодные условия легко получить посредством мобильных сенсоров, то для возможности мониторинга других более сложных показателей, таких как плотность почвы, удельная поверхность, ОГХ, влагопроводящие свойства и содержание различных веществ, нужны математические модели регрессионного типа (экспресс-методы измерения) с использованием данных сенсоров, других просто определяемых динамических свойств (НВ, ПВ, воздухопроницаемость, реологические пределы) и стабильных (или меняющихся редко в результате периодических воздействий) свойств почвы (таких как элемент рельефа, плотность твердой фазы, гранулометрический состав, валовые содержания элементов). Например, фотометрическое определение гидрофобности и степени ароматичности или гумификации ОВ с калибровкой по ИК-спектрам соответствующих хроматографических фракций. В целом, динамика физико-химических свойств почвы может служить показателем скорости и направленности процессов изменяющих факторы плодородия при текущей системе земледелия. Например, разложение ОВ изменяет сорбционные свойства поверхности органико-минеральных почвенных частиц, которые определяют буферную емкость питательных элементов и скорость их высвобождения, каталитическую активность ферментов и экологический защитный потенциал в отношении токсичных веществ. Поэтому, моделирование динамики свойств поверхности почвенных частиц, изотермы сорбции, почвенной ОГХ, может позволить понять направление процессов трансформации ОВ (приближение к критической точке начала деградации или его восстановление), направление изменений в водоудерживающей способности, водопроницаемости и водопрочности агрегатной

структуры – важнейших свойствах, обеспечивающих оптимальную плотность и воздухоносную пористость для развития корней. Эти факторы являются факторами плодородия и их динамика очень информативна. Моделирование зависящей от них, в свою очередь, динамики почвенного дыхания, как связующего разные блоки системы процесса, позволяет получать временные серии с различными сценариями климатического, погодного и антропогенного воздействия для разработки системы раннего обнаружения признаков смены режимов функционирования всей экосистемы.

## **2. Моделирование потенциала разуплотнения для оценки изменения качества ОВ**

Динамика плотности является одним из критических факторов состояния (плодородия, продуктивности, устойчивости). Мы предлагаем подход для получения информации об изменении качества ОВ внутри физических фракций через мониторинг такой интегральной характеристики физико-химических свойств почвы как потенциал разуплотнения (ПР). В частности, мы предлагаем модель ПР с использованием мониторинговых данных физических свойств почвы. Разработка модели включает: i) моделирование плотности почвы как функции профилей температуры, влажности, сопротивления пенетрации (твердости), воздухопроницаемости и водоустойчивости, а также общего содержания органического углерода (измеряемого по плану агрохимического обследования в хозяйствах каждые 3-5 лет). Для разработки модели решается обратная задача теплопроводности для пористой многослойной среды с периодическими граничными условиями, с дальнейшим выявлением корреляций между полученным профилем коэффициентов температуропроводности с плотностью почвы и вышеперечисленными свойствами; ii) моделирования основной гидрофизической характеристики (ОГХ) как функции плотности, удельной поверхности и кинетики иссушения почвы при нагревании с параметризацией прямыми измерениями ОГХ почвы методами тензиометров и сорбции паров воды. ОГХ само по себе имеет прямое применение для расчета запасов продуктивной влаги и перераспределения влаги в почве; iii) далее, моделирование ПР как функции ОГХ с параметризацией по кинетике набухания-усадки почвы. Таким образом, получаемая модель ПР неявно содержит качество ОВ в своих коэффициентах корреляции ОГХ с водоустойчивостью структуры, удельной поверхностью, кинетикой иссушения и набухания-усадки. Сравнение величин ПР с типовым диапазоном для конкретного типа почвы может давать сигнал об изменении физического состояния – о приближении состояния критического уплотнения почвы. Характерное время разуплотнения является информативным параметром мониторинга и может служить для оценки необходимой длины/структуры севооборота, чтобы не допустить критического уплотнения почвы. С другой стороны сравнение моделируемого ПР с прямым его вычислением по результату кинетики набухания-усадки в случае их расхождения (т.е. необходимости перепараметризации модели ОГХ) дает информацию об изменении коэффициентов, отвечающих за качество ОВ и их динамику. Для разработки данного подхода мониторинга трансформации качества ОВ мы использовали серии данных по профилям температуры, влажности, водопроницаемости, плотности и многие другие свойства таких контрастных вариантов почв как целинный чернозем и чернозем многолетнего эксперимента бессменного чистого пара (с 1947, в качестве экстремального варианта деградации почвенных свойств в результате антропогенной нагрузки) в Центральном-Чернозёмном государственном природном биосферном заповеднике имени В. В. Алёхина.

*Работа выполнена при поддержке фонда NordForsk в рамках проекта нордик-российского сотрудничества TerMARisk № 81513.*

## МОДЕЛИРОВАНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА НА ОСНОВЕ МИКРОПРОЦЕССОВ В ФИЗИЧЕСКИХ ФРАКЦИЯХ ПОЧВЫ

Васильева Н.А.<sup>1</sup>, Владимиров А.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия*

[nadezda.vasilyeva@gmail.com](mailto:nadezda.vasilyeva@gmail.com)

<sup>2</sup>*Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия*

[artem.a.vladimirov@gmail.com](mailto:artem.a.vladimirov@gmail.com)

**Аннотация:** получена многолетняя динамика с режимом восстановления органического углерода в модели почвенного дыхания при изменении физических условий. Трансформация органического вещества между грануло-денсиметрическими фракциями происходит в результате микробного роста. Параметризацию скорости дыхания от температуры и влажности проводили на данных инкубирования, а многолетней динамики - на двух контрастных почвах в экспериментах бесменного черного пара Курска и Версаля. Показано, что периоды круговорота ОВ при деградации и восстановлении различаются.

### 1. Введение

Как известно возможность прогноза для экосистемы зависит от того учтены ли главные процессы и взаимосвязи, обуславливающие непредсказуемую статистическими подходами и линейными моделями динамику. Поэтому описание макроскопических интегральных показателей экосистемы требует понимания и моделирования причинных процессов на микроуровне. При исследовании сложных систем важно найти такой интегральный показатель, который отражал бы состояние всей системы целиком и был бы чувствителен к критическим изменениям во всех ее важнейших частях. Для почвы гетеротрофное дыхание, т.е. поток углекислого газа, образующийся в результате процесса дыхания микроорганизмов/разложения/трансформации микроорганизмами органического вещества (ОВ), может быть принят за интегральный показатель ее состояния и функционирования. Активность и состав почвенного микробоценоза взаимосвязаны с химическим строением субстратов, их физическим состоянием и условиями почвенной среды. Изучение круговорота органического углерода, его многолетней динамики при изменении климатических факторов и антропогенной нагрузке является актуальной задачей. Модели связывающие трансформацию ОВ на микроскопическом уровне с многолетней динамикой его запасов встречаются редко. Преобладает подход теоретического деления ОВ почвы на пулы по устойчивости к разложению [1]. Представляется интересным связать структуру математической модели с часто используемым экспериментально подходом физического фракционирования почв на фракции по размеру и плотности (грануло-денсиметрические фракции) для описания многолетней динамики органического углерода в почвах.

### 2. Модель

Ранее нами была разработана одномерная многомасштабная динамическая модель роста почвенных микроорганизмов и круговорота углерода в почвенном агрегате или почвенном профиле, где была получена самоорганизация порового пространства почвы в результате взаимодействия почвенных микроорганизмов, ОВ, температуры, воды и кислорода [2]. В настоящей работе предложено развитие модели. Прежняя концепция круговорота состояний ОВ расширена на основании экспериментальных данных о физическом фракционировании почвы (с минимальным нарушением химического строения), т.е. грануло-денсиметрическими фракциями (по плотности и размеру частиц), многолетних полевых экспериментах по получению стабильного ОВ и лабораторных инкубациях почвенного дыхания в сериях температуры и влажности. Таким образом, трансформация ОВ

моделируется в свободном и адсорбированном на минералах состоянии, включая легко- и труднодоступные пулы, с возрастной структурой и учетом взаимного влияния фракций на скорость их разложения (прайминг-эффект и автокатализ).

### 3. Результаты и обсуждение

Показано, что многолетняя динамика С и его восстановление при учете в трансформации ОВ взаимодействий между фракциями может быть описана единым динамическим подходом с нелинейными обратными связями. В типичном курском черноземе восстановление происходит медленнее, чем в версальской неолувисоли. Скорости деградации и восстановления различаются. Таким образом, скорости круговорота ОВ для сети этих экспериментов длительного бессменного пара (LTBF), для которых посчитаны скорости деградации в линейном приближении [3], имеет смысл попробовать описать предложенной моделью дыхания почвы.

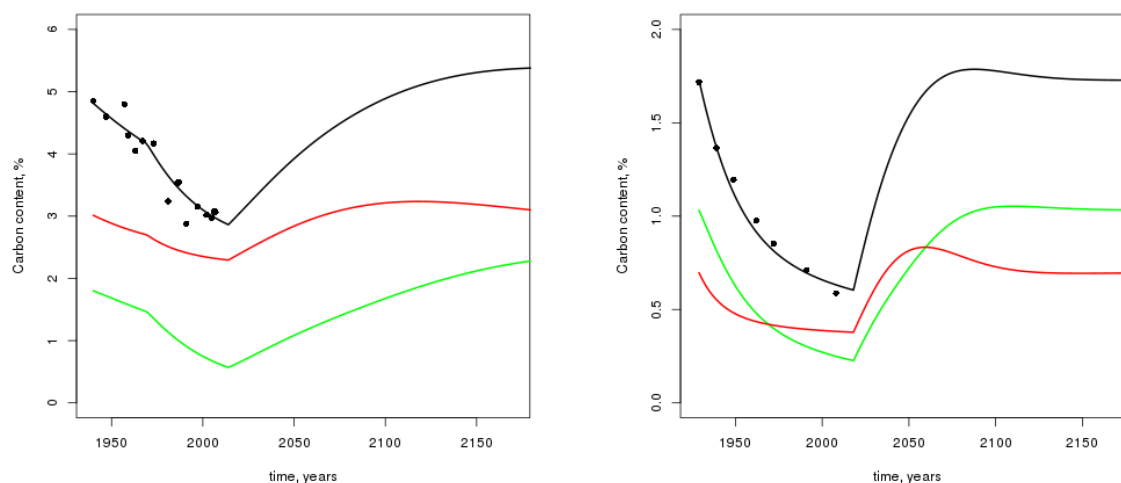


Рисунок 1 – Многолетняя динамика общего органического углерода (черный), лабильного (зеленый) и стабильного (красный) пулов в экспериментах бессменного пара типичного чернозема в ЦЧЗ Курск (слева) и неолувисоли Версаль (справа) с симуляцией режима восстановления, эксперимент (точки), модель (линии).

Интересна также дальнейшая валидация временных серий почвенного дыхания модели на разном масштабе посредством стационарного полевого непрерывного мониторинга потока почвенного дыхания и его изотопного состава.

### Литература

- Marie-France Dignac et al. Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2017. 37(2). DOI: 10.1007/s13593-017-0421-2
- Vasilyeva N. A., Ingtem J. G. and Silaev, D. A. Nonlinear Dynamical Model of Microorganism Growth in Soil // *Computational Mathematics and Modeling*. Springer Verlag, 2016. V. 27 №2. P. 172-180
- Pierre Barre et al. Quantifying and isolating stable soil organic carbon using long-term bare fallow experiments *Biogeosciences*, 2010. 7(11):3839-3850

## МНОГОМАСШТАБНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПАТТЕРНОВ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ КОНКУРЕНЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВЕ

Васильева Н.А.<sup>1</sup>, Зайцева М.Ф.<sup>2</sup>, Винтер А.М.<sup>2</sup>, Владимиров А.А.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Междисциплинарная лаборатория математического моделирования почвенных систем, Москва, Россия  
[nadezda.vasilyeva@gmail.com](mailto:nadezda.vasilyeva@gmail.com)

<sup>2</sup>Университет Осло, Центр экологического и эволюционного синтеза, Осло, Норвегия  
[a.m.winter@ibv.uio.no](mailto:a.m.winter@ibv.uio.no)

<sup>3</sup>Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия  
[artem.a.vladimirov@gmail.com](mailto:artem.a.vladimirov@gmail.com)

**Аннотация:** Представлена двумерная динамическая модель конкуренции микроорганизмов растущих на двух типах почвенного органического вещества (легко- и труднодоступного) с учетом прайминг-эффекта. Найдены решения модели в которых одновременно в разных областях пространства реализуются хаотические колебания, стационарные области и регулярные волны популяций микроорганизмов и органического вещества.

### 1. Введение

Для описания процессов агрегатообразования и трансформации органического вещества, являющихся результатом активности почвенных микроорганизмов необходимо моделирование конкуренции различных видов микроорганизмов за различные виды субстратов с учетом прайминга и других нелинейных процессов. Особый интерес представляет самоорганизация жизнедеятельности микробсообщества и его среды обитания [1], теперь уже и в контексте учета конкуренции и физических факторов среды при переходе к моделированию макроскопических потоков углекислого газа из почвы с изменением климата [2]. Ранее нами была разработана одномерная многомасштабная динамическая модель роста почвенных микроорганизмов и круговорота углерода, применимая к сферически-симметричному почвенному агрегату или почвенному профилю [3], где была получена самоорганизация порового пространства почвы в результате взаимодействия почвенных микроорганизмов, органического вещества, воды и кислорода. В настоящей работе предложено развитие модели на двумерный случай, необходимое для моделирования влияния неоднородности ландшафта, границ растительных сообществ и ризосферных границ на формирование пестроты почвенного покрова. Мы ищем решения, в которых одновременно реализуются разные динамические режимы в разных областях пространства.

### 2. Описание модели

Таблица 1 – Роль микроорганизмов в процессах

Процесс\микроорганизм	-	$B_1$	$B_2$	$B_3$
Рост на субстрате $M_1$	-	$k_1$	$k_1$	$k_5$
Рост на субстрате $M_2$	-	$k_2$	$k_2$	-
Разложение $M_2 \rightarrow M_1$	$k_4$	$k_3$	-	-
Дыхание/отмирание	-	$k_r$	$k_r$	$k_{r3}$
Генерация $M_2$ источником	$k_s$	-	-	-
Подвижность	-	$D_1$	$D_2$	-

В модели рассматриваются два типа субстрата легкий и сложный для разложения ( $M_1$ ,  $M_2$ ) и три типа микроорганизмов ( $B_1$  – медленные с экзоферментами,  $B_2$  – быстрые,  $B_3$  – неподвижные), которые участвуют в биохимическом цикле и способны диффундировать с разной скоростью (Таблица 1). Микроорганизмы  $B_1$  и  $B_2$  растут на обоих субстратах переключаясь с легкого на

сложный при недостатке первого (когда скорость роста на  $M_1$  становится сравнима со скоростью дыхания).  $B_3$  способен утилизировать только легкий субстрат и отмирает медленнее других видов. Биотический прайминг ( $M_2 \rightarrow M_1$  с последующим потреблением  $M_1$ ) обеспечивается экзоферментами вида  $B_1$ , абиотический прайминг - автокатализ.



Скорости реакций и диффузии имеют разный порядок величины, что приводит к сложным автоколебаниям. Модель имеет вид системы уравнений в частных производных:

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial t} = D\Delta \bar{u} + \varphi(\bar{u}) \quad (1)$$

где  $\bar{u}$  – вектор переменных модели ( $B_1, B_2, B_3, M_1, M_2$ ),  $D$  – диагональная матрица коэффициентов диффузии, и алгебраическая часть имеет вид:

$$\varphi_{B_1} = k_1 M_1 B_1 + k_2 M_2 B_1 \exp(-k_1 M_1 / k_r) - k_r B_1 \quad (2)$$

$$\varphi_{B_2} = k_1 M_1 B_2 + k_2 M_2 B_2 \exp(-k_1 M_1 / k_r) - k_r B_2 \quad (3)$$

$$\varphi_{B_3} = k_5 M_1 B_3 - k_{r3} B_3^2 \quad (4)$$

$$\varphi_{M_1} = (k_3 B_1 + k_4) M_2 M_1 - k_1 (B_1 + B_2) M_1 - k_5 B_3 M_1 \quad (5)$$

$$\varphi_{M_2} = k_s S M_1 M_2 - (k_3 B_1 + k_4) M_1 M_2 - k_2 (B_1 + B_2) \exp(-k_1 M_1 / k_r) M_2 \quad (6)$$

где функция источника  $M_2$ :  $S = C - B_1 - B_2 - B_3 - M_1 - M_2$  зависит от общего содержания органического углерода ( $C$ ). Модель описывает процессы с характерным временным масштабом порядка скорости дыхания, в пространстве масштаб определяется величиной коэффициентов диффузии и может составлять от сантиметра до метра. Систему уравнений решали на квадратной сетке с автоподбором шага по времени и нулевыми потоками через границы. Начальные условия для  $B_3, M_1, M_2$  выбраны однородными,  $B_1$  и  $B_2$  равны нулю всюду кроме двух точек на границе области (имитация инокулянта).

### 3. Результаты и обсуждение

В определенном диапазоне параметров, динамика системы может быть описана двумя масштабами времени. На малых временах начальные возмущения быстро растут и приводят к хаотической динамике в пространственном распределении субстратов и микроорганизмов.

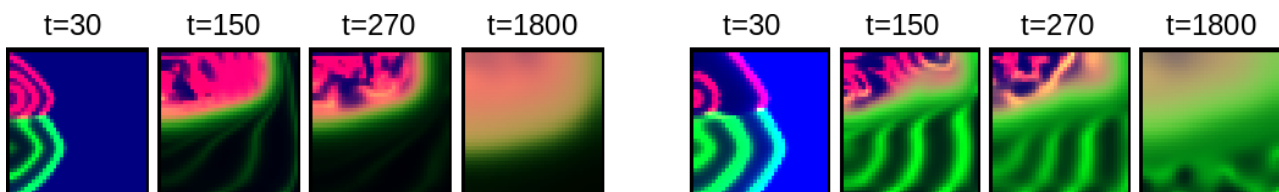


Рисунок 1 – Возникновение структуры из концентраций микроорганизмов трех видов в результате конкуренции за субстраты ( $B_1$  – красный,  $B_2$  – зеленый,  $B_3$  – синий),  $k_1 = k_2 = 10$ ,  $k_3 = 150$ ,  $k_s = 15.4$ ,  $k_r = 1.5$ ,  $k_{r3} = 15$ ,  $k_5 = 0.5$  при  $k_4 = 0$  (серия слева),  $k_4 = 0.26$  (серия справа)

Поскольку микроорганизмы в почве способны менять свойства своего окружения, то если реализуется сложная самоорганизация микроорганизмов в структуры, которые существуют достаточно долго, то оставляемый ими след в процессе жизнедеятельности может быть механизмом, отвечающим за формирование физической структуры почвы на разных пространственно-временных масштабах.

### Литература

- Young I.M. and Crawford J.W. Interactions and Self-Organization in the Soil-Microbe Complex // Science 2004. V.304, Issue 5677, pp. 1634-1637  
 Evans S.E, Dieckmann U., Franklin O. and Kaiser C. Synergistic effects of diffusion and microbial physiology reproduce the Birch effect in a micro-scale model // Soil Biology and Biochemistry 2016. V.93, pp.28-37.  
 Vasilyeva N. A., Ingtem J. G. and Silaev, D. A. Nonlinear Dynamical Model of Microorganism Growth in Soil // Computational Mathematics and Modeling. Springer Verlag, 2016. V. 27 №2. P. 172-180

## БИОРИТМЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ, ИНДУЦИРОВАННЫЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ И РАСТЕНИЯМИ

Воробьев Н.И.<sup>1</sup>, Проворов Н.И.<sup>1</sup>, Пищик В.Н.<sup>2</sup>, Свиридова О.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург, Россия*  
[Nik.IvanVorobyov@yandex.ru](mailto:Nik.IvanVorobyov@yandex.ru)

<sup>2</sup>*Агрофизический институт, Санкт-Петербург, Россия*  
[veronica-bio@rambler.ru](mailto:veronica-bio@rambler.ru)

**Аннотация.** Разработана математическая методика фрактального анализа частотно-таксономических молекулярно-генетических данных почвенных микробных сообществ. Методика позволяет строить фрактальный портрет микробного сообщества и определять индекс сетевой организации почвенных микроорганизмов, демонстрирующий масштабы их участия в согласованных совместных преобразованиях органического вещества почв.

Современный инструментарий молекулярной биологии позволяет получать информацию о количественном и качественном составе почвенных микробных сообществ как для культивируемых, так и некультивируемых форм микроорганизмов. Полимеразная цепная реакция, лежащая в основе этих устройств, на выходе дает с высоким разрешением спектры оперативно таксономических единиц (ОТЕ) почвенных микробных сообществ. Для анализа этих молекулярно-генетических данных потребовалось создание специальной математической методики для извлечения информации о механизмах самоорганизации и адаптации микробных сообществ в разных экологических условиях.

Задачей данного исследования является разработка математической методики анализа частотно-таксономических спектров почвенных микробных сообществ, получаемых молекулярно-генетическими методами, и извлечения из них информации о групповой самоорганизации микроорганизмов в сетевые функциональные структуры.

Одну биохимическую функцию могут дублировать несколько различных по генотипу микроорганизмов, объединенных в функциональную группу микроорганизмов (ФГМ) (Воробьев, 2011, 2013, 2014). Возникающее генетическое разнообразие микроорганизмов ФГМ, необходимо для повышения скорости и надежности реализации сложных многошаговых биохимических реакций в рамках сетевой организации микроорганизмов.

Количественная оценка масштабов участия микроорганизмов в совместной согласованной деятельности ФГМ и определение уровня организации биосистемных процессов могут быть получены с помощью фрактальной модели. При этом фрактальная модель используется на этапе графического анализа расположения ФГМ на фрактальном портрете (рис. 1А). На фрактальный портрет ФГМ представлены в виде точек. Графический анализ расположения точек ФГМ на фрактальном портрете (рис. 1А) сводится к подсчету количества треугольников, вершины которых совпадают с точками, а целые части ординат различаются. Во фрактальном анализе треугольники выступают в виде фрактальной меры, а с масштабом фрактальной меры связывается значение наименьшей высоты в этих треугольниках  $h_i$ . Полученные таким образом данные аппроксимируются фрактальной моделью (1).

$$\ln(N_{TP}) = a \cdot \ln(h) + b, \quad (1)$$

где  $N_{TP}$  – число прямоугольников, вершины которых совпадают с точками ФГМ на фрактальном портрете микробного сообщества, а целые части ординат точек ФГМ различаются; наименьшие высоты построенных треугольников отвечают условию  $h_i < h$ ;  $a$  – постоянный коэффициент;  $b$  – индекс сетевой организации микробного сообщества (ИСО).

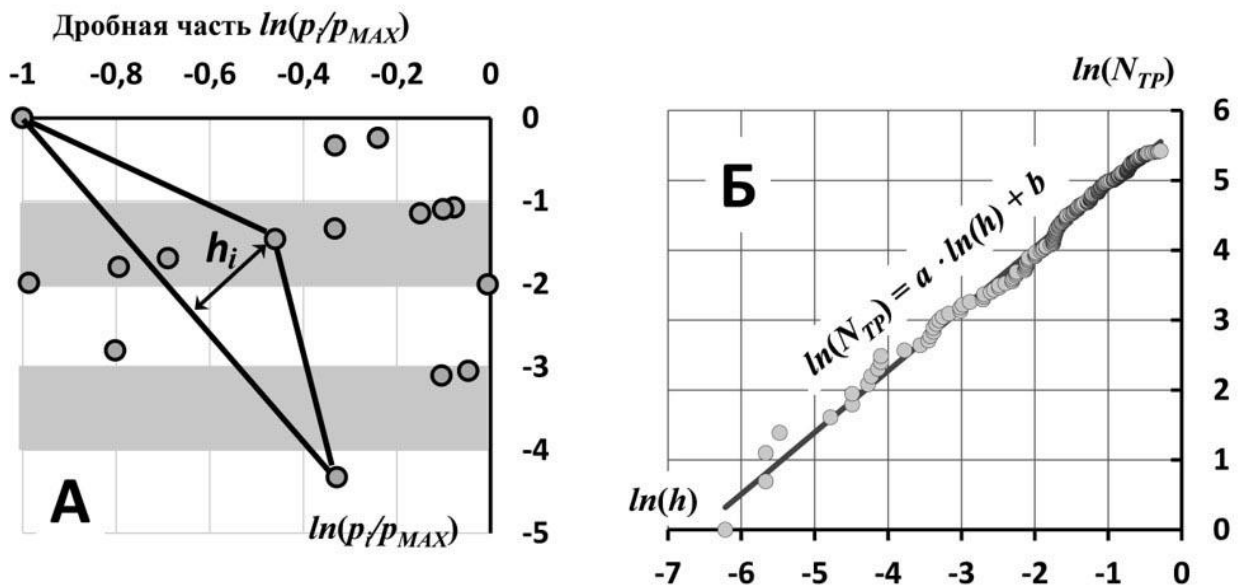


Рис. 1 – Фрактальный портрет почвенного микробного сообщества (А) и аппроксимация линейной фрактальной моделью (1) результатов анализа расположения точек ФГМ на фрактальном портрете (Б).  $p_i$ ,  $p_{MAX}$  – доля ФГМ с номером ( $i$ ) в общем количестве ФГМ микробного сообщества и доля доминирующей ФГМ.

Используя данную методику, были исследованы почвенные образцы, увлажненные чистой водой ( $a = 0,918$ ;  $b = 6,97$ ); экссудатами пшеницы ( $a = 0,927$ ;  $b = 6,29$ ); экссудатами ржи ( $a = 0,878$ ;  $b = 5,86$ ). Сравнивая ИСО этих микробных сообществ, можно утверждать, что наилучшей средой для сетевой функциональной организации микроорганизмов является водная среда. Кроме этого, обнаруживается, что растения пшеницы экссудатами оказывают большее организующее действие на почвенное микробное сообщество, чем растения ржи.

Предложенным методом было изучено влияние минеральной и органической агротехнологий на частотно-таксономические молекулярно-генетические спектры почвенных микробных сообществ (Семенов, 2013). Посуточный молекулярно-генетический анализ почвенных микробных сообществ позволил рассчитать динамику колебания значений ИСО в течение сентября 2009 года. С колебаниями значений ИСО мы связываем регулярные перестройки сетевых структур в микробных сообществах, необходимые при смене разлагаемых субстратов. С регулярностью этих перестроек мы связываем с самоорганизацией микробных сообществ, определяемую внутренней биоритмической динамикой.

Особенностью колебаний ИСО является то, что декомпозиция сетевых структур происходит за относительно короткое время, по сравнению с самоорганизацией сетевых структур. Это означает, что настройка сетевых структур требует довольно длительного подготовительного периода взаимной настройки микроорганизмов. В то же время, декомпозиция сетевых структур не требует специальной подготовки. Поэтому нарастающий фронт колебаний ИСО занимает большую часть периода, чем ниспадающий фронт. Затухание колебаний ИСО связано с постепенным расходом разлагаемого микроорганизмами субстрата. Колебания ИСО почвенных микробных сообществах в почвах с органической агротехнологией происходят за более длительные периоды, чем в почвах с минеральной агротехнологией. Это означает, что органическая агротехнология предоставляет микробным сообществам больше субстратов, энергетических и питательных ресурсов, чем минеральная агротехнология. В результате, в варианте с органической

агротехнологией микроорганизмы осуществляют биохимические преобразования в большем объеме и за большие промежутки времени, чем во втором опытном варианте. Очевидно, что к разложению органических субстратов почвенные микроорганизмам лучше подготовлены и адаптированы, чем к разложению специфических минеральных субстратов.

*Работа поддержана грантом Российского научного фонда 14-26-00094.*

## **Литература**

- Воробьев Н.И., Свиридова О.В., Попов А.А., Русакова И.В., Петров В.Б.. Граф-анализ генно-метаболических сетей микроорганизмов, трансформирующих растительные остатки в гумусовые вещества. Сельскохозяйственная биология. 2011, №3. С. 88-93.
- Воробьев Н.И., Свиридова О.В., Патыка Н.В., Думова В.А., Мазиров М.А., Круглов Ю.В. Фрактально-таксономический портрет микробного сообщества как биондикатор вида почвенных деструктивных процессов. Международной конференция «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред». Москва.: БИНОМ. 2013. С. 38.
- Воробьев Н.И. , Проворов Н.А., Свиридова О.В., Пищик В.Н., Семенов А.М., Никонов И.Н. Фрактально-таксономический портрет и индекс сетевой организации почвенных микробных сообществ. Всероссийский симпозиум с международным участием «Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов». Москва, биологический факультет МГУ. МАКС Пресс. 2014. С. 55.
- Семенов А.М., Бубнов И.А., Семенов В.М., Семенова Е.В., Зеленов В.В., Семенова Н.А. Ежедневная динамика численности бактерий и эмиссии CO<sub>2</sub> почвы и связь их волнообразных колебаний с сукцессией микробного сообщества // Почвоведение. 2013. № 8. С. 963–979

## МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И НАКОПЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ ВЫБРОСОВ С УЧЕТОМ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ПОГОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ Г. КРАСНОЯРСКА

Вшивкова О.А.<sup>1</sup>, Дектерев А.А.<sup>2,3</sup>, Мельников А.Ю.<sup>1</sup>, Хлебопрос Р.Г.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярск, Россия  
[oaavshivkova@mail.ru](mailto:oaavshivkova@mail.ru)

<sup>2</sup>Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия  
[olikru@yandex.ru](mailto:olikru@yandex.ru)

<sup>3</sup>Институт теплофизики им. С.С. Кутателадзе СО РАН (Красноярский филиал), Красноярск, Россия  
[dekterev@mail.ru](mailto:dekterev@mail.ru)

**Аннотация:** Исследование феномена «Черное небо» в г. Красноярске позволило выявить характерные особенности его возникновения в г. Красноярске. Разработана и протестирована математическая модель динамики атмосферы и распространения вредных примесей над г. Красноярском. Оригинальностью модели атмосферы является учет движущейся незамерзающей в зимний период реки.

Возникающее «чёрное небо» г. Красноярска обусловлено как природными так и антропогенными причинами. Возникновение феномена «черное небо» существенным образом обусловлено возникновением инверсных температур приземного слоя атмосферы. Атмосферная температурная инверсия возникает вследствие конвективных потоков в атмосфере, обусловленных температурными градиентами на поверхности Земли. Атмосферная температурная инверсия задерживает загрязняющие вещества в приземном слое атмосферы, не позволяет им рассеиваться и в разы увеличивает их концентрацию. Изменения температурного режима р. Енисей и постоянные тепловые выбросы основных источников загрязнения резко увеличивают число дней с атмосферной температурной инверсией в г. Красноярске.

Частое появление «чёрного» неба в г. Красноярске сделало социально значимым эколого-экономические проблемы, нараставшие в течение более чем пятидесяти лет. Основные источники загрязнения воздушной среды города Красноярска: Красноярский алюминиевый завод, тепловая станция ТЭЦ-1 и личный автотранспорт.

Динамика атмосферы над городом Красноярска является не типичной для крупных городов, что обусловлено наличием в черте города крупной реки Енисей не замерзающей зимой и холодной летом. Это условие определяет значительный градиент температуры поверхности реки с окружающей атмосферой, при этом поверхность реки и летом и зимой находится в движении. Физико-математическая модель аэродинамики, теплообмена атмосферного пограничного слоя и распространения вредных выбросов над Красноярском обязательно должна учитывать эти факторы.

Для расчета динамики атмосферы и распространения примесей над городом выбрана модель на основе Эйлера описания процессов переноса. Математическая модель аэродинамики и теплообмена атмосферного пограничного слоя, распространения влаги и вредных выбросов основана на решении системы уравнений Навье-Стокса замкнутой стандартной (k-ε) или оригинальной (k-ε-ζ-a) U-RANS моделью турбулентности.

При моделировании динамики атмосферы учитывалось движение реки, полученное из предварительного расчета течения воды в реке.

В результате расчета получены данные о суточной динамике атмосферы над городом и распространении вредных примесей.

Расчеты основывались на данных официального сайта краевого государственного бюджетного учреждения «Центр реализации мероприятий по природопользованию и охране окружающей среды Красноярского края» <http://www.krasecology.ru>.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 16-41-240788 p\_a*

## ПОЯВЛЕНИЕ ПРОТО-РАСТЕНИЯ И ЕГО ОТРАЖЕНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЯ

Галицкий В.В.

*Институт физико-химических и биологических проблем РАН, Пущино, Россия*  
[galvv@rambler.ru](mailto:galvv@rambler.ru)

**Аннотация:** С помощью фрактальной модели прото-растения обсуждаются некоторые особенности пространственной структуры хлоропласта и возможность рекапитуляций в онтогенезе современных растений.

### 1. “Точечная” модель появления и эволюции прото-растения

В работе (Галицкий, 2016а) секционная модель динамики биомассы ветвей всех порядков ели европейской (Галицкий, 2012) была распространена на диапазон фрактального параметра  $\mu$  (0, 1), соответствующий точечным множествам. Было показано, что растущие множества из  $N_g$  групп по  $n_g$  точек в группе (всего  $N_p = N_g \times n_g$  точек на интервале) имеют радикально различный характер изменения параметра  $\mu(N_g, n_g)$  в зависимости от того, фиксируется ли при этом  $n_g \geq 2$  или  $N_g \geq 1$ . В первом случае  $\mu$  уменьшается от 1 до  $\approx 0.25$  (при  $n_g = 2$ ), а во втором – растет к 1.

Такое растущее точечное множество интерпретируется в соответствии с теорией эндосимбиогенеза (Margulis, 1981) как модель появления и эволюции прото-растения, причем ситуация фиксированного  $n_g$  соответствует начальному этапу, когда хозяин эндосимбиоза еще не имеет необходимой инфраструктуры для материального обеспечения множества групп с растущим  $n_g$ . По мере создания инфраструктуры в ходе эволюции эндосимбиоза и увеличения удвоением возможного числа  $n_g$  “точек” в группе реализуется растущая ветвь траектории  $\mu(N_g, n_g)$ . Составная траектория  $\mu(N_g, n_g)$  имеет один или ряд минимумов (рисунок 1). В соответствии с фрактальной связью  $N_p \sim H^d$  числа  $N_p$  (“биомассы”) системы фотосинтезирующих “точек” и размера  $H$  фотосинтезирующей системы, такая траектория  $\mu$  демонстрирует (Галицкий, 2016а) начальное торможение роста размера  $H$ , пока в ходе эволюции не будет обеспечена возможность свободного роста  $n_g$  в группах и, соответственно, экспоненциальный рост  $N_p$  и  $H$  (рисунок 2).

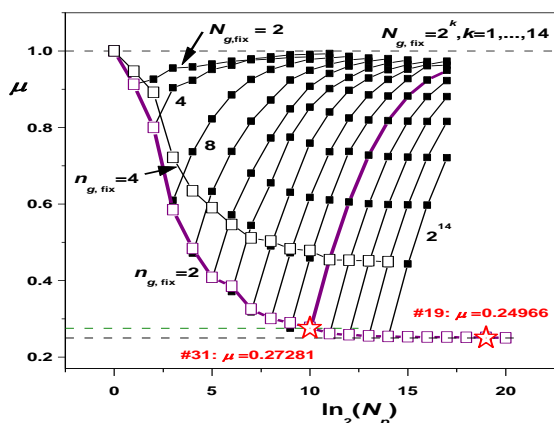


Рисунок 1 – (Галицкий, 2016а)

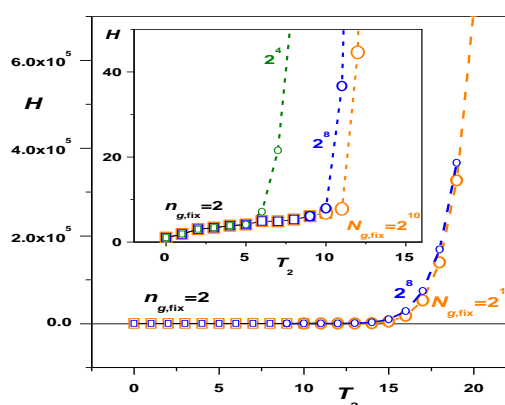


Рисунок 2 – (Галицкий, 2016а)

### 2. О пространственной организации системы тилакоидов хлоропласта

Органелла клетки растения – хлоропласт, потомок цианобактерий, вступивших в эндосимбиоз с прото-амебой, содержит от десятков до сотен фотосинтезирующих плоских мембранных элементов – *тилакоидов*, которые расположены стопками (гранами, до 60) в строге хлоропласта параллельно друг другу и связаны *ламеллами* – правосторонними спиральями, обвивающими каждую грану (рисунок 3). При практически полном совпадении

механизма фотосинтеза у цианобактерий и растений, систему гран имеют только растения, причина чего обсуждается с оглядкой на их роль в современных растениях, но до сих пор не установлена (Mullineaux, 2005). Исходя из модели появления прото-растения, причину

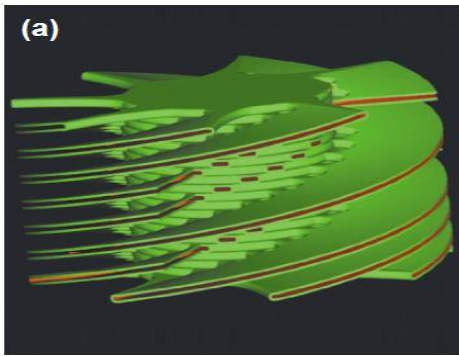


Рисунок 3 – (Mustardy, Garab, 2003)

можно сформулировать следующим образом. Поскольку в действительности “точки” имеют конечный размер, при “движении” эволюции по начальной ( $n_{g,fix} = 2$ ) части траектории (рисунок 1), пока инфраструктура системы не образовалась, размер фотосинтезирующей системы должен расти с ростом  $N_p$  как  $\sim N_p^{1/\mu(N_p)}$ , т.е.  $\sim N_p^4$  (при  $\ln_2(N_p) > 10$ ), чему препятствует ограниченность размера хозяина. Решением проблемы в ходе эволюции стало свертывание растущей плоской тилакоидной системы цианобактерий-симбионта в спираль (рисунок 3), что позволило увеличить мощность фотосинтеза “точки” при, по-видимому, незначительном увеличении размеров

гран и (теперь уже) прото-хлоропласта. Плоская спираль со стеклом тилакоидов в центре на оси грани придает такой конструкции фотосинтетической “точки” жесткость, необходимую современным хлоропластам в их главной функции при переменной освещенности.

### 3. О рекапитуляциях в онтогенезе растения

*Рекапитуляции*, т.е. визуальное различимое сходство признаков онтогенеза эволюционно далекого предка современного растения и эмбриогенеза последнего, достаточно строго повторяющее ситуацию появления прото-растения в начале диапазона  $\mu$  (0, 1), по-видимому, можно ожидать увидеть у семенных растений, вообще говоря, дважды (Галицкий, 2016b). В первый раз – у двудольных в эмбриогенезе, когда зародыш семени начинает зеленеть из-за трансформации имеющихся лейкопластов в хлоропласты, начиная с перехода от глобулярной к сердечковидной фазе. При этом две семядоли зародыша и размещение хлоропластов могут ассоциироваться с появлением ветвей первого порядка у прото-ели при  $\mu \approx 0.25$  (Галицкий, 2016a). Во второй раз рекапитуляцию можно предполагать при прорастании семени, когда зародыш зеленеет при трансформации бесцветных лейкопластов в зеленые хлоропласты. Этот процесс обычно выражается в нормальном онтогенезе. Однако для некоторых культур было замечено и остается не понятным, почему иногда зрелые семена, остающиеся зелеными, имеют плохую всхожесть, дают низкий урожай и плохое качество продукта. Если предположить, что ситуация в начале прорастания семени и активации системного хлорофилла отражается моделью проторастения, то роль несистемного лишнего хлорофилла проясняется. Активация хлоропластов в зародыше современного растения, имеющем соответствующую инфраструктуру, управляется геномом и наличие несистемных, не согласованных с инфраструктурой хлоропластов, размещенных достаточно произвольно, и генерирующих лишней, несистемный кислород, способный повреждать структуры клетки, может отрицательно влиять на процесс прорастания и дальнейший онтогенез. При этом может оказаться существенным как количество, так и пространственное размещение лишних хлоропластов, не соответствующее имеющейся инфраструктуре.

### Литература

Галицкий В.В. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. модельный анализ // Журнал общей биологии. 2012. 73 (6): 442–452.

Галицкий В.В. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели кроны ели. Появление “проторастения” // Журнал общей биологии. 2016а. 77 (6): 409–422.



- Галицкий В.В. Фрактальная модель появления проторастения // *Мат. биол. и биоинф.* 2016b. **11** (2): 225–232.
- Margulis, L. *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: Freeman, W.H. and Co., 1981.
- Mullineaux C.W. Function and evolution of grana // *TRENDS in Plant Science*. 2005. **10** (11): 521-525.
- Mustardy L., Garab G. Granum revisited. A three-dimensional model – where things fall into place // *TRENDS in Plant Science*. 2003. **8** (3): 117-122.

## МУТУАЛИЗМ В МОДЕЛИ РЕСУРС–ПОТРЕБИТЕЛЬ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ

Гиричева Е.Е., Абакумов А.И.

*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*  
[evg.giricheva@yandex.ru](mailto:evg.giricheva@yandex.ru); [abakumov@iacp.dvo.ru](mailto:abakumov@iacp.dvo.ru)

**Аннотация:** Предложена пространственно распределенная модель двухвидового сообщества с одним ресурсом. Ресурс может выступать и в роли потребителя, определяя тип взаимодействия с видами как мутуализм. В работе показано, что если хотя бы с одним из видов осуществляется этот тип взаимодействия, то возможна неустойчивость системы по Тьюрингу в окрестности равновесия.

### 1. Введение

В моделях ресурс–потребитель взаимодействие видов рассматривают обычно по типу хищник–жертва (+,–), т.е. ресурс выступает как фактор, влияющий на скорость роста потребителя (Farkas, Freedman, 1989; Cavani, Farkas, 1994). Однако, возможны и такие взаимодействия, когда один из видов действует как потребитель, а второй может выступать и в качестве ресурса, и в качестве потребителя (Holland, DeAngelis, 2009; Wang, DeAngelis, 2011). Вариант мутуализма (+,+) возможен и в наземных экосистемах (растения и микоризные грибы или насекомые опылители), и в водных (кишечнополостные и водоросли). В работе рассматривается модель сосуществования двух потребителей на одном ресурсе. При этом сам ресурс может выступать и как потребитель. В модели учитывается пространственная неоднородность среды и внутривидовое хищничество, описываемое плотностнозависимой смертностью. Цель работы состоит в анализе пространственно-временной динамики системы при различных типах взаимодействий ресурса и потребителей.

### 2. Описание модели и численный анализ

Рассмотрим пространственно распределенную модель двухвидового сообщества и одного ресурса:

$$\begin{cases} \frac{\partial y_1}{\partial t} = k_1 \frac{\partial^2 y_1}{\partial x^2} + \frac{\mu_1^0 s}{m_1 + s} y_1 - \beta_1 y_1^2; \\ \frac{\partial y_2}{\partial t} = k_2 \frac{\partial^2 y_2}{\partial x^2} + \frac{\mu_2^0 s}{m_2 + s} y_2 - \beta_2 y_2^2; \\ \frac{\partial s}{\partial t} = k_s \frac{\partial^2 s}{\partial x^2} + a_1 \left( \frac{\mu_1^0 s}{m_1 + s} y_1 - \beta_1 y_1^2 \right) + a_2 \left( \frac{\mu_2^0 s}{m_2 + s} y_2 - \beta_2 y_2^2 \right) + s^0 - \gamma s. \end{cases} \quad (1)$$

Здесь  $y_1(t, x)$ ,  $y_2(t, x)$ ,  $s(t, x)$  – плотности первого и второго вида и ресурса, соответственно. Коэффициенты  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $k_s$  определяют скорость диффузии,  $\mu_i$  – максимальные скорости роста видов,  $m_i$  – константы полунасыщения,  $\beta_i$  – скорости убывания видов,  $s^0$  – прирост ресурса за счет внешнего потока,  $\gamma$  – скорость убывания ресурса. Параметры  $a_1$  и  $a_2$  определяют направление и силу взаимодействий видов и ресурса.

Положительное пространственно однородное стационарное решение модели (1) существует и является устойчивым при ограничениях на параметры. Численный анализ устойчивости этого равновесия относительно пространственно неоднородных возмущений показал, что при отрицательных значениях параметров  $a_1$  и  $a_2$  равновесия являются устойчивыми (рисунок 1). Если же один из видов или они оба оказывают положительное влияние на фактор, то возможна как устойчивость системы, так и варианты неустойчивости к пространственным возмущениям. При высокой скорости роста одного из видов большая параметрическая область соответствует неустойчивости равновесия по Тьюрингу. Этот факт

означает возможность образования пространственных структур, то есть стационарных пространственно неоднородных распределений видов и ресурса.

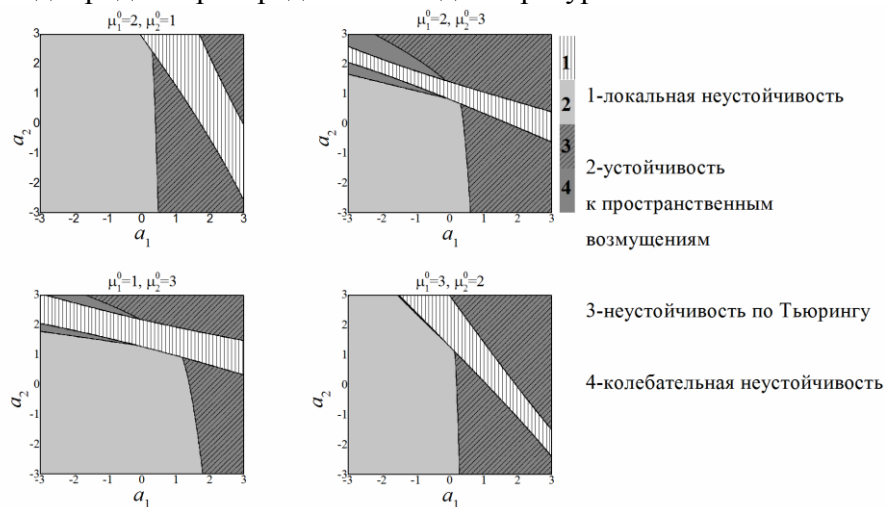


Рисунок 1 – Области устойчивости и неустойчивости положительного равновесия системы

## Литература

- Cavani M., Farkas M. Bifurcations in a predator–prey model with memory and diffusion. I. Andronov–Hopf bifurcation // *Acta Math. Hungar.* 1994. V. 63. P. 213–229.
- Farkas M., Freedman H. I. The stable coexistence of competing species on a renewable resource // *J. Math. Anal. Appl.* 1989. V. 138. P. 461–472.
- Holland J. N., DeAngelis D. L. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecies interactions // *Ecol. Lett.* 2009. V. 12. P. 1357-1366.
- Wang Y., DeAngelis D. L., Holland J. N. Uni-directional consumer-resource theory characterizing transitions of interaction outcomes // *Ecological Complexity.* 2011. V. 8. P. 249-257.

## МОДЕЛЬ WeMEM ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭМИССИИ МЕТАНА ИЗ БОЛОТ

Глаголев М.В.<sup>1,2,3,4</sup>, Ильясов Д.В.<sup>2</sup>, Сабреков А.Ф.<sup>3,4</sup>, Терентьева И.Е.

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия  
[m\\_glagolev@mail.ru](mailto:m_glagolev@mail.ru)

<sup>2</sup>Институт лесоведения РАН, с. Успенское (Московская обл.), Россия

<sup>3</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>4</sup>Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия

**Аннотация:** представлена доработанная версия модели WeMEM (основанной на моделях Cao et al. «MEM» и «WMEM»), предназначенная для оценки эмиссии метана из болот в региональном масштабе. Доработка заключается в снабжении исходной версии простой моделью почвенного климата, использующей имеющиеся в свободном доступе метеорологические данные: среднемесячные температуры, суммы осадков и глубины расположения «вечной» мерзлоты.

### 1. Введение

Метан – важный «парниковый» газ в климатической системе; кроме того, он также участвует в атмосферных фотохимических реакциях (Cao et al., 1995). Одним из главнейших источников метана, дающим 20-30% от общей эмиссии CH<sub>4</sub> в атмосферу, являются болота (Cao et al., 1996). Этот источник особенно важен для России, поскольку, во-первых, торфяные болота вместе с заболоченными мелкоотторфованными землями занимают около 21.6% территории РФ (Вомперский, 1994), и, во-вторых, по оценке (Matthews, Fung, 1987), именно торфяники, находящиеся в полосе от 50 до 70° с.ш., обеспечивают около 60% глобальной эмиссии из болот. Аккуратный количественный учет мощности болотного источника CH<sub>4</sub> (и динамики этого источника в географическом пространстве) должен играть важную роль в предсказании тренда атмосферной концентрации метана и его влияния на климат (Cao et al., 1996). Понятно, что для таких больших территорий, как Россия (или хотя бы отдельные ее регионы) вышеуказанный количественный учет возможно сделать лишь на основе соответствующих математических моделей.

Одной из таких моделей, на наш взгляд, может быть «WeMEM» (Глаголев, 2010), первоначально основанная на моделях (Cao et al., 1995, 1996). Данная модель проверялась по экспериментальным данным об эмиссии, полученным при помощи автоматических камер, установленных на Бакчарском болоте (Томская обл.). Результаты оказались весьма удовлетворительными, однако при этом в значительной степени использовалась сайт-специфичная информация (в том числе и такая экзотическая, как доля окисляемого CH<sub>4</sub> под конкретной растительной ассоциацией). Данное болото изучается уже более двух десятилетий силами нескольких научных групп из Новосибирска, Москвы и Томска, а также зарубежными исследователями. Понятно, что для этого объекта доступна практически любая информация, но если модель будет чувствительна к ее отсутствию, то она окажется непригодна в общем случае, поскольку для подавляющего большинства болот нет ничего иного кроме общепринятых метеорологических данных.

Таким образом, убедившись на первом этапе, что модель, в принципе работает (если ее обеспечить всей необходимой информацией), в дальнейшем мы поставили задачу так видоизменить ее, чтобы можно было ограничиться только теми входными данными, которые имеются для глобального (или хотя бы регионального масштаба) в открытом доступе.

### 2. Модель WeMEM

Первая версия модели WeMEM (включая текст на языке MATLAB) была детально описана в (Глаголев, 2010). В версии 2.0 была изменена форма учета влияния температуры и уровня болотных вод (WTL) на метаногенез. Новые формулы для этого приведены, соответственно, в (Глаголев, 2012, Глаголев и др., 2015). Версия 2.1, описанная в (Глаголев и

др., 2017), отличалась от предыдущей, во-первых, новой формой учета влияния WTL на интенсивность окисления  $\text{CH}_4$  и, во-вторых, тем, что в нее была введена простейшая модель гидрологии болота (для расчета WTL по информации о температуре и осадках). В настоящее время проводятся вычислительные эксперименты с WeMEM v. 2.2, отличающейся от предыдущей версии тем, что в нее инкорпорирована простейшая модель температуры почвы.

Для расчета пространственно-временного поля температур «среднегодового» года на поверхности задается периодический закон изменения температуры, параметры которого идентифицируются для каждой географической точки по динамике среднемесячных температур, полученных из БД WorldClim – слой “TMEAN” (Hijmans et al., 2003). «Глубина затухания» температурных волн в воде – 1.2 м (Воронин, 1986), при этом их амплитуда на глубине 2.3 м составит лишь около 0.1 амплитуды на поверхности. Очевидно, что с некоторой степенью приближения вполне можно принять на этой глубине граничное условие 1-го рода – условие постоянства температуры ( $T$ , °C). В соответствии с графической зависимостью из (Волобуев, 1953), при отсутствии вечной мерзлоты оно задавалось в виде

$$T(2.3\text{м}) = 0.96 \cdot T_a + 2.59, \quad (1)$$

где  $T_a$  – средняя годовая температура воздуха. При решении уравнения теплопроводности теплоемкость и коэффициент теплопроводности выше УБВ принимались равными этим параметрам в воздухе, а ниже – в воде.

Предсказания модели сравнивались с полевыми измерениями в рядах и открытой топи Бакчарского болота. С учетом того, что в качестве входных параметров модели использовалась только общедоступная метеорологическая информация, результаты моделирования летнего периода (по другим нет экспериментальных данных для сравнения) можно считать вполне приемлемыми: для «среднепогодного» года эмиссия в топи составила  $1 \div 5 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$  (в этот диапазон попадает около 50% наблюдений для реальных лет; 79% наблюдений оказывается в диапазоне  $1 \div 9 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ ), в рядах –  $0 \div 1 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$  (соответственно – 73% реальных наблюдений расположено в этом диапазоне).

## Литература

- Волобуев В.Р. Почвы и климат. Баку: Изд-во АН АзССР, 1953.
- Вомперский С.Э. Роль болот в круговороте углерода // Чтения памяти В.Н. Сукачева. XI: Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. М.: Наука, 1994. С. 5-37.
- Воронин А.Д. Основы физики почв. М.: Изд-во МГУ, 1986. 244 с.
- Глаголев М.В. Эмиссия  $\text{CH}_4$  болотными почвами Западной Сибири: от почвенного профиля до региона. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), 2010. 211 с.
- Глаголев М.В. Высокий уровень стояния воды может снижать эмиссию метана из почвы // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2012. Т. 3. № 1(5). С. 1-10.
- Глаголев М.В., Сабреков А.Ф., Терентьева И.Е., Максютков Ш.Ш. Температурный фактор продукции метана в модели WeMEM // Проблемы изучения и использования торфяных ресурсов Сибири. Материалы Третьей международной научно-практической конференции. 2015. С. 64-67.
- Cao M., Dent J.B., Heal O.W. Modeling methane emissions from rice paddies // Global Biogeochemical Cycles. 1995. V. 9. № 2. P. 183-195.
- Cao M., Marshall S., Gregson K. Global carbon exchange and methane emissions from natural wetlands: Application of a process-based model // Journal of Geophysical Research. 1996. V. 101. № D9. P. 14399-14414.
- Frolking S., Crill P. Climate controls on temporal variability of methane flux from a poor fen in southeastern New Hampshire: Measurement and modeling // Global Biogeochemical Cycles. 1994. V. 8. P. 385-397.
- Glagolev M.V., P'yasov D.V., Churkina A.I., Sabrekov A.F., Terentieva I.E., Maksyutov S.S. 2017. Verification of WeMEM model using field data from West Siberian south taiga wetlands // Углеродный баланс болот Западной Сибири в контексте изменения климата: материалы междунар. конф. (Ханты-Мансийск, 19-29 июня 2017 г.). Томск: Издательский Дом Томского государственного университета. С. 25-28.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. J. of Climatology. 2005. V. 25. P. 1965-1978.
- Matthews E., Fung I. Methane emission from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources // Global Biogeochemical Cycles. 1987. V. 1. P. 61-86.

## **МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ СТОКА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ИК С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММНОГО КОМПЛЕКСА «ГИДРОГРАФ»**

Горбунова Ю.В.<sup>1</sup>, Костерина Е.А.<sup>1</sup>, Макарьева О.М.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>*Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*  
[Ekaterina.Kosterina@kpfu.ru](mailto:Ekaterina.Kosterina@kpfu.ru)

<sup>2</sup>*ООО «НПО «Гидротехпроект», Санкт-Петербург, Россия*

<sup>3</sup>*Институт Мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН, Якутск, Россия*  
[omakarieva@gmail.com](mailto:omakarieva@gmail.com)

**Аннотация:** Для водосбора реки Ик, створ Нагайбаково, проведена предварительная оценка параметров гидрологической модели «Гидрограф», подготовлены входные метеорологические и проверочные гидрологические данные для моделирования процессов формирования стока. Проведен непрерывный расчет гидрографов стока воды за период с 2008 по 2013 год.

### **1. Объект моделирования**

В качестве объекта моделирования был выбран водосбор бассейна реки Ик, левого притока Камы, до гидропоста Нагайбаково (код 76512), протекающей по территории Татарстана и Башкортостана. Площадь водосбора до гидропоста Нагайбаково составляет 12000 км<sup>2</sup>, длина реки от истока до устья 571 км. Питание реки в основном снеговое (55%) и из подземных источников (25%).

### **2. Программный комплекс «Гидрограф». Оценка параметров и подготовка данных для моделирования**

Детерминированная гидрологическая модель «Гидрограф» представляет собой математическую систему с распределенными параметрами, описывающую процессы формирования стока в бассейнах с различными физико-географическими характеристиками (Виноградов, Виноградова, 2010).

В модели «Гидрограф» речной бассейн представляется набором регулярных репрезентативных точек, расположенных в пределах водораздельного контура и упорядоченных в виде гексагональной сетки. На основании ЦМР с разрешением 30 м и русловой сети с помощью программ ArcGIS и WhiteBox GAT была построена сетка и в каждой репрезентативной точке были вычислены географические и орографические характеристики: географические координаты, высота, ориентация (экспозиция) склона, уклон (крутизна склона) и расстояние по русловой сети до замыкающего створа.

Далее на выбранной территории с использованием карт ландшафтов, почв и растительности были выделены однородные по типу формирования стока области (стокоформирующие комплексы, СФК). Для каждого из четырех полученных СФК были определены параметры почвенной колонки, типичной для данного СФК. Почвенная колонка описывается девятью параметрами, учитывающими механический состав, способность проводить и удерживать тепло и влагу.

По данным семи метеостанций были подготовлены входные метеорологические данные (суточная температура воздуха и дефицит влажности воздуха, сумма осадков), а также определены климатические параметры, в том числе параметры, связанные с облачностью и солнечной радиацией, ходом температуры почвы на глубине более 1 м.

Все данные были взяты из открытых источников и соответствуют периоду с 2008 по 2013 год.

### **3. Результаты моделирования**

Моделирование стока было проведено с использованием априори заданных величин параметров, без их уточнения или калибровки. Результатами расчетов стали суточные

гидрографы стока на реке Ик в створе Нагайбаково, а также величины элементов водного баланса, переменные состояния снежного покрова и почвы за период с 2008 по 2013 год. Годовая величина слоя осадков, испарения и стока воды составила 543, 415 и 112 мм за расчетный период. Рассчитанный максимальный запас снежного покрова на водосборе пришелся на начало апреля 2011 года и достиг 195 мм. В этот же год рассчитанный и наблюдаемый максимальный расход воды составили 750 и 625 м<sup>3</sup>/с соответственно. Рассчитанный запас влаги в метровом слое почвы изменялся от 70 мм в конце августа 2010 года до 280-300 мм в осенне-зимний период.

Сравнение результатов моделирования стока с фактически наблюдаемыми гидрографами показывает удовлетворительную сходимость, наибольшее несовпадение рассчитанной и наблюдаемой кривых получилось в 2013 году (рисунок 1). Для повышения точности расчета необходимо уточнение параметров и верификация результатов моделирования на основе данных о состоянии снежного покрова, влажности и температуры почвы и ряда других характеристик.

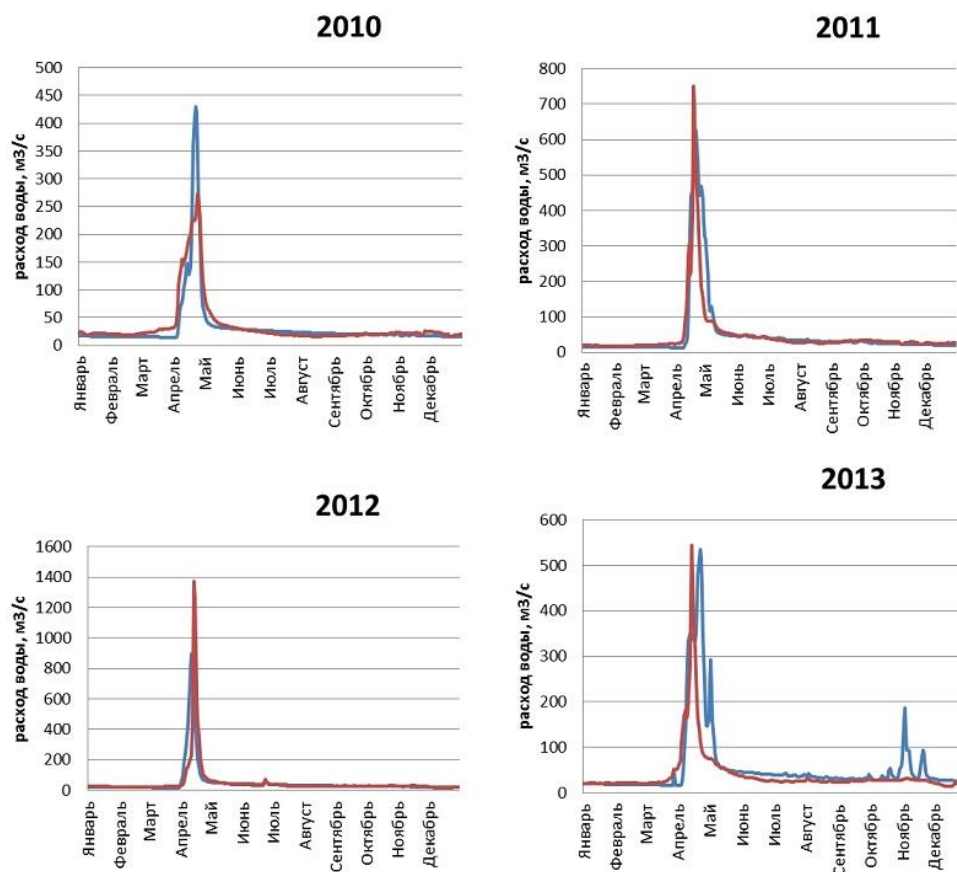


Рисунок 1 – Рассчитанные (синего цвета) и наблюдаемые (красного цвета) гидрографы стока, р. Ик – Нагайбаково, 2010-2013

## Литература

Виноградов Ю.Б., Виноградова Т.А. Математическое моделирование в гидрологии. М: Академия, 2010. 298 с.

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТАТИСТИКА И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ЭКОЛОГИЯ: МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ ДИАЛОГ

Грбарник П.Я.<sup>1</sup>, Секретенко О.П.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

[pavel.grabarnik@issp.psn.ru](mailto:pavel.grabarnik@issp.psn.ru)

<sup>2</sup>*Институт леса им. В.Н. Сукачева, ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[sekretenko@ksc.krasn.ru](mailto:sekretenko@ksc.krasn.ru)

**Аннотация:** В работе на нескольких примерах обсуждается необходимость междисциплинарного диалога между специалистами в пространственной статистике и экологии. Результатом такого диалога должно стать предметно-ориентированное развитие статистической методологии и расширение круга задач, решаемых экологами с использованием сложных методов пространственной статистики.

### 1. Введение. Необходимость диалога между статистиками и экологами.

В последние десятилетия отмечается значительный прогресс в разработке методов статистического анализа пространственных данных – области математической статистики, в которой данные имеют пространственные атрибуты (Diggle, 2003, Illian et al. 2008). Это касается как методологии, так и средств, облегчающих применение сложных статистических процедур, т.е. соответствующих пакетов программ. Эти пакеты программ, например, spatstat, ads, programita и другие, сделали методы пространственной статистики значительно более «дружественными» для экологов. Однако, результативность применения разработанных методов часто невысока из-за отсутствия тесного и постоянного взаимодействия специалистов-статистиков и экологов. Кроме того, программное обеспечение, разработанное математиками, возможно, остается недостаточно простым для экологов. Так, пакет programita ([programita.org](http://programita.org)), созданный экологами-теоретиками для анализа случайных точечных полей в экологии (Wiegand, Moloney, 2014), продолжает пользоваться устойчивой популярностью у биологов, несмотря на то, что содержит существенно меньше возможностей чем, например, пакет spatstat.

В прошлом применение сложных статистических методов за пределами тех, которые описаны в учебной литературе, осложнялось отсутствием доступного программного обеспечения. Отчасти эта проблема была решена с распространением статистической системы R, уникальной чертой которой является ее открытая архитектура и возможность дополнять имеющийся базовый набор программ новыми программами, реализующими статистические методы обработки данных из различных областей знаний. Использование научным сообществом пакетов программ с общим пользовательским интерфейсом привело к большей интеграции статистических методов, которые изначально разрабатывались параллельно, и были ориентированы на различные приложения. Кроме того, доступность программ и, как следствие, возможность использования самых современных методов, которые стали менее «закрытыми», будучи обычно опубликованными в специализированных журналах, привело к ситуации, когда применение сложных статистических методов неспециалистами стало более частым явлением. Однако без консультации со специалистом-статистиком возникает риск некорректного использования метода и/или ошибочной интерпретации результатов. Тем не менее, возврат к практике «разделения труда» между статистиком и экологом не кажется целесообразным. С одной стороны, экологи могут постоянно совершенствовать свои навыки применения статистических методов, участвуя в специализированных учебных программах или курсах, предлагаемых рядом научных организаций, и с другой стороны, специалисты-статистики стали рассматривать применимость метода как часть разрабатываемой методологии, и, следовательно, не могут



игнорировать интересы потенциального «потребителя». Таким образом, современный подход к разработке сложных статистических методов заключается в том, чтобы преодолеть узкие рамки профессиональной области и отталкиваться не от математического удобства, а двигаться навстречу практику-исследователю через междисциплинарный диалог.

## 2. “Настройка” методов пространственной статистики на экологические задачи.

Методы пространственной статистики являются естественным математическим инструментом для анализа экологических данных, поскольку пространственные взаимоотношения между организмами и между организмами и окружающей средой образуют основу экологических процессов. Изучение пространственных структур экологических сообществ позволяет пролить свет на функционирование экологических систем, хотя вопрос о том, насколько полно такая информация отражает экологические процессы, является дискуссионным (Law et al., 2009). Хотя применение статистических методов для анализа экологических данных было приоритетом в экологических исследованиях с ранних этапов (см. классические работы Грейг-Смит, 1967; Pilou, 1969; Василевич, 1969), модели пространственных (точечных) процессов и методы стохастической геометрии развивались специалистами-математиками и рассматривались как математические дисциплины. Прикладные аспекты применения сложных статистических моделей рассматривались скорее как иллюстрации и не всегда предоставляли для экологов ценную информацию. В последнее время взаимный интерес к междисциплинарному диалогу значительно вырос (Baddeley et al., 2014; Warton, 2015). Взаимодействие математиков и экологов, построенное на таком диалоге, ведет как к более качественному планированию экологических исследований и повышению содержательности данных, так и развитию статистических методов, которые становятся более проблемно-ориентированными.

В докладе мы иллюстрируем междисциплинарный диалог примерами из работ, посвященных тестированию экологических гипотез.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №16-04-01348-а).*

## Литература

- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.  
Грей-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967.  
Baddeley A., Diggle P. J., Hardegen A., Lawrence, T., Milne R. K., Nair G. On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. *Ecological Monographs*, 2014. 84(3), 477-489.  
Diggle P. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns, 2nd edn. Arnold, London, U.K. 2003.  
Illian J.B., Penttinen A., Stoyan D. & Stoyan H. Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. Wiley, Chichester, 2008.  
Law R., Illian J.B., Burslem D.F.R.P., Gratzer G., Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke I.A.U.N. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 2009, 97, 616–628.  
Pilou E. C. An Introduction to Mathematical Ecology, John Wiley and Sons, New York, 1969.  
Warton D. I. . New opportunities at the interface between ecology and statistics // *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, V. 6, 363-365.  
Wiegand T., Moloney K. A. Handbook of spatial point pattern analysis in ecology. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton, FL, USA. 2014.

## МОДЕЛЬ САМООРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА РЕСУРСОВ: СРАВНЕНИЕ НАБЛЮДАЕМЫХ И МОДЕЛЬНЫХ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПАТТЕРНОВ «ВЕДЬМИНЫХ КРУГОВ»

Грабовский В.И.<sup>1</sup>, Грабарник П.Я.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*  
[wgrabo@mail.ru](mailto:wgrabo@mail.ru)

<sup>2</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*  
[pavel.grabarnik@issp.psn.ru](mailto:pavel.grabarnik@issp.psn.ru)

**Аннотация:** В работе проведен статистический анализ пространственного размещения так называемых «ведьминых кругов» в Намибии – участков в травянистом покрове, лишенных растительности. Показано, что расположение таких участков хорошо соответствует предложенной модели (Грабовский, 2017) и значительно усиливает позиции объяснений этого феномена с позиций гипотезы самоорганизации растительного покрова.

Известно, что в условиях дефицита ресурсов, например, воды, растительный покров теряет целостность: участки, покрытые растительностью, перемежаются участками открытого грунта (Tongway et al., 2001). В полупустынях Намибии и Австралии разрывы в травянистом покрове (матриксе) имеют округлую форму и названы «ведьмиными кругами» (ВК) (Cramer et al., 2013). Существуют две основные конкурирующие гипотезы формирования ВК, в первой из которых формирование ВК объясняют активностью насекомых (главным образом, термитов) (Juergens, 2013), а во второй самоорганизацией растительного покрова (Getzin et al., 2015, Tarnita et al., 2017). Ранее была предложена модель образования ВК на основе клеточного автомата (Грабовский, 2017), которая имитирует самоорганизацию растительности и хорошо воспроизводит основные характеристики ВК в Намибии: форму, размеры, расстояния между ВК, тип пространственного распределения, а также характерные времена жизни отдельных ВК. Известно, что ВК «рождаются» (часть травы в матриксе вымирает, образуя округлую проплешину), «созревают» (образуют венчик высокой травы по периферии круга), относительно длительное время пребывают без видимых изменений и затем внезапно «умирают» (зарастают травой). Жизненный цикл длится десятилетия. Именно объяснение жизненного цикла ВК остается главной проблемой моделей, отвечающих гипотезе самоорганизации (Getzin et al., 2015).

Детальное описание алгоритма модели приведено в предыдущей работе (Грабовский, 2017). Суть алгоритма сводится к тому, что ресурс, поступающий извне и необходимый для построения биомассы растительности, в локальном масштабе (т.е. некоторой области, например, круга радиуса  $R$ ) не может быть ниже выбранного предельно допустимого порогового значения. Если при расчете суммарного ресурса в пределах круга радиуса  $R$  оказывается, что пороговая величина не достигнута, то биомасса в фокусной клетке «умирает», а доступный ресурс распределяется между всеми «живыми» клетками в радиусе  $R$ . Было показано, что в зависимости от величины притока ресурса и скорости метаболизма в модели образуются структуры по многим свойствам неотличимые от ВК в природе. В данной работе мы модифицировали модель, позволив радиусам  $R$  изменяться, и провели сравнение данных, полученных с помощью модели, и натурными данными. Для сравнения модельного пространственного размещения ВК и размещения, наблюдаемого в природе, были использованы методы стохастической геометрии, основанные на  $L$  и  $g$  статистиках (Грабарник, 2010). Натурные данные были получены из спутниковых карт картографического сервиса Google Maps. На выбранных площадках 400x400 м определялись геометрические центры каждого ВК и сравнивались наблюдаемое пространственное распределение с теми, которые были получены с помощью модели.

Для сравнения пространственного распределения результатов модели и натуральных данных были проведены по 20 повторных симуляций со следующими параметрами: приток ресурса на уровне 4,4 единицы, коэффициент скорости метаболизма равен 0,26. Для коррекции соответствия модели натурным данным варьировали пределы радиуса взаимодействий. В данном случае радиус был в пределах 1 – 6 единиц. Результаты  $L$  и  $g$ -тестов приведены на Рис. 1.

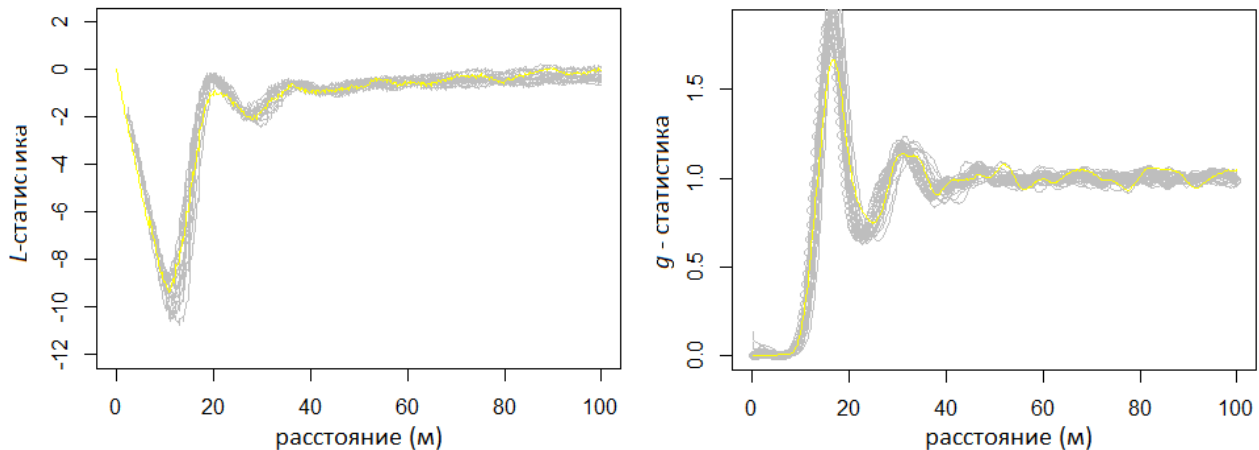


Рисунок 1 – Результаты  $L$ -теста (справа) и  $g$ -теста (слева) пространственного распределения ВК, генерируемого моделью (серые линии), и натуральных данных (желтая линия).

Результаты, представленные на Рис.1, позволяют заключить о наличии строгого порядка в размещении «ведьминых кругов». Центры кругов располагаются в основном не ближе, чем на расстоянии 10-12 м, что соответствует минимуму  $L$ -статистики. Первый пик графика  $g$ -статистики характеризует типичное расстояние до ближайших соседей (~18 м). Второй пик отвечает удаленности второго слоя соседей (~30-34 м). Модель идеально воспроизводит пространственное распределение центров кругов, что выражается в соответствии поведения функциональных статистик для модельных прогонов и натуральных данных. Заметим, что такое точное соответствие трудно достижимо для других моделей самоорганизации растительного покрова.

*Часть работы, соответствующая статистическому анализу данных, выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №16-04-01348-а).*

## Литература

- Грбарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
- Грбовский В.И. Модель растительного покрова в условиях дефицита ресурса: “ведьмины круги” в Намибии // Журн. Общ. Биол, 2017, т. 78, №4, С. 65-79.
- Cramer M. D., Barger N. N., 2013. Are Namibian “Fairy Circles” the consequence of self-organizing spatial vegetation patterning? // PloS One. V. 8. №. 8. e70876..
- Getzin S., Wiegand K., Wiegand T., Yizhaq H., von Hardenberg J., Meron E., 2015. Adopting a spatially explicit perspective to study the mysterious fairy circles of Namibia // Ecography. V. 37. №. 1. P. 1-11.
- Juergens N., 2013. The biological underpinnings of Namib Desert fairy circles // Science. V. 339. №. 6127. P. 1618-1621.
- Tarnita, C. E., Bonachela, J. A., Sheffer, E., Guyton, J. A., Coverdale, T. C., Long, R. A., & Pringle, R. M. 2017. A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns // Nature. V. 541. №. 7637. P. 398-401.
- Tongway D. J., Valentin C., Seghier J. (ed.). 2001. Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments: ecological processes and consequences for management. – Springer Science & Business Media. V. 149.

## АНАЛИЗ КАЧЕСТВЕННЫХ СВОЙСТВ СТОХАСТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С КОНКУРЕНЦИЕЙ И МУТУАЛИЗМОМ

Демидова А.В.<sup>1</sup>, Дружинина О.В.<sup>2</sup>, Масина О.Н.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Российский университет дружбы народов, Москва, Россия*  
[ademidova@sci.pfu.edu.ru](mailto:ademidova@sci.pfu.edu.ru)

<sup>2</sup>*ФИЦ "Информатика и управление" РАН, Институт проблем управления им. В.А. Трапезникова РАН, Москва, Россия*  
[ovdruzh@mail.ru](mailto:ovdruzh@mail.ru)

<sup>3</sup>*Елецкий государственный университет им. И.А. Бунина, Елец, Россия*  
[olga121@inbox.ru](mailto:olga121@inbox.ru)

**Аннотация:** Изучены модели динамики популяций, учитывающие конкуренцию и мутуализм. Проведено качественное исследование моделей в детерминированном случае. Выполнен переход к соответствующим недетерминированным моделям и проведен анализ устойчивости. Сформулированы правила перехода к стохастическим дифференциальным уравнениям в форме Ланжевена и исследованы стохастические модели «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист».

### 1. Введение

Одной из центральных проблем математической биологии является проблема устойчивости моделей популяционной динамики (Александров и др., 2006; Базыкин, 2003; Пых, 1983; Свирежев, 1978; Шестаков, 2007). Важным направлением является анализ устойчивости недетерминированных моделей. Развитие методов исследования устойчивости недетерминированных динамических систем представлено в (Шестаков, 2007; Меренков, 2004; Дружинина, 2009; Демидова и др., 2015). В этих работах описан системный подход к качественному исследованию, позволяющий с единой точки зрения рассматривать свойства устойчивости моделей, описываемых дифференциальными уравнениями различных типов. Указанный подход базируется на переходе от детерминистического описания модели к стохастическому и на принципе редукции задачи об устойчивости решений дифференциального включения к задаче об устойчивости других типов уравнений.

Большинство моделей популяционной динамики, встречающихся в литературе, являются детерминированными. Как известно (Oksendal, 2003), при детерминистическом описании модели не учитываются вероятностные факторы, влияющие на поведение модели. Распространенным методом введения стохастичности в модель является аддитивное добавление стохастического члена, который описывает лишь внешнее воздействие и не связан со структурой самой модели. В (Геворкян и др., 2014) разработан метод построения самосогласованных стохастических моделей, который учитывает структуру моделей и базируется на идее комбинаторной методологии, описанной в (Van Kampen, 1992).

Некоторые детерминированные математические модели динамики популяций с учетом конкуренции и мутуализма рассматривались в (Rai et al., 1983; Freedman et al., 1995; Дружинина и др., 2016) и в других работах. В настоящей работе детерминированное описание каждой из моделей дается системой обыкновенных нелинейных дифференциальных уравнений. Проведено качественное исследование, на основе принципа редукции выполнен анализ устойчивости. Осуществлен синтез стохастических моделей «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист». Описана структура стохастических моделей, записаны уравнения Фоккера–Планка, сформулированы правила перехода к стохастическим уравнениям в форме Ланжевена. Проведен сравнительный анализ детерминированных и стохастических моделей.

## 2. Анализ детерминированных моделей

Рассматривается динамическая популяционная модель «конкурент–конкурент–мутуалист», описываемая системой вида

$$\dot{x}_1 = ax_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{a\beta x_1 x_2}{1 + mx_3}, \quad \dot{x}_2 = \delta x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \eta x_1 x_2, \quad \dot{x}_3 = \gamma x_3 \left(1 - \frac{x_3}{L_0 + lx_1}\right), \quad (1)$$

где использованы следующие обозначения:  $x_i$  – численности популяций соответственно первого конкурента, второго конкурента и мутуалиста ( $i = 1, 2, 3$ ),  $\gamma, L_0, l, a, K_1, K_2, \beta, m, \delta, \eta$  – положительные постоянные. Модель (1) является модификацией модели, рассмотренной в (Rai et al., 1983), и характеризуется логистическим типом роста популяций конкурентов. В отсутствие мутуализма модель (1) представляет собой классическую модель Лотки–Вольтерра конкурентного взаимодействия.

Кроме того, рассматривается динамическая популяционная модель «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист», описываемая системой вида

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= ax_1 \left(1 - \frac{x_1}{b}\right) - \frac{cx_1 x_2}{1 + dx_3}, & \dot{x}_2 &= px_2 \left(1 - \frac{x_2}{q}\right) - \frac{x_1 x_2}{(1 + sx_4)}, \\ \dot{x}_3 &= kx_3 \left(1 - \frac{x_3}{l + mx_1}\right), & \dot{x}_4 &= vx_4 \left(1 - \frac{x_4}{u + wx_2}\right), \end{aligned} \quad (2)$$

где  $x_1, x_2$  – численности популяций первого и второго конкурентов соответственно,  $x_3, x_4$  – численности популяций мутуалистов для  $x_1, x_2$  в любой момент времени  $t$ . Модель (2) является частным случаем модели, рассмотренной в (Freedman et al., 1995).

Для модели (1) в результате решения соответствующих алгебраических уравнений найдены стационарные состояния:  $F_0(0, 0, 0), F_1(0, 0, L_0), F_2(0, K_2, 0), F_3(0, K_2, L_0), F_4(K_1, 0, 0), F_5(K_1, 0, K_1 l + L_0), F_6(K_1 \delta (K_2 \beta - 1) / (K_1 K_2 \beta \eta - \delta), K_2 (K_1 \eta - \delta) / (K_1 K_2 \beta \eta - \delta), 0), F_7(x_1^*, x_2^*, x_3^*)$ . Получены условия существования  $F_0 - F_7$  и построены фазовые портреты модели (1). Для модели (2) также выполнено качественное исследование.

Численные эксперименты проводились с помощью разработанного программного комплекса для численного решения систем обыкновенных и стохастических дифференциальных уравнений методами Рунге–Кутты (Ефферина и др., 2014). Библиотека написана на языке python с использованием модулей numpy и scipy. Реализованы алгоритмы генерирования траекторий винеровского процесса и многоточечных распределений, аппроксимация кратных стохастических интегралов и численные алгоритмы стохастического метода Рунге–Кутты. Для детерминированных моделей с конкуренцией и мутуализмом программный комплекс дает результаты, согласующиеся с аналитическими выводами.

Целью экспериментов являлся сравнительный анализ динамики поведения, а также оценка влияния появления в системе второго мутуалиста. Для моделирования выбраны соответствующие конкретизации моделей (1) и (2) с начальными значениями  $(x_1, x_2, x_3) = (150, 165, 125)$  и  $(y_1, y_2, y_3, y_4) = (150, 165, 125, 125)$ , найдены стационарные состояния. Численный эксперимент показал, что появление в системе второго мутуалиста качественно не меняет поведение системы, однако приводит к смещению стационарных состояний. В качестве второго примера моделировалось поведение систем с начальными значениями  $(x_1, x_2, x_3) = (150, 165, 125)$  и  $(y_1, y_2, y_3, y_4) = (150, 165, 125, 125)$  и с другим набором модельных параметров. Численный эксперимент показал, что отсутствие в системе второго мутуалиста приводит к гибели одного из конкурирующих видов. В качестве третьего примера рассматривались системы с начальными значениями  $(x_1, x_2, x_3) = (250, 100, 125)$  и  $(y_1, y_2, y_3, y_4) = (250, 100, 125, 125)$  и с другими параметрами. Численный эксперимент

показал, что появление в системе второго мутуалиста не приводит к смещению стационарных состояний.

### 3. Построение и анализ недетерминированных моделей

Для моделей (1), (2) построены соответствующие дифференциальные включения, нечеткие и стохастические дифференциальные уравнения. С помощью принципа редукции получены условия устойчивости стохастических уравнений, соответствующих моделям (1), (2). Доказано, что если нулевое решение нечеткого уравнения  $\alpha$ -устойчиво по Ляпунову при каждом  $\alpha \in (0, 1]$ , то нулевое решение соответствующего стохастического уравнения устойчиво по вероятности. Получены условия устойчивости почти наверное и в среднем.

С помощью метода построения самосогласованных стохастических моделей (Геворкян и др., 2014; Demidova et al., 2017) выполнено построение стохастических моделей, соответствующих моделям (1), (2). Записаны схемы взаимодействия, которые содержат символическую запись всех взаимодействий между элементами. Для этого использованы операторы состояния системы и операторы изменения состояния системы.

С учетом соответствующих интенсивностей переходов от основного кинетического уравнения с помощью формального разложения в ряд можно перейти к приближенному уравнению Фоккера–Планка. Далее нетрудно получить эквивалентное стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена. Схемы взаимодействия элементов и операторы изменения состояния  $R$  для моделей (1), (2) представлены в соответствующем виде. Состояние системы описано с помощью вектора  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ , где  $n$  – размерность рассматриваемой системы. Интенсивности переходов из состояния  $x$  в состояние  $x + R^A$  в единицу времени определяются соответствующими соотношениями, что позволяет записать соответствующее модели уравнение Фоккера–Планка и соответствующие ему стохастическое дифференциальное уравнение в форме Ланжевена в виде  $dx = a(x, t)dt + b(x, t)dW$ , где  $x \in R^n$  – вектор состояния системы,  $W \in R^n$  – стандартное  $n$ -мерное броуновское движение.

Показано, что уравнения в моментах для полученных уравнений в форме Ланжевена совпадают соответственно с уравнениями моделей (1), (2) и могут служить для исследования детерминистического поведения.

С помощью разработанного комплекса программ для стохастических моделей проведены численные эксперименты с выбором тех же параметров, что и для численного анализа детерминированных моделей (1) и (2). Часть результатов представлена на рис. 1.

Стохастическая модель

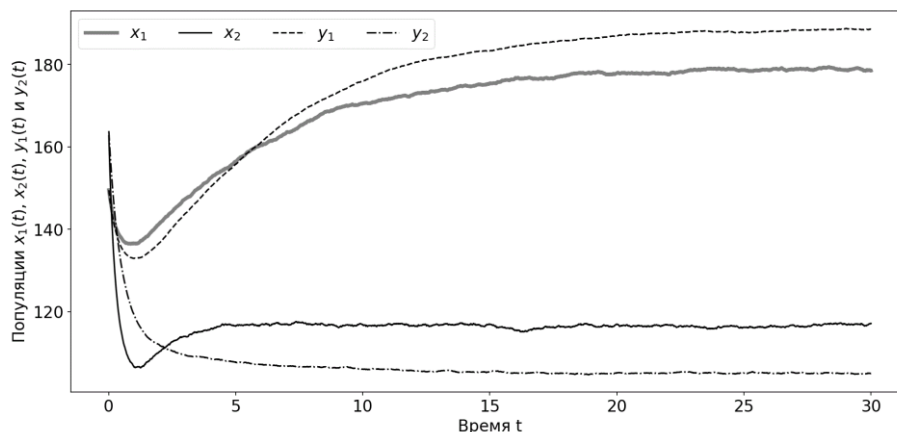


Рисунок 1 – Сравнение поведения решений для стохастических моделей

Численный эксперимент для моделей «конкурент–конкурент–мутуалист» и «конкурент–мутуалист–конкурент–мутуалист» показал значительную близость траекторий для стохастического и детерминированного случаев. Как и в детерминированном случае, траектории средних значений различных реализаций выходят на стационарный режим. Выявлено слабое влияние стохастики на устойчивость, поэтому можно ограничиться рассмотрением детерминистических приближений, которые определяются матрицей  $A(x)$  в уравнении Фоккера–Планка. В ходе численного эксперимента возникла проблема выбора допустимых границ для параметров моделирования. С одной стороны, указанная проблема связана с выявлением промежутков сохранения физического смысла, а с другой стороны, с отслеживанием изменения качественного поведения в зависимости от выбора параметров.

## 6. Заключение

Для исследования динамических моделей взаимодействия популяций с учетом конкуренции и мутуализма использовано сочетание метода построения стохастических самосогласованных моделей и принципа редукции. На основе применения метода построения стохастических самосогласованных моделей осуществлен синтез соответствующих стохастических моделей. На основе принципа редукции получены достаточные условия устойчивости. Численные эксперименты позволили провести оценку согласованности расчетов для детерминированного и стохастического случаев.

*Работа подготовлена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-07-08795) и Минобрнауки России (соглашение № 02.а03.21.0008).*

## Литература

- Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А. Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. СПб.: Соло, 2006.
- Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва–Ижевск: ИКИ, 2003.
- Геворкян М.Н., Демидова А.В., Егоров А.Д., Кулябов Д.С., Королькова А.В., Севастьянов Л.А. Влияние стохастизации на одношаговые модели // Вестник РУДН. Сер. «Математика. Информатика. Физика». 2014. № 1. С. 71–85.
- Демидова А.В., Дружинина О.В., Масина О.Н. Исследование устойчивости модели популяционной динамики на основе построения стохастических самосогласованных моделей и принципа редукции// Вестник РУДН. Сер. «Математика. Информатика. Физика». 2015. №3. С. 18–29.
- Дружинина О.В., Масина О.Н. Методы исследования устойчивости и управляемости нечетких и стохастических динамических систем. М.: ВЦ РАН, 2009.
- Дружинина О.В., Масина О.Н., Щербаков А.В. Структура и качественный анализ математических моделей динамики популяций при наличии мутуализма // Нелинейный мир. 2016. Т. 14. № 6. С. 32–42.
- Еферица Е.Г., Королькова А.В., Геворкян М.Н., Кулябов Д.С., Севастьянов Л.А. Программный комплекс стохастического моделирования одношаговых процессов // Вестник РУДН. Серия «Математика. Информатика. Физика». 2014. № 3. С. 46–59.
- Меренков Ю.Н. Об абстрактном эволюционном уравнении // Дифференц. уравнения. 2004. Т.40. №2. С. 274–276.
- Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
- Шестаков А.А. Обобщенный прямой метод Ляпунова для систем с распределенными параметрами. М.: УРСС, 2007.
- Freedman H. I., Rai B. Can mutualism alter competitive outcome: a mathematical analysis // Rocky Mountain. 1995. V. 25. № 1. P. 217–230.
- Demidova A.V., Druzhinina O.V., Jacimovic M., Masina O.N. Construction and analysis of nondeterministic models of population dynamics // Communications in Computer and Information Science. Springer, 2017. P. 498–510.
- Oksendal B.K. Stochastic differential equations: An introduction with applications. Berlin: Springer, 2003.

Rai B., Freedman H.I., Addicott J.F. Analysis of three species models of mutualism in predator-prey and competitive systems // *Math. Biosci.* 1983. № 63. С. 13–50.

Van Kampen N.G. *Stochastic processes in physics and chemistry.* Elsevier, 1992. V. 1.



## ТРЕХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ ПЕРЕНОСА CO<sub>2</sub> В ПРИЗЕМНОМ СЛОЕ АТМОСФЕРЫ С УЧЕТОМ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Дьяченко М.С.<sup>1</sup>, Мухартова Ю.В.<sup>1</sup>, Ольчев А.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, физический факультет, Москва, Россия

[maria.msu.ff@gmail.com](mailto:maria.msu.ff@gmail.com), [muhartova@yandex.ru](mailto:muhartova@yandex.ru),

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет, Москва, Россия

[aoltche@yandex.ru](mailto:aoltche@yandex.ru)

**Аннотация:** Работа посвящена созданию и исследованию трехмерной модели переноса парниковых газов над неоднородной подстилающей поверхностью и ее сравнению с широко используемым “одномерным” классом моделей, игнорирующих горизонтальную неоднородность поверхности и возможные возмущения, возникающие на элементах шероховатости.

### 1. Введение

Задача определения потоков парниковых газов над неоднородной поверхностью требует развития комплексных процесс-ориентированных двух- и трехмерных моделей, позволяющих адекватно описать вихревую структуру турбулентного переноса, возникающую на элементах шероховатости, а также количественно оценить вертикальные и горизонтальные составляющие атмосферных потоков. Для решения данного типа задач широкое распространение получили модели, использующие разную степень детализации при описании структуры растительности и разный порядок замыкания системы дифференциальных уравнений. В рамках исследования в качестве варианта решения данной проблемы разработана трехмерная модель переноса парниковых газов в пространственно неоднородной системе «почва – растительность – атмосфера», использующая 1.5 порядок замыкания.

### 2. Описание модели

Предлагаемая трехмерная математическая модель позволяет вычислять распределение поля усредненной скорости ветра, коэффициентов турбулентного обмена, турбулентной кинетической энергии и потоков парниковых газов в приземном слое атмосферы над участками местности с произвольным рельефом и структурой растительности. Рассматриваемая в модели начально-краевая задача включает в себя усредненные уравнения Навье-Стокса и неразрывности с использованием 1.5-го порядка замыкания:

$$\frac{\partial U_i}{\partial t} + \sum_{j=1}^3 U_j \frac{\partial U_i}{\partial x_j} = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial}{\partial x_i} \delta P - \sum_{j=1}^3 \frac{\partial}{\partial x_j} \overline{u'_i u'_j} + F_i, \quad i=1,2,3; \quad \text{div } \vec{U} = 0.$$

Уравнения решаются относительно трех компонент усредненного вектора скорости ветра  $\vec{U} = \{U_1, U_2, U_3\}$  и избыточного давления  $\delta P$ . Функции  $u'_i$  представляют собой случайные составляющие компонент скорости ветра, функции  $F_i$  являются компонентами массовой плотности силы  $\vec{F} = -c_d LAD |\vec{U}| \vec{U}$  сопротивления растительности воздушному потоку, символом  $\overline{\quad}$  обозначено среднее значение по некоторому объему и промежутку времени. Ковариации  $\overline{u'_i u'_j}$  представляют собой турбулентные потоки, которые при использовании

замыкания порядка 1.5 выражаются через турбулентную кинетическую энергию (ТКЭ)

$E = 0.5 \sum_{i=1}^3 \langle \overline{(u'_i)^2} \rangle$  и производные от средних значений компонент скорости ветра как:

$$\langle \overline{u'_i u'_j} \rangle = \frac{2}{3} E \delta_{ij} - K \left( \frac{\partial U_i}{\partial x_j} + \frac{\partial U_j}{\partial x_i} \right),$$

где  $\delta_{ij}$  – символ Кронекера,  $K = C_\mu E^2 \varepsilon^{-1}$  – коэффициент турбулентного обмена,  $\varepsilon$  – скорость диссипации ТКЭ,  $C_\mu$  – безразмерный коэффициент пропорциональности.

Для расчета величины  $E$  и скорости ее диссипации  $\varepsilon$  используется система дифференциальных уравнений типа диффузия-адвекция:

$$\begin{cases} \frac{\partial E}{\partial t} + \sum_{j=1}^3 U_j \frac{\partial E}{\partial x_j} = \sum_{j=1}^3 \frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{K}{\sigma_E} \frac{\partial E}{\partial x_j} \right) + P_E - \varepsilon, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial t} + \sum_{j=1}^3 U_j \frac{\partial \varphi}{\partial x_j} = \sum_{j=1}^3 \frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{K}{\sigma_\varphi} \frac{\partial \varphi}{\partial x_j} \right) + \frac{\varphi}{E} (C_{\varphi 1} P_E - C_{\varphi 2} \varepsilon) + \Delta_\varphi, \end{cases}$$

где  $\varphi = \varepsilon/E$  – вспомогательная функция,  $\sigma_E$  и  $\sigma_\varphi$  – безразмерное число Прандтля для ТКЭ и турбулентное число Шмидта для функции  $\varphi$  соответственно,  $P_E$  – скорость сдвиговой генерации ТКЭ:

$$P_E = - \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^3 \langle \overline{u'_i u'_j} \rangle \frac{\partial U_i}{\partial x_j},$$

$\Delta_\varphi = 12 \sqrt{C_\mu} (C_{\varphi 2} - C_{\varphi 1}) c_d LAD |\bar{U}| \varphi$  – увеличение диссипации ТКЭ за счет взаимодействия с растительностью,  $C_{\varphi 1}$ ,  $C_{\varphi 2}$ ,  $c_d$  – безразмерные модельные константы,  $LAD$  – плотность фитомассы.

Пространственное распределение концентрации  $\text{CO}_2$  может быть найдено из уравнения

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \sum_{j=1}^3 U_j \frac{\partial C}{\partial x_j} = \sum_{j=1}^3 \frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{K}{Sc} \frac{\partial C}{\partial x_j} \right) + F_C,$$

где  $Sc$  – число Шмидта для  $\text{CO}_2$ ,  $F_C$  – плотность источников и стоков  $\text{CO}_2$ .

### 3. Результаты

На основе разработанной модели был проведен ряд расчетов компонент скорости ветра, коэффициентов турбулентного обмена и потоков  $\text{CO}_2$  на заданной высоте над поверхностью. Проведенное сравнение результатов, полученных с использованием трехмерной, двумерной (в заданном сечении) и одномерной (без учета горизонтальной

неоднородности подстилающей поверхности) моделей показало существенное воздействие, оказываемое неоднородностями подстилающей поверхности на ветровой режим и турбулентные потоки  $\text{CO}_2$  в приземном слое атмосферы.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, грант № 14-14-00956-П.*

## **Литература**

- Белоцерковский О.М. Численное моделирование в механике сплошных сред. М.: Физико-математическая литература, 1994. 443 с.
- Дубов А.С., Быкова Л.П., Марунич С.В. Турбулентность в растительном покрове. Гидрометеоздат. Ленинград. 1978.
- Мухартова Ю.В., Левашова Н.Т., Ольчев А.В., Шапкина Н.Е. Применение двумерной модели для описания турбулентного переноса  $\text{CO}_2$  в пространственно-неоднородном растительном покрове // Вестник Московского университета. Серия 3. Физика. Астрономия. 2015. № 1. С. 15-22.
- Sogachev A., Panferov O. Modification of two-equation models to account for plant drag // Boundary-Layer Meteorol. 2006. V.121. № 2. P. 229-266.
- Wyngaard J.C. Turbulence in the Atmosphere. Cambridge University press. 2010.

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИИ В ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДЕ

Жданова О.Л.<sup>1,2</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

<sup>2</sup>Дальневосточный Федеральный Университет, Владивосток, Россия

[axanka@iacp.dvo.ru](mailto:axanka@iacp.dvo.ru)

<sup>3</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия  
[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** В работе рассматривается комплексный подход к моделированию динамики генетической структуры и численности популяций песцов (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora), являющихся интересным объектом исследования с точки зрения эволюции и генетического контроля характеристик жизненного цикла животных.

### 1. Введение

Естественные популяции *A. lagopus*, населяющие прибрежные и континентальные территории, имеют различные по доступности пищевые ресурсы и радикально отличаются по своей репродуктивной стратегии. Прибрежные песцы, имея практически постоянную доступность пищевых ресурсов, дают приплод небольшого размера каждый год. Континентальные же питаются мелкими грызунами, главным образом, полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями. В голодные годы популяции континентальных песцов демонстрируют крайне низкий репродуктивный уровень; а в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) резко увеличивают свою плодовитость.

### 2. Модель эволюции

Для описания возможного механизма закрепления генетического разнообразия по размеру помета в популяциях песцов (Ахенович et al., 2007), демонстрирующих кардинально различающиеся репродуктивные стратегии, применен набор динамических моделей с различными типами естественного отбора. Модель F-отбора в популяции с двумя стадиями развития (система 1) позволяет получить различные типы мономорфизма по рассматриваемому признаку у прибрежных песцов и в фермерских популяциях (Жданова, Фрисман, 2016).

$$\begin{cases} y_1(n+1) = \bar{w}(n) \cdot y_2(n) \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1 - y_1(n)) + c \cdot y_2(n) \\ p_1(n+1) = p_2(n)(w_{AA}p_2(n) + w_{Aa}(1 - p_2(n))) / \bar{w}_n \\ p_2(n+1) = (x_n(1 - y_1(n))p_1(n) + cy_2(n)p_2(n)) / y_2(n+1) \end{cases} \quad (1)$$

Где  $y_1$  и  $y_2$  - численности младшего возрастного класса и репродуктивной части популяции, соответственно, в  $n$ -ый сезон размножения,  $p_1(n)$  и  $p_2(n)$  - частота аллеля  $A$  в неполовозрелой и половозрелой группе соответственно,  $c$  - выживаемость половозрелых особей при переходе к следующему сезону размножения. Репродуктивный потенциал определяется следующим образом:  $\bar{w}(n) = w_{AA}p_2(n)^2 + 2w_{Aa}p_2(n)(1 - p_2(n)) + w_{aa}(1 - p_2(n))^2$ , где  $w_{ij}$  - приспособленность  $ij$ -го генотипа.

Для моделирования динамики континентальных популяций песцов, пищей которым служат мелкие грызуны с циклически изменяющейся численностью, рассматриваемая модель (1) дополнена динамикой популяции жертвы путем введения зависимости репродуктивного потенциала генотипа ( $w_{ij}$ ) от его функции питания  $\alpha_{ij}(x)$ :

$$\alpha_{aa}(x_1(n)) = \frac{x_1(n)}{x_{aa} + x_1(n)} \text{ и } \alpha_{AA}(x_1(n)) = \frac{x_1(n)}{x_{AA} + x_1(n)},$$

$$w_{AA}(x_1(n)) = w_{Aa}(x_1(n)) = r_{AA} \cdot \alpha_{AA}(x_1(n)), \quad w_{aa}(x_1(n)) = r_{aa} \cdot \alpha_{aa}(x_1(n)), \quad r_{AA} > r_{aa} \text{ и } x_{AA} > x_{aa},$$

где  $r_{ij}$  – максимально возможное значение репродуктивного потенциала  $ij$ -го генотипа, а  $x_{ij}$  – численность жертвы, при которой  $ij$ -ый генотип имеет репродуктивный потенциал  $r_{ij}/2$ .

Динамика жертвы описывается моделью (2), предложенной в (Фрисман и др., 2014), с учетом влияния хищника

( $u = \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot (\alpha_{aa}(x_1(n)) \cdot (1 - p_2(n))^2 + \alpha_{AA}(x_1(n)) \cdot (1 - (1 - p_2(n))^2)) / x_1(n)$  – доля численности сеголеток, изъятая хищником,  $\alpha_0$  – коэффициент переработки биомассы):

$$\begin{cases} x_1(n+1) = (r_1 x_1(n)(1-u) + r_2 x_2(n)) \cdot e^{-\beta(x_1(n)(1-u) + x_2(n))} \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n)(1-u) + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (2)$$

Здесь  $x_1$  и  $x_2$  – численность сеголеток и перезимовавших половозрелых особей, соответственно,  $r_1$  и  $r_2$  – репродуктивные потенциалы половозрелых групп,  $s$  и  $v$  – их выживаемости;  $\beta$  – коэффициент самолимитирования рождаемости.

Предложенная модель сообщества «хищник–жертва» (1-2) обнаруживает полиморфизмы с циклическими колебаниями численности и частот аллелей рассматриваемого гена (рисунок 1), что позволяет объяснить закрепление генетического разнообразия по размеру помета, наблюдаемого в континентальных популяциях песцов.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 15-29-02658).

## Литература

- Axenovich T.I., Zorkoltseva I.V., Akberdin I.R., Beketov S.V., Kashtanov S.N., Zakharov I.A., Borodin P.M. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) // Heredity. 2007. V. 98. P. 99–105.
- Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*) // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8. № 2. С. 213–228.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9. № 2. С. 414–429.

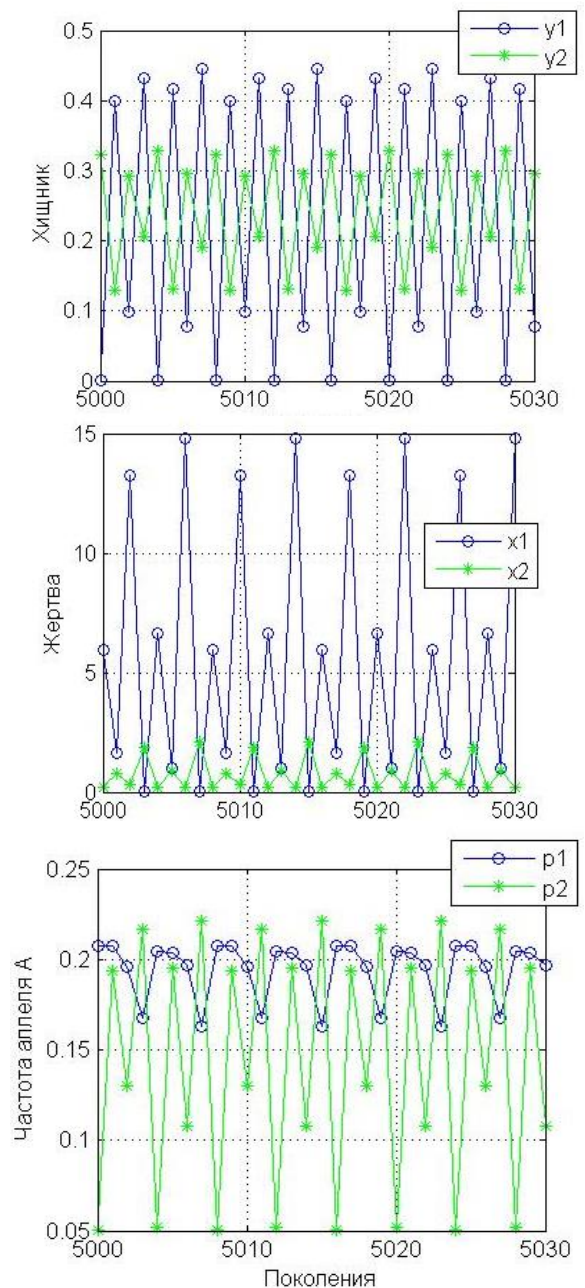


Рисунок 1 – Пример динамики сообщества «хищник–жертва». Полиморфизм, цикл длины 8.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОНЦЕПЦИИ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ БИОСИСТЕМ

Жукова Л.А.<sup>1</sup>, Нотов А.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия*  
[pinus9@mail.ru](mailto:pinus9@mail.ru)

<sup>2</sup> *Тверской государственный университет, Тверь, Россия*  
[anotov@mail.ru](mailto:anotov@mail.ru)

**Аннотация:** предложено вводить в модели диапазоны признаков биосистем и их элементов. Любая модель должна отражать многоступенчатые алгоритмы, которые характеризуют динамику процессов с учётом всего многообразия структурных, физиологических, поведенческих и других изменений, выявляемых при анализе поливариантности биосистем. Актуально использование модернизированных схем геоботанических описаний. Для ряда задач достаточно изучение только доминантных или ключевых видов.

Большинство существующих моделей биосистем или их компонентов не учитывает поливариантность, которая характерна для всех уровней организации биосферы. Поливариантность развития свойственна не только организмам, но и ценопопуляциям (ЦП). Она присуща и сообществам, и экосистемам, включающим представителей разных царств (Поливариантность ..., 2006; Нотов, Жукова, 2013). Наука в настоящее время в основном описывает биосистемы разного ранга в статическом состоянии. Реально элементы всех биосистем динамичны. Они изменяются при воздействии разных природных экологических факторов, конкуренции между элементами ЦП, ценозов и антропогенной трансформации. В связи с этим любая модель должна отражать многоступенчатые алгоритмы, которые характеризуют динамику процессов с учётом всего многообразия структурных, физиологических, поведенческих и других изменений, выявляемых при анализе поливариантности биосистем различного ранга.

Для решения этой задачи актуально использование модернизированных схем геоботанических описаний. При менее детальных исследованиях анализ ЦП структуры можно планировать не для всех компонентов фитоценоза. Для некоторых задач может быть достаточно изучение только доминантов или ключевых видов. При наличии охраняемых растений также целесообразна характеристика их ЦП. Важно обращать внимание на поливариантность динамики ЦП в разных сообществах.

Проводя геоботанические описания важно отмечать жизненные формы для всех или хотя бы основных компонентов фитоценозов. Фитоценоз представляет совокупность ЦП конкретных видов, особи которых имеют определённую жизненную форму и находятся в определенном онтогенетическом состоянии. Каждая ЦП характеризуется специфической онтогенетической структурой (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1977; Онтогенетический атлас ..., 1997–2013), которая может быть очень разнообразной. Для выявления дальнейшей динамики важно определять типы ЦП. В зависимости от соотношения тех или иных онтогенетических групп, роль каждой ЦП в сообществе различна. Бывают полночленные и неполночленные, инвазионные, нормальные и регрессивные ЦП (Ценопопуляции ..., 1977; Динамика ..., 1985). В зависимости от доминирующей онтогенетической группы выделяют молодые (g1), зрелые (g2), стареющие (g3), старые (ss) ЦП (Уранов, 1975; Ценопопуляции, 1976, 1977 и др.). В регрессивных ЦП представлены только растения постгенеративного периода (субсенильные (ss), сенильные (s) и отмирающие (sc)).

Для геоботанических описаний можно рекомендовать следующие признаки, имеющие особое значение для моделирования динамики биосистем:

1. Характер расположения особей в фитоценозе (равномерное, групповое, единичные особи);
2. Плотность ЦП на площадке 0.25–1 кв. м (массовое, единичное, точный подсчёт на 1 кв. м –0.25 кв. м);

3. Наличие генеративных растений (массовое, единичное, точный подсчёт на 1 – 0.25 кв. м);

4. Наличие растений прегенеративного периода (ориентировочная оценка или подсчет на пл. в 1 кв. м);

5. Наличие или отсутствие растений постгенеративного периода (массовое, единичное, точный подсчёт на 1 кв. м – 0.25 кв. м);

6. Определение соотношения растений разных периодов онтогенеза, использование названий, определение типа ЦП (инвазионная, нормальная или регрессивная ЦП);

7. Сравнение структуры ЦП видов доминантов и ассектаторов: индексы  $J_z$ , отражающие соотношение доли прегенеративной фракции и зрелой части ЦП; три типа ЦП: временно угасающие ( $J_z = 0$ ), неустойчивые ( $J_z < 1$ ) и перспективные ( $J_z > 1$ ) (Жукова, Полянская, 2013).

С учетом этих особенностей можно предложить модернизированный вариант бланка геоботанических описаний (Приложение 1). Степень детальности анализа может быть различна в зависимости от решаемых задач.

С использованием предлагаемого подхода модели динамики биосистем, достигнут иного качественного уровня и обеспечат понимание внутренних механизмов поддержания устойчивости и трансформации биосистем.

## Литература

- Динамика ценопопуляций / Отв. ред. Т.И. Серебрякова. М., 1985. 206 с.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.
- Нотов А.А., Жукова Л.А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.
- Онтогенетический атлас / Отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1997–2013. Т. 1. 1997. 239 с.; Т. 2. 2000. 267 с.; Т. 3. 2002. 279 с. Т. 4. 2004. 239 с.; Т. 5. 2007. 240 с.; Т. 6. 2011. 336 с.; Т. 7. 2013. 362 с.
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. 326 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения. М., 1977. 135 с.

Приложение 1

## БЛАНК ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ

Дата «\_\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ г.

Номер бланка \_\_\_\_\_

Ф.И.О. исследователя \_\_\_\_\_

**Название ассоциации и тип фитоценоза** \_\_\_\_\_

**Размер пробной площадки** \_\_\_\_\_

**Географическое положение** \_\_\_\_\_

**Рельеф:**

общий характер \_\_\_\_\_

микрорельеф \_\_\_\_\_

**Влияние человека и животных** \_\_\_\_\_

**Мертвый покров:**

проективное покрытие (в % от площади всей площадки) \_\_\_\_\_

мощность (толщина в см) \_\_\_\_\_

состав \_\_\_\_\_

**Почва:** \_\_\_\_\_

механический состав (песчаная, супесчаная, суглинистая, глинистая) \_\_\_\_\_

**Увлажнение**

Дополнительные сведения \_\_\_\_\_

**Ярусы**

№	Название яруса	Высота, м	Господствующие ЦП

Дополнительные сведения \_\_\_\_\_

**Древесный ярус**

Формула древостоя: \_\_\_\_\_

Характер насаждения (искусственный или естественный): \_\_\_\_\_

Сомкнутость крон, % \_\_\_\_\_

№	ЦП вида	Ярус	ОГ периоды/ состояния	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, м	Число стволов, шт.

Дополнительные сведения \_\_\_\_\_

**Возобновление (подрост)**

№	ЦП вида	Ярус	ОГ периоды/ состояния	Возраст, лет	Высота, м	Обилие	Происхождение*	Распределение

\* – семенное или вегетативное

Дополнительные сведения \_\_\_\_\_

**Кустарниковый ярус**



Характер насаждения (искусственный или естественный): \_\_\_\_\_

Сомкнутость крон, %: \_\_\_\_\_

№	ЦП вида	ОГ периоды/ состояния	Высота, м	Сомкнутость крон, %	Фенофаза	Распределение

Дополнительные сведения

### Травяно-кустарничковый ярус

№	ЦП вида	Жизненная форма	Обилие	ПП, %	ОГ периоды/ состояния	Жизненность	Фенофаза	Распределение

Дополнительные сведения

### Напочвенный покров (мохово-лишайниковый ярус)

№	ЦП вида	Проективное покрытие	Жизненность	Фенофаза	Распределение

Дополнительные сведения

### Эпифитные мхи и лишайники (компоненты внеярусной растительности)

№	ЦП вида	Проективное покрытие	Жизненность	Фенофаза	Распределение

Дополнительные сведения

### Общее заключение и прогноз динамики

*Примечание:* ЦП – ценопопуляция; ПП – проективное покрытие; ОГ – онтогенез

## **ОЦЕНКА РОЛИ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И ДЕСТРУКТОРОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДИНАМИКЕ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА ЛЕСНЫХ И БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮЖНОЙ ТАЙГИ**

Завалишин Н.Н.

*Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия*  
[nickolos@ifaran.ru](mailto:nickolos@ifaran.ru)

**Аннотация:** С помощью трехкомпонентных блоковых динамических моделей круговорота углерода в экосистемах верхового и переходного болот и ельника-кисличника южной тайги Европейской территории России исследуется роль организмов – потребителей живого органического вещества и деструкторов мертвой органики в динамике функционирования круговорота и возможные изменения режимов функционирования при изменениях климата по двум сценариям, соответствующим глобальным сценариям антропогенных выбросов RCP-2.6 и RCP-8.5.

### **1. Введение.**

Наряду с продукционной ветвью биологического круговорота в экосистемах, важное значение в его динамике имеет деструкционная ветвь, отвечающая за разложение мертвого органического вещества и вносящая существенный вклад в общую эмиссию углеродсодержащих газов в атмосферу. Неопределенности и изменчивость эмиссии с поверхности болот бореальной зоны связаны как с её зависимостью от климатических факторов, так и с микробиологическими процессами разложения в торфяной залежи. Как правило, влияние микробиоты (микроорганизмы, бактерии, грибы) на эмиссию не исследуется в силу трудоемкости получения данных о ее составе, биомассе и интенсивностях дыхания и поглощения мертвого органического вещества. Другим воздействием на характер углеродного цикла является потребление фитомассы животными, имеющее критическое значение для лесов, подверженных периодическим атакам насекомых-вредителей, способным резко изменить сам тип экосистемы. Целью настоящей работы является исследование влияния как потребителей фитомассы, так и организмов-деструкторов мортмассы на динамические режимы функционирования цикла углерода в ряде болотных ландшафтов и лесных экосистем южной тайги Европейской территории России при вероятных изменениях климата и эмиссию углеродсодержащих газов с их поверхности.

### **2. Трехкомпонентные динамические модели биотического круговорота.**

Для достижения этой цели построено семейство динамических трехкомпонентных моделей круговорота углерода для мезотрофного, олиготрофного болот и ельника южной тайги (Валдай) Европейской территории России на среднегодовом интервале времени. Помимо углерода живого и мертвого органического вещества, переменной модели является биомасса организмов-деструкторов, а в случае болот и влагосодержание верхнего ненасыщенного слоя торфа. Пулы углерода связаны потоками, соответствующими основным биогеохимическим взаимодействиям компонентов круговорота (рис. 1). Баланс влагосодержания в торфяном слое определяется годовой суммой осадков, стоком, суммарным испарением и притоком влаги из соседних экосистем в случае болот. В качестве базовых статических схем круговорота, необходимых для калибровки коэффициентов потоковых функций по углероду, взяты агрегированные среднегодовые схемы из работ (Alexandrov et al., 1994; Базилевич и др., 1986) (рис. 2). Калибровка уравнения для влагосодержания верхнего ненасыщенного слоя торфа осуществляется с помощью величины уровня болотных вод (УБВ). Зависимость первичной продукции растительности от фитомассы определяется экспертно на основе существующих баз данных (Базилевич и

Титлянова, 2008) и ее значений в измеренных состояниях. Для углерода трех пулов получается система ОДУ:

$$\begin{cases} \frac{dC_1}{dt} = C_1(\varphi_1(C_1) - m_1 - \alpha_{13} - \gamma_{12}C_2) \\ \frac{dC_2}{dt} = q_2 + \gamma_{12}C_1C_2 - m_2C_2 - \alpha_{23}C_2 + \gamma_{32}C_2C_3, \\ \frac{dC_3}{dt} = q_3 - m_3C_3 + \alpha_{13}C_1 - \gamma_{32}C_2C_3 + \alpha_{23}C_2 \end{cases} \quad (1)$$

где  $C_i$  – запасы углерода в пулах экосистемы ( $\text{гС}/\text{м}^2$ ),  $q_i$  – входные потоки из соседних экосистем,  $NPP = C_1\varphi_1(C_1)$  – чистая первичная продукция ( $\text{гС}/\text{м}^2/\text{год}$ ), межблоковые потоки опада, дыхания и отмирания имеют донорный тип с коэффициентами  $\alpha_{ij}$ . Взаимодействие пула деструкторов с живой и мертвой биомассой выражено простейшей нелинейной функцией типа Лотки-Вольтерра с коэффициентами  $\gamma_{ij}$ . Коэффициенты дыхания деструкторов и потребления ими мертвого органического вещества зависят от среднегодовой температуры воздуха и определяются влажностью верхнего слоя почвы. Для него в случае болот задается уравнение водного баланса, откалиброванное по данным о сумме осадков и УБВ по методу, реализованному в (Hilbert et al., 2000). Для моделируемых типов ельника в силу отсутствия УБВ можно задать зависимости этих коэффициентов от температуры и осадков на основе экспертных данных (Калужный и Лавров, 2005).

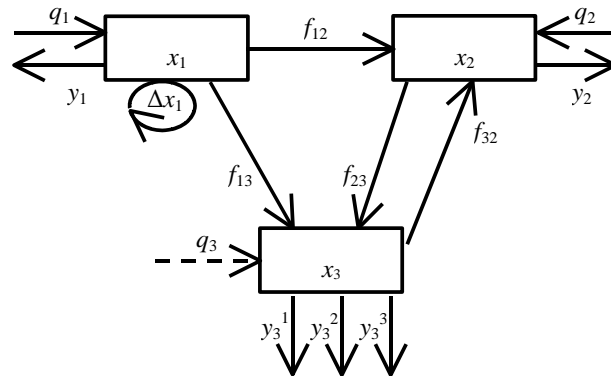


Рис. 1.

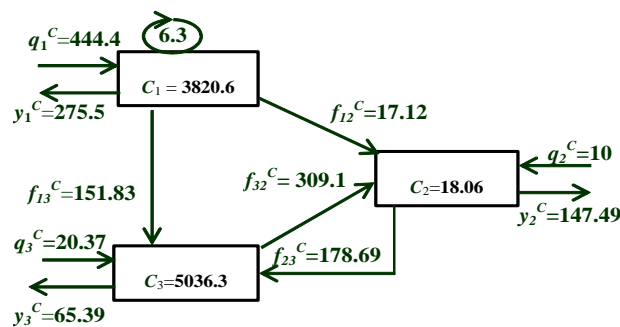
Агрегированная трехкомпонентная модель биотического круговорота углерода в болотных экосистемах бореальной зоны.

Запасы:  $x_1$  – растительность,  $x_2$  – животные, грибы и бактерии (деструкторы),  $x_3$  – опад, подстилка и органическое вещество ненасыщенного слоя торфа.

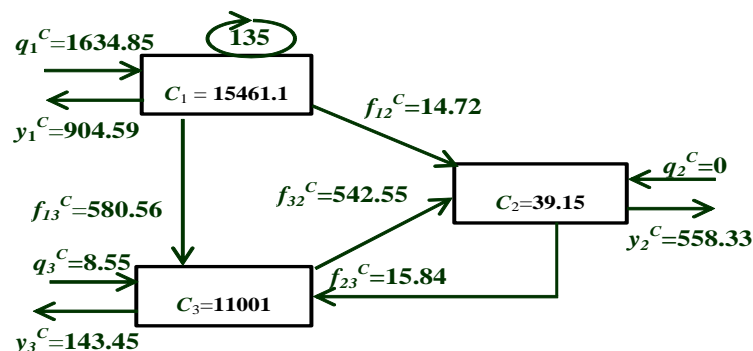
Потоки:  $\Delta x_1$  – закрепление в истинном приросте,  $q_1$  – ассимиляция  $\text{CO}_2$  из атмосферы растениями в ходе фотосинтеза,  $q_2$  – миграция потребителей из соседних экосистем + поглощение органического вещества потребителями из торфа,  $q_3$  – привнос мертвого органического вещества (МОВ) из соседних экосистем (отсутствует для олиготрофных болот),  $y_1$  – автотрофное дыхание и потребление фитофагами из других экосистем,  $y_2$  – дыхание деструкторов и потребителей,  $y_3^1$  – торфообразование,  $y_3^2$  – вынос МОВ со стоком,  $y_3^3$  – абиотическое окисление МОВ,  $f_{12}$  – потребление растительности собственными

фитофагами,  $f_{13}$  – опад и отпад,  $f_{23}$  – отмирание животных и микроорганизмов,  $f_{32}$  – разложение МОВ деструкторами.

Равновесия модели (1) подразделяются на граничные – с нулевой компонентой – и нетривиальные. Методы теории бифуркаций позволяют определить границы устойчивости этих стационарных состояний в пространстве параметров, зависящих от характеристик климата (среднегодовой температуры и суммы осадков) и содержания углекислого газа в атмосфере. Часть граничных равновесий для леса лежит вне неотрицательного ортанта фазового пространства, а нетривиальные можно интерпретировать как различные типы леса и луг. Общим свойством параметрических портретов лесных и болотных экосистем является наличие областей устойчивости колебательных режимов, управляемых параметрами активности микробиоты. В случае болотных экосистем она определяется уровнем болотных вод, а для лесов – годовой суммой осадков. Таким образом, межгодовую изменчивость эмиссии углерода в лесных и болотных экосистемах южной тайги можно частично объяснить колебательным характером динамики жизнедеятельности организмов-деструкторов мертвого органического вещества. Для переходного и верхового болот на границах устойчивости колебательные режимы теряют её в пользу граничных равновесий, что соответствует превышению уровнем болотных вод средней поверхности болота и падению величины эмиссии  $\text{CO}_2$  в силу исчезновения зоны аэробных условий.



а) переходное сосново-кустарничково-сфагновое болото (Alexandrov et al., 1994);



б) ельник-кисличник (Базилевич и др., 1986).

Рис. 2. Агрегированные трехкомпонентные схемы биотического круговорота углерода в экосистемах переходного болота и ельника-кисличника южной тайги Европейской территории России.

Для моделирования последствий изменений климата использованы климатические проекции модели IPSL, основанные на двух сценариях RCP антропогенных выбросов в

атмосферу в ближайшие 100 лет – «жестком» RCP-8.5 и «мягком» RCP-2.6. Относительно мягкий сценарий изменения среднегодовой температуры и суммы осадков RCP-2.6 приводит в течение 100 лет к небольшим изменениям круговорота углерода в болотных экосистемах, и повышению суммарной эмиссии углерода в атмосферу (около 15%). Однако нарастание среднегодовой температуры и колебаний суммы осадков приводят к росту амплитуды колебаний биомассы деструкторов и возрастанию амплитуды колебаний эмиссии.

Сценарий сильной нагрузки RCP-8.5 ведет к более существенному повышению среднегодовой температуры и содержания углекислого газа в атмосфере, что способно стимулировать рост растительности как в лесу, так и на болотах. Монотонное увеличение суммы осадков может привести к заболачиванию ельников, а колебания с растущей амплитудой – к колебательному режиму для углерода в пулах лесных экосистем и эмиссии CO<sub>2</sub>. Для обоих вариантов характерно усиление активности деструкторов МОВ, в то время как повышение среднего УБВ на болотах приведет к большей консервации углерода в торф и вызовет снижение той части эмиссии, за которую ответственны организмы-деструкторы.

*Работа поддержана проектом 16-07-01205а РФФИ и Программой РАН «Влияние современных изменений климата и окружающей среды на процессы в атмосфере и криосфере».*

## **Литература**

- Alexandrov G.A., Bazilevich N.I., Logofet D.O., Tishkov A.A., Shytikova T.E., 1994, Conceptual and mathematical modelling of matter cycling in Tajozhny Log bog ecosystem. In: B.C.Patten et al. (eds.), Wetlands and Shallow Continental Water Bodies, SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, vol. 2, pp. 45-93.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.Г., Тишков А.А., Географические особенности структуры и функционирования экосистем. – М., Наука, 1986.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в наземных экосистемах. - Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2008.
- Калужный И.Л., Лавров С.А., Сезонная эмиссия двуокиси углерода в засушливый год на олиготрофном болотном массиве северо-запада России. // Метеорология и гидрология, 2005, № 10, с. 81-93.
- Hilbert D., Roulet N., Moore T., Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems. // Journal of Ecology, 2000, v. 88, pp. 230-242.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ И ОРИЕНТАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЗВЕРЕЙ

Зайцев В.А.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*  
[zvrit09@mail.ru](mailto:zvrit09@mail.ru)

**Аннотация:** В исследовании перемещений нескольких видов зверей выделены иерархически организованные векторные системы, разные элементы которой характеризуют ориентацию на признаки среды разного масштаба. Переориентация на разные признаки реализуется с участием триггерной системы особых положений, рекурсивных ритмов, определяющих и фрактальные свойства траектории.

### 1. Введение

В исследовании поведения, определяющего перемещения животных, выделяется несколько направлений. Первое касается изучения механизмов, формирующих траектории движения к ориентиру, в системе ориентиров (таксисы, кинезы). Второе направление основано на приложении физических теорий: броуновского движения, полетов Леви (Levy's walk) и др. к объяснению наблюдаемых свойств перемещений. Во многих математических моделях, однако, не решена проблема связи детерминированного, в основном, перемещения со случайным выбором направлений, определяемых данными моделями.

В задачи сообщения, основанного на исследовании перемещений зверей в естественной среде обитания, входит: а) выделение конструктивных компонентов переходов, характеризующих поведенческий механизм при движении в системе ориентиров; б) определение параметров, находящиеся в основе формирования траекторий разного уровня пространственной организации.

### 2. Материал и методика

В исследования кабарги, лося, рыси, тигра и других зверей (всего 16 видов в разном объеме данных) в Центральной России и на Дальнем Востоке применена комбинированная методика (Зайцев, 1991, 2002 и др.): визуальные наблюдения, тропления и др. на ключевых участках. Съёмка траекторий проведена компасом, буссолью, выверенными шагами, землемерным циркулем, GPS-Глонас регистраторами. Минимальные единицы съёмки траектории – элементарные векторы  $V_{\alpha}$ , представляющие собой отрезки почти прямолинейного пути зверя (от  $< 0.5$  м до немного  $\geq 10$  м); углы отклонения  $\alpha_i$  между последовательными  $V_{\alpha}$ , измеренными по азимуту. При троплении отмечали разнообразные ориентиры, препятствия и др. Обработка проведена в пакетах программ NextQGIS, MapInfo, Statistica, Statgraphics. Использован итерационный подход к анализу ориентации при движении к признакам, удаленным на разные расстояния.

### 3. Результаты и обсуждение

На переходах всех видов выделены векторные композиции  $[\tilde{V}_{i...j}]$ , включающие траектории (треки)  $V_{i,j}$ , линии визирования ориентира  $V_{or.i,j}$  из начала трека на его окончание – точечный ориентир (дерево, лежка и др.) или при переходе вдоль линейного ориентира (зарослей, гребня склона и др.). Зверь, в общем случае, выбирает основное направление по  $V_{or.i,j}$ , после чего подключается вся система векторной ориентации на чередующиеся при движении опорные ориентиры, препятствия, места с кормом, лежки и др. Элементарные векторы  $V_{\alpha}$  (у лося 1.8–24.8 м), сочетания которых формируют более протяженные траектории  $V_m$  (у лося 24–90.8 м),  $V_k$  (до 91–272 м), объединенные общим для каждой из них  $V_{or.m...k}$ .  $V_m$ ,  $V_k$ , входят в переходы  $nV_k$  (до 900–1000 м) с направлениями  $V_{or.nk}$  и так далее вплоть до перемещения по участку обитания или пути миграции. Каждая из групп треков и соответствующих им  $V_{or.nk}$  связана с ориентацией на признаки среды разного масштаба, но в

полном объеме выявляется и в отсутствие их части, например, при переходе по полю. При варьировании длин треков и  $V_{ор.нк}$  у разных видов, они имеют сходство, обусловленное распределением ориентиров, препятствий.

Распределение  $|V\alpha|$  и  $\alpha_i$  имеет правую асимметрию. На переходах в сложной среде заметны подгруппы  $V\alpha$ . Углы отклонения  $\alpha_i$  между  $V\alpha$  обычно распределены с несколькими модальными пиками, например, у лося:  $7.5^\circ$ ;  $25^\circ$ ,  $55^\circ$ ,  $135^\circ$ . При средних  $\alpha_i$  кабарги  $52.4^\circ$ ,  $61.7^\circ$  и др. на разных переходах мода составила  $27^\circ$ ,  $61^\circ$  соответственно. Характерны также промежуточные пики. С увеличением угла  $\alpha_i$  длины  $|V\alpha|$  уменьшаются: для лося по средним для образцов перехода –  $H = 0.908$ ; кабарги в общей выборке ( $n = 1431$ ) –  $r = -15$ ; у кабана –  $r_h = -0.33$ ; волка –  $r_h = -0.34$ ; зайца-беляка –  $r_h = -0.70$ ; для всех  $p < 0.001$ . Клинокинез смен направлений, формирующий волнообразные траектории, характерен для всех групп векторов. Каждая полуволна  $\lambda/2$  на сменах  $V\alpha$  состоит из 2–4 векторов, иногда больше. Прослежена связь параметров  $\alpha_i$ ,  $|V\alpha|$  и др., ритма смен направлений  $V\alpha$  и др. со свойствами местообитания, распределением объектов пищи и поведенческой активности зверя.

Для сглаженных кривых  $V_m$ ,  $V_k$  характерна спиральная форма, определенная на 69%–86% разных переходов лося. При варьировании формы выделено несколько групп спиральных треков, например, для лося с начальными углами:  $\alpha_{m1} \approx 11^\circ$ – $19^\circ$  (тип  $G$ );  $\alpha_{m2} \approx 27^\circ$  (тип  $A$ );  $\alpha_{st3} \approx 66^\circ$  (тип  $B$ ). С учетом  $\alpha_{mi}$  треки  $V_m$ ,  $V_k$  типа  $+B$  приближаются формулой логарифмической спирали с углом  $\alpha_{st3} \sim 66^\circ$ – $67^\circ$ , что характерно для менотаксической ориентации. Форма треков типа  $+A$  при  $\alpha_{m2}$  (рис.) имеет свойства и логарифмической и гиперболической спиралей:

$$\rho = \frac{A}{\alpha st + \varphi} \left( \frac{\sqrt{1 + (\alpha st + \varphi)}}{\alpha st + \varphi} \right) e^n - b (\sin \alpha) e^{jk(\pi n - \alpha)} \pm d,$$

где  $A$  – параметр спирали;  $\alpha st - 1,16$  рад;  $\rho$  – полярный радиус;  $\varphi$  – угол между  $\rho$  и  $V_{ор.нк}$ ;  $\alpha$  – угол между касательной и  $\rho$ ;  $n, j, b$  – коэффициенты;  $d$  – интервал, равный  $0.2\rho$ , в пределах которого расположено большинство треков  $A, B$ . Однако обычны спирали как с раскручиванием траектории ( $-A, -B$ ), так и с ее закручиванием ( $+A, +B$ ). Тем не менее, каноническая формула спирали указывает на сочетание менотаксической ориентации с движением к устойчивому положению – седловой точке (нередко совмещенной с конкретным ориентиром) при гиперболической траектории перехода на другие подобные треки. С приближением к окончанию  $V_m, V_k$  меняется режим функционирования особого положения: от узла, фокуса к седлу. Определены и другие особые положения.

Перемещение в системе опорных и других ориентиров, совмещенных с особыми положениями, реализуется при двойном контроле:  $\lim (\Delta l / \Delta t) T = L$ . При контроле ориентира:  $\lim l = L$ , но с дополнительным таймерным контролем ( $\tau \rightarrow \tau_{ior} T$ ). При контроле по периоду:  $\lim \tau = \tau_{ior} T$ , где  $\tau$  – отсчет собственного времени при  $\tau_{ior} = 1$ .

#### 4. Заключение

Переориентация на признаки среды разного масштаба на переходах зверей отражается в векторных системах смен направлений и треков движения. Разные элементы данных систем частично взаимосвязаны друг с другом. Регулирование перемещений происходит с участием рекурсивных ритмов (Зайцев, 1991; 2002 и др.) или фрактального времени, часов (Cole, 1995; Bartumeus, Levin, 2008; etc.) переориентации. В разном масштабе зверь реализует общий тип ориентации, имеющий менотаксическую составляющую с перемещением в системе особых положений, совпадающих или не совпадающих с конкретным ориентиром, и формирующих триггерную систему. При движении к ориентире или по общему направлению происходит смена режима функционирования особого положения с переходом

у седловой точки на другой подобный трек. Фрактальные свойства траекторий, параметры и проявления другой поведенческой активности характеризуют одни из наиболее существенных адаптаций поведения животных к пространственно-распределенным качествам среды обитания разного масштаба.

### **Литература**

- Зайцев В.А. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. М.: Наука, 1991. 216 с.
- Зайцев В.А. б. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammalia) // Журн. общей биол. 2002. Т. 63, № 4. С. 335–350.
- Bartumeus F., Levin S.A. Fractal reorientation clocks: linking animal behavior to statistical patterns of search // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. № 49. P. 19 072–19 077.
- Cole B.J., Fractal time in animal behavior: the movement activity of *Drosophila* // Anim. Behaviour. 1995. V. 50. P. 1317–1324.



## ПРИБЛИЖЕННЫЕ ЧИСЛЕННЫЕ МОДЕЛИ ДЫХАНИЯ ЧЕЛОВЕКА С РЕСПИРАТОРОМ

Зарипов Ш.Х.<sup>1</sup>, Мухаметзанов И.Т.<sup>1</sup>, Гриншпун С.А.<sup>2</sup>, Фатхутдинова Л.М.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Казанский федеральный университет, Казань, Россия,  
[shamil.zaripov@kpfu.ru](mailto:shamil.zaripov@kpfu.ru)

<sup>2</sup>Университет Цинциннати, Цинциннати, США

<sup>3</sup>Казанский государственный медицинский университет, Казань, Россия

**Аннотация:** Предложена математическая модель и проведены исследования осаждения аэрозольных частиц в различных отделах дыхательного тракта человека при свободном дыхании и дыхании через герметично и негерметично закрепленные респираторы.

### 1. Введение

В условиях запыленной воздушной среды применяются различные средства индивидуальной защиты органов дыхания (СИЗОД), что позволяет значительно уменьшить вдыхаемую фракцию пылевых частиц. В работе развита приближенная математическая модель дыхания человека с учетом респиратора на основе модели сферического пробоотборника с пористым слоем. Предложен метод оценки количества оседающей полидисперсной взвеси в отделах дыхательного тракта человека при использовании герметично и негерметично закрепленного СИЗОД.

### 2. Постановка задачи и результаты

Рассматривается стационарное двумерное осесимметричное течение газа с взвешенными частицами при обтекании сферы с аспирирующим отверстием и фильтрующим слоем перед ним. Движение воздушной среды в приближении ламинарного вязкого течения газа описывается уравнениями Навье-Стокса в однородной области и расширенными уравнениями Бринкмана внутри пористого слоя. На основе численного решения в среде программы ANSYS/Fluent ([www.ansys.com](http://www.ansys.com)) рассчитывается величина *TIL* (Total Inward Leakage), характеризующее отношение концентрации частиц внутри дыхательных путей к концентрации аэрозольных частиц вдали от головы человека (Mukhametzanov et al, 2016).

Для расчета количественной дозы  $D_i(d_p)$  частиц (число частиц), оседающих в *i*-ом отделе дыхательного тракта человека в запыленной воздушной среде, используется формула вида (Oravisjärvi et al, 2014):

$$D_i(d_p) = C_0(d_p) \times F_i(d_p) \times V \times TIL(d_p)$$

где  $d_p$  – диаметр частицы,  $C_0(d_p)$  – распределение числовой концентрации частиц вдыхаемой взвеси по размерам на рабочем месте,  $F_i(d_p)$  – фракция частиц, оседающих в *i*-ом отделе дыхательного тракта человека,  $V$  – объем вдыхаемого воздуха. Коэффициент пропускания фильтра соответствует респиратору класса N95. Для расчета  $F_i(d_p)$  используется программа MPPD (<http://www.ara.com/products/mppd.htm>). Рассчитываются количественные дозы  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$  оседающих в течение 8 часов частиц диоксида титана  $TiO_2$  (Yang et al, 2012) в трех областях соответственно: верхние дыхательные пути (носовая полость, носоглотка, носоглоточные пути), нижние дыхательные пути (трахея, бронхи, бронхиолы), альвеолярная зона, а также суммарное количество  $D = D_1 + D_2 + D_3$ . При использовании герметично закрепленного респиратора число частиц, оседающих в верхних дыхательных путях, падает примерно на два порядка (рис. 1а). При наличии зазора, площадь  $S_l$  которого составляет 0.1% от площади  $S_f$  внутренней поверхности респиратора, кривая  $D_1(d_p)$  по форме повторяет кривую осаждения при свободном дыхании и оказывается между кривыми, полученными для дыхания без респиратора и дыхания через герметично закрепленный респиратор (рис. 1.б–г).

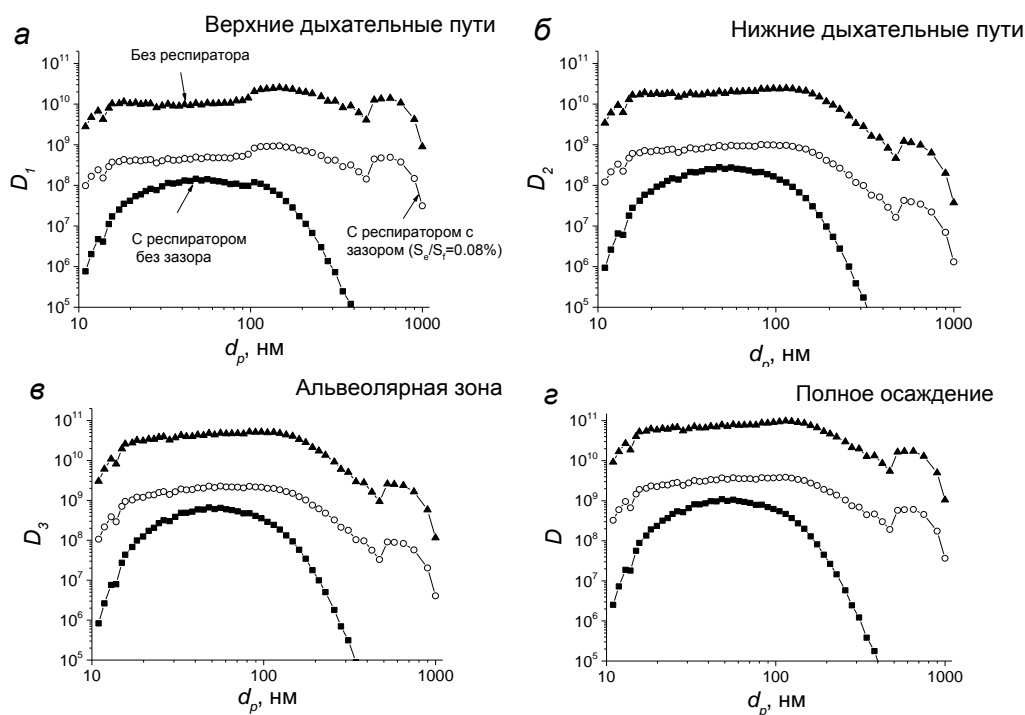


Рисунок 1 – Зависимости доз  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ ,  $D$  от диаметра частиц

### 3. Выводы

Предложена математическая модель и проведены параметрические исследования коэффициента защиты аэрозольного респиратора при различных значениях проницаемости материала фильтра и размеров щели между респиратором и лицом. Предложен метод оценки числа частиц, оседающих в различных отделах дыхательного тракта человека, для неоднородного распределения концентрации по размерам. Рассчитано осаждение частиц диоксида титана при свободном дыхании и дыхании через герметично и негерметично закрепленные респираторы. Показано, что зазоры между респиратором и лицом относительной площадью  $\sim 0.1\%$  приводят к уменьшению коэффициента защиты в 3.5 раза для высокодисперсных и почти в 48 раз для частиц с размерами выше 100 нм частиц.

*Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 15-01-06135, 16-51-10024 и Программы повышения конкурентоспособности Казанского Федерального Университета.*

### Литература

- Oravisjärvi K., Pietikäinen M., Ruuskanen J., Niemi S., Laurén M., Voutilainen A., Keiski R. L., Rautio A. Diesel particle composition after exhaust after-treatment of an off-road diesel engine and modeling of deposition into the human lung // J. Aerosol Sci. 2014. V. 69. P.32–47.
- Mukhametzanov I.T., Grinshpun S.A., Zaripov S.K., Gilfanov A.K. Assessing the Protection Provided by Facepiece Filtering Respirator: New Model Involving Spherical Porous Layer with Annular Peripheral Opening // Aerosol Air Qual. Res. 2016. V.16. P. 2428–2437.
- Yang Y., Mao P., Wang Z., Zhang J. Distribution of Nanoparticle Number Concentrations at a Nano-TiO<sub>2</sub> Plant // Aerosol Air Qual. Res. 2012. V.12. P. 934–940.

## ЭКОСИСТЕМНЫЕ ФУНКЦИИ КУСТАРНИЧКОВ: МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД К ИХ ОЦЕНКЕ

Зубкова Е.В.<sup>1</sup>, Фролов П.В.<sup>1</sup>, Лянгузова И.В.<sup>2</sup>, Шанин В.Н.<sup>1,3</sup>, Быховец С.С.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

[elenazubkova2011@yandex.ru](mailto:elenazubkova2011@yandex.ru), [ximikadze@gmail.com](mailto:ximikadze@gmail.com), [shaninvn@gmail.com](mailto:shaninvn@gmail.com), [s\\_bykhovets@rambler.ru](mailto:s_bykhovets@rambler.ru)

<sup>2</sup>*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*  
[ilyanguzova@binran.ru](mailto:ilyanguzova@binran.ru)

<sup>3</sup>*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*  
[shaninvn@gmail.com](mailto:shaninvn@gmail.com)

**Аннотация:** рассмотрены разные аспекты учета экосистемных функций кустарничков *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. при моделировании травяно-кустарничкового яруса бореальных лесов.

К одному из основных назначений экологии, как науки, можно отнести исследование экосистемных функций разных компонентов природных экосистем, закономерностей их проявлений, устойчивость, влияние на человека и влияние деятельности человека на протекание процессов в природе. В последнее десятилетие в связи с развитием техники и технологии оценки последствий антропогенных нарушений для экосистем произошло осознание опасности превышения скоростей разрушающего техногенного воздействия человека на экосистемы над скоростями естественного восстановления сообществ; а зачастую и невозможности их восстановления после определенного рода нарушений. Комплексный подход к пониманию потребностей человека для полноценной успешной жизни и попытки оценить роль отдельных компонентов экосистем привел к трактовке жизненно необходимых для человека функций природы как «услуг» – выгод, которые человек получает от экосистем. При такой оценке учитывается польза от природы не только как от ресурса материалов для строительства и производства продуктов питания, но и как источника эстетического удовольствия, условий отдыха, восстановления сил и гармонии души человека, а также поддержания благоприятной среды обитания. В общих чертах принято выделять следующие аспекты функций и услуг лесов: производственные (обеспечивающие), регулирующие и поддерживающие, рекреационные (Экосистемные услуги..., 2013). Разработке этой темы посвящены международные программы Европейского Союза (FP7 ERA-NET Sumforest “Sustainable Forests for the Society of the Future”) и программы России и ближнего зарубежья (Научно-техническая программа Союзного государства «Оценка и пути предотвращения рисков возникновения кризисных ситуаций в лесах при интенсификации лесного хозяйства»).

На основании накопленных знаний в популяционной биологии растений и экологии создана компьютерная программа моделирования роста и развития популяций трав и кустарничков в разных экотопических условиях с возможностью оценки скоростей восстановления ценопопуляций при нарушениях. CAMPUS-S (Cellular Automata Model of Plant's United Spread) (Комаров и др., 2015; Фролов и др., 2015; Komarov et al., 2015) в композиции с комплексом программ EFIMOD лаборатории моделирования экосистем (<http://ecomodelling.ru/>) программа предназначена для моделирования динамики разрастания и расселения растений травянисто-кустарничкового яруса (ТКЯ). Программа содержит *структурный блок*, позволяющий оценивать геометрию, скорости роста и взаимодействие ценопопуляций растений и *продукционный блок*, учитывающий биомассы и вклад биогенных элементов разных органов растений в биогеохимические циклы азота и углерода. Программа явилась продолжением работ заведующего лабораторией моделирования экосистем д.б.н., проф. Александра Сергеевича Комарова по использованию метода клеточных автоматов для описания онтогенеза и жизни ценопопуляций травянистых растений (Зубкова и др., 2016).

Проведенная параметризация данных для кустарничков черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) позволяет учитывать вклад кустарничков в биогеохимический цикл лесов в разных экотопических условиях (*регулирующая функция*). Представленные виды относятся к доминантам травяно-кустарничковой яруса бореальных лесов, и хотя и различаются по экотопической приуроченности (по режиму влажности и богатства почв), имеют зону содоминирования. В местах поселения кустарнички создают сплошное покрытие как в надземной части, образуя сомкнутые заросли так и в лесной подстилке, формируя плотную «ткань» переплетенных корневищ и тонких корней; что препятствует выветриванию и смыву почвы (*поддерживающая функция*). По данным, полученным на пробной площади (ПП) размером 20×25 м в 80-летнем сосняке кустарничково-зеленомошном (9С1Б) на песчаных почвах (Московская обл., Отрадинское лесничество) у черники максимальное отмеченное число парциальных образований (ПО) разных онтогенетических состояний в микропонижениях рельефа, где она создает монодоминантное сообщество, составило 172 ПО на м<sup>2</sup>; в монодоминантных участках с брусникой – до 178 ПО на м<sup>2</sup>; в смешанном сообществе совокупное число ПО двух видов может составлять 248 шт. на м<sup>2</sup>. Исследования показали, что распределение парцелл связано с элементами микрорельефа, который, в свою очередь, определяет влажность и почвенное богатство. На рисунке 1 а и б, представлены данные ПП по распределению ТКЯ и влажности почв, на рисунке 2 результат моделирования с учетом влажности почв.

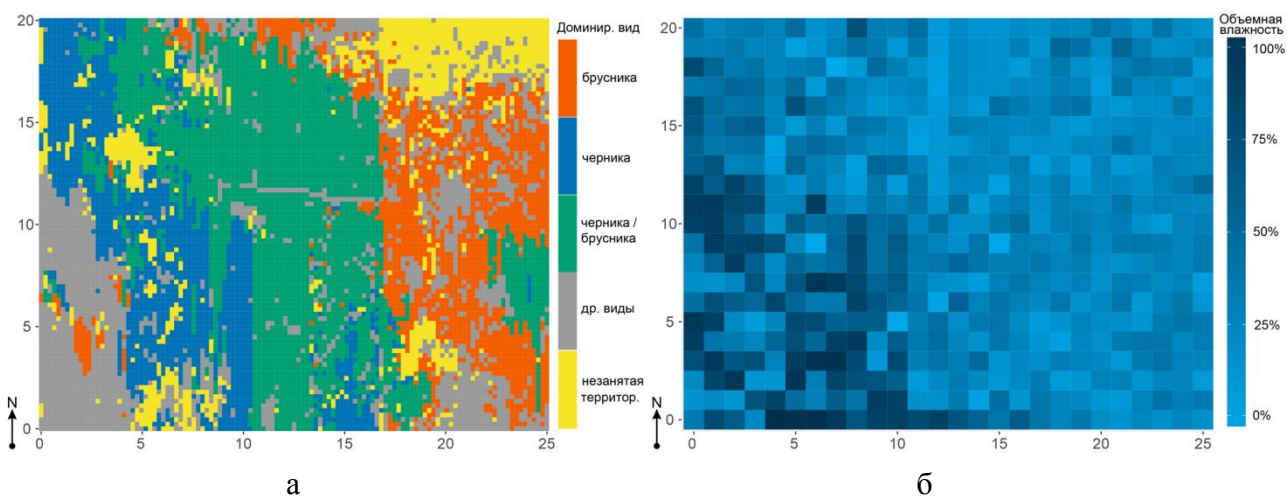


Рисунок 1 – План-схема ПП а) доминирования черники и брусники; б) пространственной неоднородности объемной влажности почвы (10.09.2016) на глубине корнеобитаемого слоя кустарничков (7-10 см)

Зависимость от освещенности под кронами сосны и ели в сосняке кустарничковом и сосняке с елью и березой не выявлена. Выполненная для кустарничков параметризация (онтогенез, толерантность к условиям среды, биомасса, содержание биотических элементов), а также данные о микрорельефе и почвах позволяют строить прогноз восстановления сообщества после пожаров, техногенных и зоогенных нарушений. К зоогенным, в частности, относятся, наблюдаемые на площади весенние и летние порою кабанов, приводящие к переворачиванию подстилки и обнажению почвы до минерального горизонта. Особенностью черники является расположение корневищ в горизонте F (ферментативном) и H (гумусовом) подстилки – наиболее богатых продуктами разложения опада (хвои, листьев, коры, шишек и др.). Проведенные исследования показали, что в этом случае происходит высыхание тонких корней и отмирание оборванных подземных побегов (корневищ) и вырванных парциальных кустов. Восстановление черники наблюдается преимущественно за счет нарастания побегов с краевых зон. Брусника имеет более глубокое (в минеральной почве) залегание отдельных корневищ, и ее восстановление происходит по всей площади порою из единичных

фрагментов, сохранившихся в минеральной почве. Данные, введенные в модель, позволяют рассчитывать скорость восстановления покрытия при разных нарушениях.

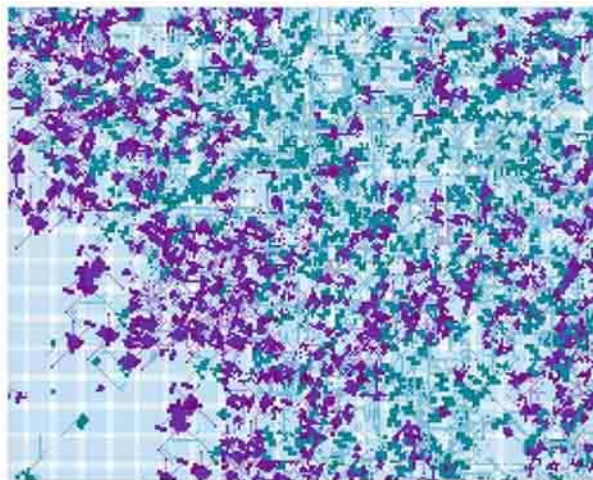


Рисунок 2 – Результаты тестового прогона структурного блока модели CAMPUS:  
сиреневый – черника; зеленый тон – брусника

Принципиально другим типом нарушений являются аэротехногенные загрязнения, при которых зона воздействия монотонно изменяется с расстоянием от источника и зависит от розы ветров. Для моделирования дополнительно необходимы данные о рельефе и содержании загрязняющих веществ в почве, а также знания о характере отклика растений на разные их концентрации. На примере данных, многолетних исследований, проведенных лабораторией экологии растительных сообществ БИН РАН в 1989-2009 годах в зоне воздействия комбината «Североникель» (г. Мончегорск, Мурманская обл.) на ягодные кустарнички чернику и бруснику начата работа по созданию алгоритмов моделирования аэротехногенного воздействия и отклика на него растительности. Исследования показали, что при таком воздействии происходит изменение ростовых параметров растений – уменьшается размер надземных побегов, укорачиваются подземные побеги; сокращается длительность онтогенеза у значительной части парциальных кустов (Мазная, Лянгузова, 2010). Были созданы схемы онтогенезов таких растений (Фролов и др., 2016). В силу отсутствия карты микрорельефа и влажности почв исследуемой территории для оценки влияния морфологических изменений на восстановительные возможности кустарничков было проведено тестовое моделирование в условиях ПП Московской области. Показано, что изменения морфологии черники приводят к удлинению времени восстановления на нарушенной территории. Таким образом, даже при отсутствии данных по продуктивности моделирование позволяет в первом приближении оценить изменение свойств элементов экосистемы в ответ на воздействие. Оценка доли участия кустарничков в балансе биогенных элементов при приближении к источнику загрязнения нуждается в более детальных исследованиях в зоне воздействия. Ранее такая задача не ставилась и не выполнялась. В связи с тем, что существенные территории страны подвержены аэротехногенным воздействиям разного генезиса (промышленность, транспорт, выбросы сельскохозяйственных производств и городских агломератов), разработка такой модели актуальна и предполагает решение ряда практических задач.

Аспектом полезности кустарничков, связанным с *обеспечивающей функцией*, является использование ягод в пищу и листьев как лекарственного сырья. Урожайность черники и брусники изменяется по годам и зависит от ряда параметров, включая погодные условия в предыдущий год в период завязывания цветочных почек (Валова, 1976), а также условия температуры и влажности в период цветения. Эти данные носят региональный характер и

требуют большого временного и статистического материала и последующей проработки. Со сбором ягод также связан и *рекреационный* аспект, так как прогулки в лесу являются одним из наиболее любимых и массовых занятий на отдыхе жителей близлежащих населенных пунктов и горожан. Ценность в данном случае не зависит от урожайности ягодника, а определяется близостью расположения дорог и наличием вегетирующих кустов черники и брусники. Негативным последствием такого отдыха для экосистемы является прокладывание тропинок и проезд автомобилей, что может приводить к невозможности распространения кустарничков подземными побегами на новые территории вследствие уплотнения почвы. В модели предусмотрена возможность задания неоднородности условий с ограничением поселения кустарничков при определенных почвенных условиях.

Таким образом, модель CAMPUS-S, обладая возможностью принимать во внимание метеорологические (климатические), экотопические, и другие пространственные условия, после проведения параметризации позволяет оценивать роль трав и кустарничков индивидуально в разных аспектах их экосистемных функций и услуг и давать прогноз последствий антропогенных воздействий на травяно-кустарничковый ярус бореальных лесов.

*Авторы благодарят директора филиала-лесничего ГКУМО «Русский лес» В.И. Вишневого за возможность проводить исследования. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты №15-04-08712, 16-34-00670).*

## Литература

- Валова З.Г. Фенология и условия формирования урожая черники в Белорусии // Экология. 1976. № 4. С. 87–90.
- Зубкова Е.В., Жукова Л.А., Фролов П.В., Шанин В.Н. Работы А.С. Комарова по клеточно-автоматному моделированию популяционно-онтогенетических процессов у растений // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8. № 2. С.285–295.
- Комаров А.С., Зубкова Е.В., Фролов В.П. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журнал. 2015. Вып. 3. С. 57–69.
- Мазная Е.А., Лянгузова И.В. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб: «ВВМ», 2010. 195 с.
- Фролов П.В., Зубкова Е.В., Комаров А.С. Клеточно–автоматная модель сообщества двух видов растений разных жизненных форм // Известия Российской академии наук, сер. биологическая. 2015. № 4. С. 341–349. / Frolov P.V., Zubkova E.V., Komarov A.S. A cellular automata model for a community comprising two plant species of different growth forms // Biology Bulletin. 2015. V. 42. No. 4. P. 279–286.
- Фролов П.В., Зубкова Е.В., Лянгузова И.В. Подходы к моделированию антропогенных воздействий на ценопопуляции кустарничков (на примере *Vaccinium vitis-idaea* L. и *Vaccinium myrtillus* L.) // Проблемы популяционной биологии. Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016), Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 г. Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. С. 246–248.
- Экосистемные услуги наземных экосистем России: первые шаги. Status Quo Report. М.: Центр охраны дикой природы, 2013. 45 с.
- Komarov A., Frolov P., Zubkova E., Salemaa M., Mäkipää R. A model of population dynamics of dwarf shrubs. Abstracts of the 17th IBFRA Conference, May 24–29, 2015, Rovaniemi, Finland (Eds. R. Mäkipää and T. Kilponen), P. 73.

## ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ МЕТОДОВ СОХРАНЕНИЯ РЕДКОГО ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* ПРИ РУБКАХ ЛЕСА С ПОМОЩЬЮ СИСТЕМЫ МОДЕЛЕЙ EFIMOD (НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОВ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ)

Иванова Н.В.<sup>1</sup>, Шанин В.Н.<sup>2,3</sup>, Шашков М.П.<sup>1,2</sup>, Петухов И.Н.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша  
РАН, Пущино, Россия

[Natalya.dryomys@gmail.com](mailto:Natalya.dryomys@gmail.com)

<sup>2</sup> Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино,  
Россия

<sup>3</sup> Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

<sup>4</sup> Костромской государственный университет, Кострома, Россия

**Аннотация:** В имитационных экспериментах выявлена низкая эффективность полного запрета лесопользования для сохранения редкого лишайника лобарии легочной при рубках леса. Показано, что для длительного поддержания этого вида лишайника в одновозрастных осинниках желательнее проведение выборочных рубок. Долговременное существование популяций лобарии легочной в одновозрастных еловых лесах маловероятно.

### 1. Введение

Методики сохранения популяций «краснокнижных» видов востребованы в связи с развитием в России системы добровольной лесной сертификации. Тем не менее, большинство существующих к настоящему времени подобных рекомендаций носят общий характер и не учитывают биологических особенностей конкретных видов. Эффективность применения таких мер неизвестна. Объектом данной работы является эпифитный лишайник лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*). В настоящее время этот вид широко распространен в Европейской части России и чаще всего встречается в одновозрастных осиновых и еловых лесах на стволах старых осин (Иванова, Шашков, 2016). Для сохранения этого вида при рубках в местах обитания лобарии легочной предлагается создавать особо защитные участки (ОЗУ) с запретом в них любой хозяйственной деятельности (Методические..., 2013). На практике, в рубку не отводятся только заселенные *Lobaria pulmonaria* деревья.

Целью данной работы стала оценка эффективности этих методов с использованием имитационных моделей. Для достижения этой цели проанализированы прогнозные данные популяционной динамики форофитов (т.е. пригодных для заселения деревьев) лобарии легочной в осиновых и еловых лесах Костромской области.

### 2. Материалы и методы

В работе использованы полевые описания древостоев в местах обитания лобарии легочной, выполненные авторами на пробных площадях 400 кв.м (ПП) в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область). Для имитационных экспериментов выбраны древостои с доминированием осины и ели (табл. 1). На всех ПП *Lobaria pulmonaria* встречалась только на стволах осины. Для моделирования динамики популяций деревьев использована система моделей EFIMOD (Komarov et al., 2003). Разработаны три сценария ведения лесного хозяйства – (1) без рубок, (2) со сплошными рубками и (3) с выборочными рубками. Сценарии разработаны на основе нормативных документов о ведении лесного хозяйства с учетом особенностей лесозаготовок в Костромской области. Период моделирования составил 100 лет, шаг модели – 1 год, площадь имитируемого участка – 1 га. Верификация модели проводилась по данным лесоустройства 1997 г. для Мантуровского лесничества Костромской обл. (географически наиболее близкого к изучаемой территории из доступных данных).

Таблица 2 – Характеристика ПП, используемых в имитационных экспериментах

ПП	Тип леса	Формула древостоя	Возраст древостоя, лет	Число деревьев с <i>L.p.</i>
1	Осинник высокотравный	7Ос2Е1Б	110	4
2	Осинник высокотравный	9Ос1Е+Б	90	3
3	Осинник бореально-кустарничковый	8Ос2Е+Б	70	17
4	Осинник бореально-мелкотравный	5Ос3Б1С1Е	60	3
5	Ельник высокотравный	8Е1Б1Ос	90	1
6	Ельник бореально-мелкотравный	9Е1Ос	65	2

По данным, полученным в имитационных экспериментах, проанализирована динамика потенциальных форофитов лобарии легочной. Потенциальными форофитами считали все деревья осины старше 40 лет. Также проведена оценка изменения расстояний между соседними потенциальными форофитами в ходе моделирования. Этот показатель определяет возможности успешного расселения лобарии легочной на соседние деревья.

### 3. Результаты и их обсуждение

Во всех сценариях на всех ПП число потенциальных форофитов значительно уменьшается в ходе имитационного эксперимента (рис.1).

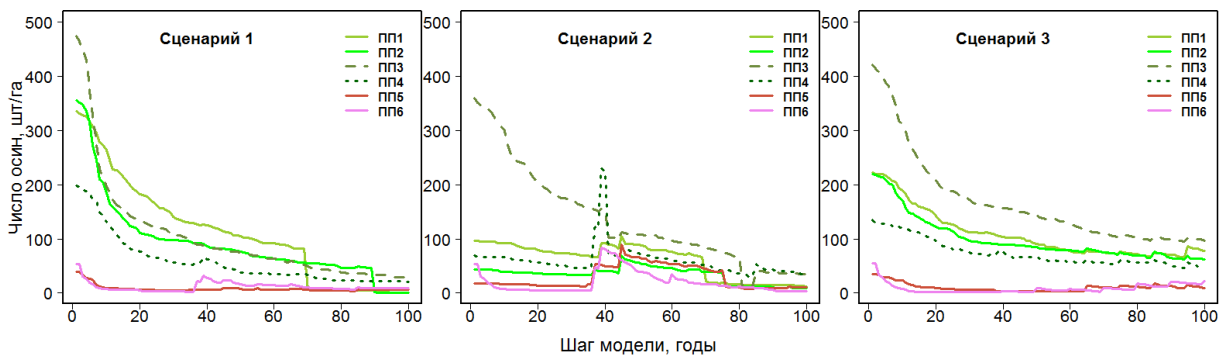


Рисунок 1 – Динамика численности потенциальных форофитов лобарии легочной на пробных площадях, полученная в ходе имитационных экспериментов

Меньше всего потенциальных форофитов сохраняется в сценарии без рубок (вплоть до полного исчезновения пригодных для заселения осин на ПП 2). В сценариях с рубками потенциальные форофиты сохранялись в составе всех древостоев на всех ПП. Наибольшее число пригодных для заселения деревьев отмечено в осиновых лесах в сценарии с выборочными рубками. Анализ изменения расстояний между потенциальными форофитами в имитационных экспериментах показал, что, несмотря на значительное снижение числа пригодных для заселения деревьев, расселение лобарии легочной теоретически возможно во всех исследованных осиновых лесах. В ельниках расстояния между соседними потенциальными форофитами во всех имитационных сценариях были выше по сравнению с осиновыми лесами. Учитывая, что на момент проведения полевых исследований число заселенных деревьев было низким (1–2), мы предполагаем, что длительное самоподдержание *Lobaria pulmonaria* в монодоминантных еловых насаждениях маловероятно.

В целом, полученные результаты свидетельствуют о низкой эффективности существующих методик сохранения лобарии легочной при рубках леса. Уменьшение числа потенциальных форофитов приведет к уменьшению численности популяции лобарии легочной. По всей видимости, наиболее приоритетными для сохранения этого редкого вида являются участки осиновых лесов со значительным числом заселенных *Lobaria pulmonaria*



деревьев. Для поддержания популяций осины в таких лесах режим выборочных рубок является более предпочтительным, чем режим полного заповедания.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ (проект №16-34-00866 мол\_a).*

## Литература

- Иванова Н.В., Шашков М.П. Анализ базы данных о распространении редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза: Изд-во ПГУ, 2016. С. 86–88.
- Методические рекомендации по сохранению биоразнообразия при заготовке древесины в Архангельской области. Архангельск: WWF, 2013. 63 с.
- Komarov, A.S., Chertov, O.G., Zudin, S.L., Nadporozhskaya, M.A., Mikhailov, A.V., Bykhovets, S.S., Zudina, E.V., Zoubkova EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 373–392.

## ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПО АРЕАЛАМ В ЗАДАЧЕ ФУРАЖИРОВАНИЯ

Кириллов А.Н.<sup>1</sup>, Данилова И.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия*  
[kirillov@krc.karelia.ru](mailto:kirillov@krc.karelia.ru)

**Аннотация:** Построены функции полезности для популяции, выбирающей ареал, с учетом расстояния, меры информированности и затрат на перемещение к ареалу. Построены области предпочтительной полезности. Предложена динамическая система, описывающая распределение популяции по ареалам, исследуется устойчивость распределения Больцмана.

### 1. Введение

Предлагается подход к решению задачи теории оптимального фуражирования, состоящей в выборе популяцией ареала для получения энергии (питательного ресурса). Динамика поведения популяции при выборе ареала описывается системой обыкновенных дифференциальных уравнений относительно распределения популяции по ареалам. Используется подход, предложенный в работе (Shuichi Matsumura и др., 2010), в которой введена функция полезности, учитывающая расстояние от популяции до ареала и меру информированности популяции о количестве ресурсов в ареале.

Предложена динамическая система, описывающая распределение популяции по ареалам, зависящее от функции полезности ареалов. Распределение Больцмана, которое традиционно используется в теории фуражирования, является частным решением полученной системы дифференциальных уравнений. Исследуется устойчивость распределения Больцмана. Построены области предпочтительной полезности.

### 2. Функции полезности и динамика распределений

Рассматриваются функции полезности для двух ареалов  $A_i$ ,  $i = 1, 2$ , (ареал – точка) в одномерном и двумерном случае. Пусть  $U_i(d_i)$  – полезность  $i$  – го ареала с точки зрения популяции, находящейся на расстоянии  $d_i = d_i(t)$  от него,  $t$  – время. В работе (Matsumura et al., 2010) в качестве  $U_i(d_i)$  рассматривается следующая функция полезности:

$$U_i(d_i) = I(d_i)V_i - T(d_i) + (1 - I(d_i))\bar{V},$$

где  $V_i$  – истинная полезность  $i$  – го ареала,  $I(d_i)$  – мера информированности популяции об  $i$  – м ареале,  $T(d_i)$  – затраты популяции на перемещение к  $i$  – му ареалу,  $\bar{V} = I(d_1)V_1 + I(d_2)V_2$  – средняя информированность популяции об ареалах,  $d_i = \rho(M, A_i)$  – расстояние между текущим положением популяции (точка  $M = M(t) \in R^2$ ) и ареалом (точка  $A_i \in R^2$ ).

В одномерном случае,  $M = M(t) \in R$ ,  $A_i \in R$ , предлагаются следующие конкретизации входящих в функцию  $U_i(d_i)$  выражений:

$$I(d_i) = 1 - \frac{d_i}{2l}, \quad T(d_i) = \frac{d_i}{2l},$$

где  $2l$  – расстояние между ареалами,  $d_i \in [0, 2l]$ , т.е. популяция находится между ареалами,  $M(t) \in [A_1, A_2]$ , где  $A_1, A_2$  – концы отрезка длины  $2l$ .

В двумерном случае,  $M(t) \in R^2$ ,  $A_i \in R^2$ , мера информированности и затраты на перемещение задаются следующими формулами, соответственно:

$$I(d_i) = e^{-\beta d_i^2}, \quad T(d_i) = \alpha d_i^2,$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  – положительные параметры.

Распределение популяции по ареалам предлагается описывать системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{P}_1 = q \cdot P_1 \cdot P_2 \cdot \varphi(t), \\ \dot{P}_2 = -q \cdot P_1 \cdot P_2 \cdot \varphi(t), \end{cases} \quad (1)$$

где  $P_i$  – вероятность выбора  $i$  – го ареала,  $\frac{d}{dt}(U_1 - U_2) = \varphi(t)$ ,  $q$  – положительный параметр. Вывод системы (1) представлен в докладе.

### 3. Основные результаты

Введено понятие области предпочтительной полезности для  $m$  ареалов в пространстве  $R^n$

$$D_i = \{M \in R^n: U_i(d_i) > U_j(d_j), d_i = \rho(M, A_i), \quad i \neq j, \quad j = 1, \dots, m\}$$

Области предпочтительной полезности  $D_i$  построены в случаях  $n = 1, 2, m = 2$ . Заметим, что если в качестве функции полезности взять  $U_i(d_i) = -\alpha d_i^2$ , т.е. если не учитывать информированность, то разбиение плоскости на области предпочтительной полезности даст диаграмму Вороного. Найдено решение в форме Коши системы (1). Доказана, при некоторых условиях, устойчивость по Ляпунову и асимптотическая устойчивость распределения Больцмана, являющегося частным решением системы (1).

### 4. Заключение

Предлагаемый подход позволяет описать условие, при котором популяция предпочитает тот или иной ареал и моделировать динамику поведения популяции при выборе между двумя ареалами.

### Литература

Matsumura S., Arlinghaus R, Dieckmann U. Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution // Oikos. 2010. V. 119. P. 1469 – 1483.

## МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ОПТИМАЛЬНОГО ПРОМЫСЛА НА ЛИМИТИРОВАННУЮ ПОПУЛЯЦИЮ

Колбина Е.А.<sup>1</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*  
[pavlova@iacp.dvo.ru](mailto:pavlova@iacp.dvo.ru)

<sup>2</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** рассмотрено влияние оптимального промысла с постоянной долей изъятия на динамику динамики численности и генетического состава менделевской однолокусной популяции. Показано, что оптимальный промысел стабилизирует популяционную динамику. Особое внимание уделяется изучению возможности сохранения или утраты полиморфизма в результате оптимального равновесного промысла.

Целью работы является описание и исследование наиболее простой модельной ситуации, в которой проявляются закономерности взаимосвязанных изменений динамики генетической структуры и численности популяций, вызванных взаимодействием эволюционных (в основном селективных) и экологических (ограничивающих популяционный рост) факторов, включая эффекты промыслового воздействия на эксплуатируемые популяции. В качестве такой модельной системы рассматривается диплоидная менделевская панмиктичная популяция, генетическое разнообразие в которой контролируется одним диаллельным локусом, экологическое лимитирование сводится к убывающей зависимости приспособленности от численности, а воздействие промысла – к изъятию части особей.

Введем обозначения:  $x_n$  - численность популяции в  $n$ -ом поколении,  $q_n$  – частота аллеля А в  $n$ -ом поколении (следовательно,  $(1-q_n)$  – частота аллеля а),  $W_{AA}(n)$ ,  $W_{Aa}(n)$ ,  $W_{aa}(n)$  - приспособленности генотипов AA, Aa, aa – соответственно в  $n$ -ом поколении. Изменение численности и генетической структуры популяции описывается следующей системой рекуррентных уравнений (Ратнер, 1977):

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n(x_n)x_n \\ q_{n+1} = q_n(W_{AA}(x_n)q_n + W_{Aa}(x_n)(1-q_n))/\bar{W}_n(x_n), \end{cases} \quad (1)$$

где  $\bar{W}_n = W_{AA}(x_n)q_n^2 + 2W_{Aa}(x_n)q_n(1-q_n) + W_{aa}(x_n)(1-q_n)^2$  – средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении. Будем полагать, что приспособленности зависят от численности линейно  $W_{ij} = 1 + R_{ij} - x \cdot R_{ij} / K_{ij}$ .

Соответственно каждый генотип характеризует его ресурсный ( $K_{ij}$ ) и мальтузианский ( $R_{ij}$ ) параметры. Для упрощения выкладок, введем дополнительное предположение, что все генотипы имеют одинаковую приспособленность при некотором значении численности популяции (равном  $x^*$ ).

Условия существования и разрушения генетического полиморфизма модели (1), а так же результаты исследования ее динамического поведения приведены в работах (Жданова и др., 2003) и (Жданова, Фрисман, 2005).

Введем в модель (1) промысел с долей изъятия  $u$ :

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \bar{W}_n (1-u) \\ q_{n+1} = q_n (W_{AA} q_n + W_{Aa} (1-q_n)) / \bar{W}_n, \end{cases} \quad (2)$$

где  $R = U x_n^* \bar{W}_n$  – величина изъятия,  $\bar{W}_n = W_{AA} q_n^2 + 2W_{Aa} q_n (1-q_n) + W_{aa} (1-q_n)^2$ .

Найдены равновесные значения численности и частоты аллеля А модели (2), обеспечивающие максимальный объем изъятия (Жданова и др., 2007), (Фрисман и др., 2010). Определены условия их существования и устойчивости при постоянной доле изъятия.

Показано, что при линейном виде функций приспособленностей и при описанных соотношениях параметров модели значение стационарного генетического состава не зависит от стационарного значения численности. Показано, что условия существования равновесных значений в целом при отсутствии промысла и при его воздействии одинаковы. Показано, что мономорфные равновесные состояния модели (2) устойчивы, если выполнено одно из следующих условий:

гетерозигота обладает минимальным ресурсным параметром, при этом  $x^* < \bar{X}_M$  и  $x^* < K_{Aa} < K_{AA}$  или  $\bar{X}_M < x^*$  и  $K_{Aa} < K_{AA} < x^*$ ;

а) ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение ( $\min(K_{AA}, K_{Aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{Aa})$ );

б) ресурсный параметр гетерозиготы максимален и больше  $x^*$ , а значение численности меньше  $x^*$  ( $\bar{X}_M < x^*$ ,  $x^* < K_{Aa}$ ,  $K_{AA} < K_{Aa}$ ).

При выполнении третьего условия в отсутствие промысла при таком расположении ресурсных параметров мономорфная стационарная точка неустойчива, а значение численности больше  $x^*$ . Это означает, что снижение численности, вызванное промыслом, может перевести равновесное значение через  $x^*$ , и в популяции кардинальным образом изменятся условия (точнее, тип) отбора. В результате, популяция, из полиморфного состояния, которое наблюдалось в отсутствие промысла, перейдет в устойчивое мономорфное состояние. Таким образом, в этом случае промысел с постоянной долей изъятия приводит к разрушению полиморфизма и потере части разнообразия.

Полиморфное равновесное состояние модели (2) устойчиво, если выполнено одно из следующих условий:

ресурсный параметр гетерозиготы максимален, при этом  $\bar{X}_M < x^*$  и  $K_{AA}, K_{Aa} < K_{Aa} < x^*$  или  $x^* < \bar{X}_M$  и  $x^* < K_{AA}, K_{Aa} < K_{Aa}$ ;

а) ресурсный параметр гетерозиготы минимален и больше  $x^*$  и значение численности меньше  $x^*$  ( $\bar{X}_M < x^*$ ,  $x^* < K_{Aa} < K_{AA}, K_{Aa}$ ).

При выполнении второго условия промысел может привести из устойчивого мономорфного состояния в неэксплуатируемом состоянии в устойчивое полиморфное. Таким образом, промысел с постоянной долей изъятия может приводить к возникновению устойчивого полиморфизма в популяции.

## Литература

- Ратнер В. А. Математическая популяционная генетика (элементарный курс). Новосибирск: Наука, 1977.
- Жданова О. Л., Колбина Е. А., Фрисман Е. Я. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции // Дальневосточный математический журнал. Владивосток: Дальнаука, 2003. Том 4. № 2. С. 289-303.
- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Динамические режимы в модели однолокусного плотностно-зависимого отбора // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1575–1584.
- Жданова О. Л., Колбина Е. А., Фрисман Е. Я. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // ДАН. 2007. Т. 412. № 4. С. 564-567.
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Колбина Е. А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. Москва: Наука, 2010. Том 46. № 2. С. 272 – 281.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ОДНОВОЗРАСТНЫХ, ОДНОВИДОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ НАЧАЛЬНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И НЕОДНОРОДНОСТИ СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[alex\\_0201@mail.ru](mailto:alex_0201@mail.ru)

**Аннотация:** В работе приведены результаты имитационного моделирования процессов изреживания одновозрастных однопородных древостоев в зависимости от начальной пространственной структуры и неоднородности состава насаждения. Основным инструментарием исследования служила разработанная ранее индивидуально-ориентированная модель пространственно-временной динамики древостоя.

### 1. Объекты и методы

Процесс изреживания одновозрастных древостоев определяется действием множества различных факторов, которые сложным и во многом стохастическим образом влияют на рост, взаимодействие и гибель деревьев. В работе Г.П. Карева (Karev, 2003) было показано, что для построения адекватных моделей самоизреживания древостоев необходимо учитывать неоднородность состава насаждений, как одного из фундаментальных факторов, определяющих динамику популяций. Вместе с тем существенное влияние на процесс изреживания одновозрастных древостоев оказывает начальное пространственное расположение деревьев. В настоящей работе приводятся результаты моделирования динамики одновозрастных однопородных древостоев в зависимости от начального пространственного расположения деревьев и неоднородности состава популяции. Исследования проводили на основе разработанной ранее индивидуально-ориентированной модели (Колобов, Фрисман, 2016).

Основная задача моделирования заключалась в том, чтобы оценить начальную неоднородность состава насаждений и пространственного расположения деревьев, при которых достигается удовлетворительное соответствие между модельными и реальными данными изреживания одновозрастных древостоев. В качестве начальной пространственной структуры древостоя рассматривали три типа расположения деревьев: случайное, кластерное, регулярное. Неоднородность насаждения в начальный момент моделирования обеспечивалась за счет небольшой разницы в возрасте деревьев. Для вычисления начальной численности деревьев в  $i$ -ой возрастной группе, использовали следующую формулу:

$$N_i(0) = N(0) \cdot p(i) / \sum_{i=1}^n p(i), \quad p(i) = \frac{1-k}{1-k^{n+1}} \cdot k^i,$$

где  $N(0)$  – общая начальная численность деревьев,  $N_i(0)$  – начальная численность деревьев в  $i$ -ой возрастной группе,  $i = 1, \dots, n$  – возраст деревьев в  $i$ -ой группе в начальный момент моделирования,  $n$  – число групп,  $k = const < 1$  – параметр характеризующий распределение численности деревьев по возрастным группам.

### 2. Обсуждение результатов

В результате проведенных вычислительных экспериментов удовлетворительные соответствия между реальными и модельными данными были получены при случайном и кластерном начальном расположении деревьев (рис. 1 В, Г). Показано, что для елового древостоя минимальное число возрастных групп, необходимых для получения удовлетворительного согласования с реальными данными равно пяти. На рисунке 1 В представлены результаты моделирования при следующей начальной численности деревьев в каждой возрастной группе:  $N_1(0) = 1314$  (шт.),  $N_2(0) = 580$ ,  $N_3(0) = 254$ ,  $N_4(0) = 113$ ,  $N_5(0) = 49$ .

На рисунке 1 Г приведены результаты моделирования при начальном расположении деревьев, сгруппированных в 25 кластеров на участке размером 24×24 м. При регулярном начальном расположении деревьев полученная кривая изреживания качественно отличается от кривой изреживания реальных насаждений. В случае однородной популяции, без возрастной структуры, не удалось получить хорошее соответствие расчетных значений численности древостоя с данными таблиц хода роста (рис. 1 А, Б).

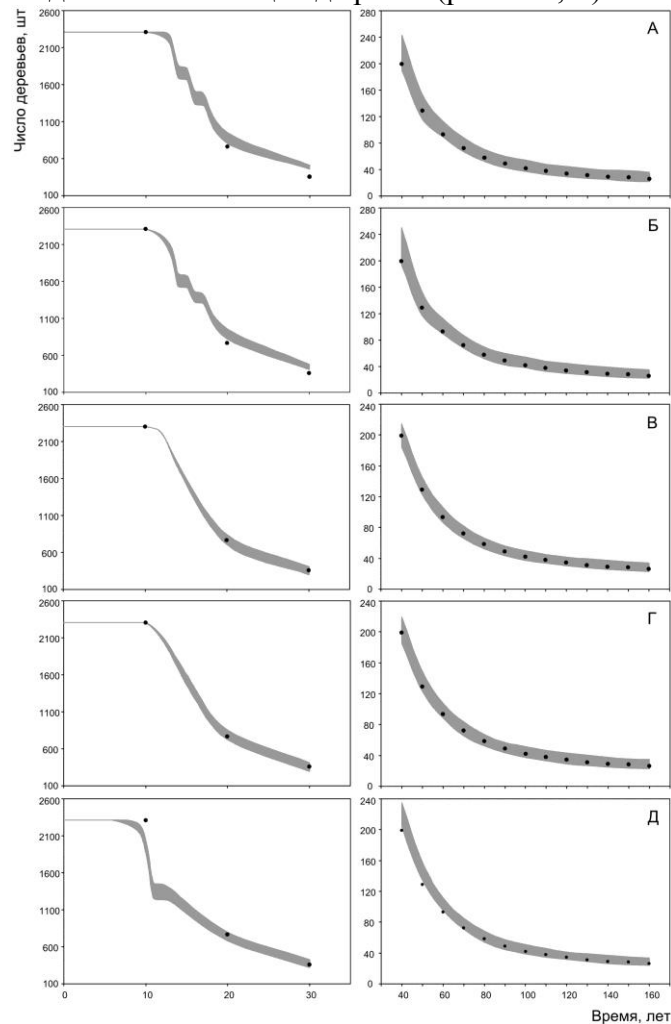


Рисунок 1 – Динамика численности одновозрастного елового древостоя: А, Б) случайное, кластерное ( $\sigma^2=45$ ) начальное расположение деревьев без возрастной структуры; В, Г, Д) случайное, кластерное пространственное расположение деревьев с дисперсией в кластере  $\sigma^2=45$  и  $\sigma^2=23$  учитывая возрастную структуру. Кружки – реальные данные; серая область – интервал вариации модельных значений шириной  $\pm 3\delta$ .

Полученные оценки можно использовать при разработке оптимальных режимов лесопосадки определенных видов деревьев, которые обеспечивают максимальный прирост древесины. То есть, подбирая оптимальное пространственное расположение деревьев учитывать тот факт, что саженцы не являются одинаковыми, а имеют определенное распределение по степени конкурентоспособности.

*Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-29-02658 офи-м).*

## Литература

Karev G.P. Inhomogeneous models of tree stand self-thinning // Ecol. Model. 2003. V. 160. P. 23–37.

Kolobov A.N., Frisman E.Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // Ecological Complexity. 2016. V. 27. P. 29–39.



## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ: КЛАСТЕРИЗАЦИЯ И ХИМЕРЫ

Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[k\\_matvey@mail.ru](mailto:k_matvey@mail.ru), [frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** В работе предложена модель системы миграционно связанных двухвозрастных популяций (*метапопуляции*). Связь – миграция старшего возрастного класса не только на соседние, но и на отдаленные участки. Обнаружено, что пространственно-временная динамика такой системы демонстрирует широкий спектр динамических режимов от простых когерентных режимов (полная и кластерная синхронизация), до *химер* и пространственно-временного хаоса.

### 1. Постановка задачи

Рассматривается математическая модель вида:

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(i)} = ay_n^{(i)} \exp(-\rho x_n^{(i)} - y_n^{(i)}) \\ y_{n+1}^{(i)} = sx_n^{(i)} + vy_n^{(i)} + \frac{mv}{2S} \sum_{j=i-P}^{i+P} (y_n^{(j)} - y_n^{(i)}), \end{cases} \quad (i=1,2,\dots,N) \quad (1)$$

где  $x_n^{(i)}$  и  $y_n^{(i)}$  – численности младшего и старшего возрастных классов в  $i$ -м локальном участке в  $n$ -й сезон,  $a$  – *репродуктивный потенциал*, или максимальный коэффициент рождаемости,  $s$  и  $v$  – коэффициенты дожития соответствующих возрастных групп, параметр  $\rho$  определяет степень участия младшего возрастного класса в плотностно зависимой регуляции рождаемости,  $N$  – размер метапопуляции,  $P < N/2$  – радиус миграции, или связи. Система (1) описывает ситуацию, когда метапопуляция состоит из  $N$  двухвозрастных субпопуляций, расположенных на одномерном (линейном) ареале, а мигрировать способны лишь особи старшего возрастного класса. Каждая субпопуляция с номером  $i$  занимает небольшой участок ареала и взаимодействует с  $P$  своими соседями в обоих направлениях (нелокальная связь). При численных расчетах, нулевые, отрицательные или большие чем  $N$  индексы  $j$  в знаке суммы интерпретируются как конец линейной цепочки, и соответствующий член обнуляется, а для кольца, в таких случаях, берется индекс следующего на кольце элемента, что легко формализуется как периодический  $j \bmod N$ .

В настоящей работе для системы (1) исследованы механизмы и условия формирования и разрушения пространственно-временных структур типа когерентной динамики с кластерной синхронизацией, пространственных волн (стоячих и бегущих) или пространственно-временного хаоса, а также явления известного как *химерное* состояние (*химеры*). Это состояние характеризуется тем, что на фоне когерентной (синхронной) динамики внутри или вокруг кластера возникают единичные элементы с несинхронной динамикой. С точки зрения метапопуляции появление кластеров в модели (1) соответствует формированию больших ядерных популяций. Процесс «обрастания» большой ядерной популяции мелкими спутниковыми популяций соответствует формированию фазовых химер, которые, как правило, устойчивы во времени (Vogomolov et al., 2016). Кроме того, ядерные популяции могут начать дробиться на части, через формирование слабоустойчивых во времени амплитудных химер.

Основная проблема при изучении подобных явления – это определение начальных условий и значений параметров, приводящих к перечисленным режимам, а также переходы от одного типа динамики к другому.

### 2. Результаты

Ранее (Кулаков и др., 2014) был подробно исследован случай модели (1) при  $N=2$  и  $P=1$  и было показано, что система (1) обладает мультистабильностью двух типов. Первый

типы – синхронизация колебаний двух связанных двухвозрастных популяций, отвечающая фазовой мультистабильности. Второй связан с мультистабильностью одиночной двухвозрастной популяции при  $m=0$  – сосуществование устойчивой неподвижной точки с циклами длины 3 и режимами, возникающими после их бифуркаций. Было показано, что связь между единичными системами приводит к комбинации двух этих типов мультистабильностей. Во-первых, эти режимы могут быть синхронными или нет (колебания одного периода, но с разными фазами), а во-вторых, синхронизация может быть частичной (с захватом частоты и фазы, но с разными амплитудами).

В данной работе для большого размера метапопуляции ( $N > 2$ ) и нелокального характера связи ( $P > 1$ ) обнаружено, что отмеченная мультистабильность локальной популяции, приводит к тому, что каждый кластер может испытывать колебания принципиально разного характера. В простейшем случае – это колебания с периодом 3 в одном кластере и отсутствие колебаний в другом. В дальнейшем, с ростом репродуктивного потенциала происходит серия бифуркаций и колебания в разных кластерах могут существенно отличаться. Например, кластер с устойчивым циклом сосуществует с хаотическим режимом (это может быть полная хаотическая синхронизация, частичная или даже режим пространственно-временного хаоса), либо возможна одновременная реализация разных хаотических режимов в каждом кластере. Кроме того, мультистабильность локальной популяции, по всей видимости, приводит к появлению нового вида химерных состояний, когда на фоне слабых флуктуаций либо пространственно-временных волн или хаоса выделяются одиночные субпопуляции с устойчивыми во времени несинхронными колебаниями с амплитудой много большей, чем у других популяций.

Численные эксперименты показали, что формируемый тип пространственно-временной динамики зависит от параметров распределения случайных начальных численностей. При одних не возникает когерентных режимов вообще, при других возникает как полная, так и кластерная синхронизация, а также химеры. Кроме того, оказалось данная модель не способна в принципе давать полностью когерентные режимы (кроме, быть может, полной синхронизации) – от одного розыгрыша случайных величин к другим формируются либо простые кластеры, либо химерные состояния. Также неожиданно оказалось, что для специальных (неслучайных) начальных условий кластерная синхронизация наступает уже при слабой связи (кроме случая полной синхронизации), в отличие от случайных, для которых она возможна лишь при сильной связи и лишь при некоторых параметрах случайных начальных численностей.

Таким образом показано, что пространственно неоднородное распределение биологических популяций, может быть связано с мультистабильностью локальных популяций, нелокальными (дальнодействующими) взаимодействиями (миграцией на большие расстояния), особенностями синхронизации миграционно связанных популяций, а не является лишь следствием неоднородных условий среды.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-29-02658 офи\_м и комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток».*

## Литература

- Vogomolov S.A., Slepnev A.V., Strelkova G.I., Scholl E., Anishchenko V.S. Mechanisms of Appearance of Amplitude and Phase Chimera States in Ensembles of Nonlocally Coupled Chaotic Systems // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. 2016. V. 43. P. 25–36.
- Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Мультистабильность в моделях динамики миграционно-связанных популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2014. Т. 10. № 4. С. 407–425.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА ТАГАНРОГСКОГО ЗАЛИВА

Кулыгин В.В.

*Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия*  
[kulygin@ssc-ras.ru](mailto:kulygin@ssc-ras.ru)

**Аннотация:** Представлена математическая модель кислородного режима Таганрогского залива, позволяющая оценить зоны дефицита кислорода. Верификация модели произведена с использованием данных спутниковых снимков за период 2003-2012 гг.

### 1. Введение

Содержание кислорода, растворенного в водной толще, относится к важнейшим гидрохимическим показателям, определяющим условия существования гидробионтов. При избыточном количестве органического вещества нередки случаи резкого ухудшения кислородного режима вод и т.н. «заморных явлений», которые могут сопровождаться массовой гибелью водных организмов, особенно рыб и бентоса.

В Азовском море сложились все условия для периодических «цветений воды». Концентрация биогенов в данном бассейне практически никогда не достигает аналитического нуля, то есть азот, фосфор, кремний постоянно присутствуют в форме, доступной для микроводорослей. Одной из особенностей формирования кислородного режима Азовского моря в современный период является проникновение зон дефицита кислорода на акваторию Таганрогского залива.

В настоящей работе предлагается модель кислородного режима для прогноза содержания растворенного кислорода и оценки площади зон заморов в Таганрогском заливе.

### 2. Описание модели

Разработка модели выполнялась согласно следующим основным принципам. Во-первых, модель должна включать все ключевые, исходя из целей и задач исследования, переменные и экзогенные факторы. Во-вторых, сложность модели (размерность, степень пространственного разрешения, нелинейность и т.п.) должна быть такой, чтобы обеспечить её прозрачность, возможность идентификации и осуществления настройки. Наконец, модель должна быть достаточно унифицирована, чтобы её можно было применять для сопоставляемых объектов.

При исследовании дефицита растворенного кислорода большое значение имеет его вертикальное распределение, характеризующееся максимальными градиентами. Для однородного района акватории была разработана одномерная модель, описывающая сезонный ход содержания кислорода, его вертикальное распределение и взаимодействие с донными отложениями (Kulygin et al., 2016). Модель учитывает следующие процессы: первичная продукция; поступление кислорода из атмосферы; вертикальная диффузия; скорость окисления лабильного органического вещества в водной толще и донных отложениях; оседание продуцированного органического вещества в донные отложения. Величина газообмена «вода-атмосфера» параметризуется зависимостью от температуры среды, скорости ветра и концентрации насыщения кислорода. Модель ориентирована на описание безледного периода года и не учитывает процесс замедления газообмена в результате установления льда. Для описания коэффициента вертикальной диффузии используется эмпирическая зависимость от скорости ветра и глубины термоклина. Для расчета скорости окисления органического вещества используется зависимость от температуры воды и концентрации растворенного кислорода. Входными воздействиями в предлагаемой модели являются величина первичной продукции, температура воды и скорость ветра.

Рассматривалось два варианта пространственной динамики растворенного кислорода: с использованием мультикомпартментальной балансовой гидрологической модели (Бердников, 2004; Дашкевич и др., 2016), работающей на суточном шаге, и с использованием цифровой модели рельефа (ЦМР) дна залива. В первом случае водообмен между однородными районами (компартаментами) задавался на основе результатов расчета гидрологического модуля. Во втором каждая ячейка ЦМР рассматривалась независимо.

Результаты дешифрирования спутниковых снимков использовались в качестве полей входных данных модели (величина первичной продукции, температура воды и скорость ветра).

При подготовке данных для верификации модели использовались два источника спутниковой информации: Европейский центр данных Copernicus (Marine environment monitoring service) (<http://marine.copernicus.eu>) и распределенный центр архивных материалов физической океанографии НАСА (Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC), NASA) (<http://podaac.jpl.nasa.gov>). Для целей настоящего исследования были выбраны следующие наборы данных:

- температура поверхности моря по данным спутниковых снимков радиометров AVHRR (спутники серии NOAA) уровень обработки L4 за период 1981-2016 гг.;
- ветер над морской поверхностью по данным скаттерометра SeaWinds на Quicksat уровень обработки L3 за период 1999-2009 гг.;
- концентрация хлорофилла «а» по данным спектрометра MERIS на Envisat уровень обработки L2 за период 2002-2012 гг. Определение концентрация хлорофилла «а» выполнялось с использованием регионального алгоритма (Moses et al., 2012).

Оценка первичной продукции на основе значений хлорофилла «а» в поверхностном слое выполнялась согласно (Матишов и др., 2010) с использованием ассимиляционного числа.

Расчеты показали, что предложенная модель достаточно адекватно воспроизводит кислородный режим Таганрогского залива и дает удовлетворительные количественные оценки потенциальных зон дефицита кислорода. На основе разработанной модели выполнен ретроспективный анализ кислородного режима Таганрогского залива с использованием архива снимков за период 2003-2012 гг.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-35-00290 мол\_а.*

## Литература

- Бердников С.В. Разработка и применение компартментальных моделей для изучения пространственных характеристик морских экологических систем: Дисс. ... д-ра геогр. наук. Мурманск, 2004. 335 с.
- Дашкевич Л.В., Немцева Л.Д., Бердников С.В. Оценка ледовитости Азовского моря в XXI веке по спутниковым снимкам TERRA/AQUA MODIS и результатам математического моделирования // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13. № 5. С. 91-100.
- Матишов Г.Г., Поважный В.В., Бердников С.В., Мозес В.Дж., Гительсон А.А. Оценка концентрации хлорофилла *a* и первичной продукции в Азовском море с использованием спутниковых данных // Доклады академии наук. 2010. Т.432, №4. С. 563-566.
- Kulygin V., Berdnikov S., Selyutin V., Dashkevich L. Oxygen depletion risk assessment in shallow water bodies of the Sea of Azov region // SGEM2016 Conference Proceedings, ISBN 978-619-7105-62-9 / ISSN 1314-2704, June 28 - July 6, 2016, Book 3 Vol. 2, 799-806 pp.
- Moses W.J., Gitelson A.A., Berdnikov S.V., Saprygin V.V., Povazhnyi V.V. Operational MERIS-based NIR-red algorithms for estimating chlorophyll-*a* concentrations in coastal waters - the Azov Sea case study // Remote Sens. of Environment. 2012. V. 121. P. 118-124.

## ЧИСЛЕННАЯ ОЦЕНКА СРЕДНЕМЕСЯЧНОГО ДЫХАНИЯ ПОЧВ С ПОМОЩЬЮ T&P МОДЕЛИ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ОСАДКАМИ

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О.

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*  
[ikurg@mail.ru](mailto:ikurg@mail.ru)

**Аннотация:** Были протестированы разные версии T&P модели для численной оценки среднемесячной эмиссии CO<sub>2</sub> из почв в лесной и луговой экосистемах южно-таежной зоны дифференцированно по годам с различной обеспеченностью осадками. Показано, что наиболее адекватно среднемесячную интенсивность дыхания исследуемых дерново-подзолистых почв описывали T&P-1p и T&P-2p версии модели. При дифференцированной оценке среднемесячной интенсивности дыхания исследуемых почв с учетом уровня обеспеченности осадками точность моделирования становилась чуть выше.

### Введение.

Эмиссия CO<sub>2</sub> из почв (или общее дыхание почвы, SR) характеризуется высокой временной и пространственной вариабельностью, а основными абиотическими факторами, влияющими на его величину, являются температура почвы (и опосредовано – температура воздуха), а также увлажнение почв, которое обычно выражают через количество осадков. Поэтому, SR, как правило, описывают с помощью простых или множественных, линейных или экспоненциальных моделей, используя в качестве параметров гидротермические характеристики: температуру воздуха и количество осадков, либо – температуру и влажность почв. Один из подходов, позволяющих на основе климатических параметров (среднемесячной температуры воздуха, *T* и количества осадков, *P*) описывать глобальное распределение SR на месячном уровне осреднения, был предложен американскими исследователями Райхом и Поттером в 1995 г. (так называемая *T&P модель*; *Raich and Potter, 1995*). Цель настоящей работы заключалась в верификации и оценке точности различных версий *T&P модели* для расчета дыхания дерново-подзолистой почвы под лесом и лугом на основе данных 19-летнего круглогодичного мониторинга за эмиссией CO<sub>2</sub> из почв.

### Объекты и методы исследования.

Экспериментальные участки, на которых, начиная с 1997 г., непрерывно ведутся наблюдения за интенсивностью выделения CO<sub>2</sub> из почв, располагаются на территории Приокско-террасного государственного биосферного заповедника (54°55'N, 37°34'E; дерново-подзолистая песчаная почва; лесной и луговой ценозы). Скорость выделения CO<sub>2</sub> из почв (общее дыхание почвы) определяется круглогодично 3-5 раз в месяц, используя камерный статический метод. Величина среднемесячной интенсивности почвенного дыхания (SR<sub>m</sub>) выражается как арифметическое среднее из всех измерений, проведенных за расчетный месяц. Климатические данные (среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков) были любезно предоставлены на Станции фонового мониторинга (м. Данки-Заповедник, Серпуховский район, Московская обл.), расположенной на территории Приокско-террасного заповедника.

*T&P модель* для оценки среднемесячной интенсивности выделения CO<sub>2</sub> из почв (SR<sub>m</sub>,  $g\text{ C m}^{-2}\text{ сут}^{-1}$ ) на основе среднемесячной температуры воздуха (*T<sub>a</sub>*, °C) и суммы осадков за соответствующий месяц (*P*, см) имеет следующий вид (*Raich and Potter, 1995*):

$$SR_m = R_0 \cdot e^{Q/T_a} \cdot (P/(K+P)) \quad (1),$$

где *R<sub>0</sub>* ( $g\text{ C m}^{-2}\text{ сут}^{-1}$ ) – дыхание почвы при 0°C в отсутствие лимитирования влаги; *Q* (°C<sup>-1</sup>) – экспоненциальное отношение между почвенным дыханием и температурой и *K* (см) – константа полунасыщения в гиперболическом отношении между SR и месячным количеством осадков. Первоначально были предложены следующие параметры модели (*T&P-1*): *R<sub>0</sub>* = 1,334  $g\text{ C m}^{-2}\text{ сут}^{-1}$ , *Q* = 0,03992 °C<sup>-1</sup> и *K* = 1,634 см (*Raich and Potter, 1995*). В

следующей версии (*T&P-2*) использовались несколько иные параметры:  $R_0 = 1,25 \text{ гСм}^{-2}\text{сут}^{-1}$ ,  $Q = 0,05452 \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$  и  $K = 4,259 \text{ см}$  (Raich et al., 2002).

Для оценки среднемесячной интенсивности SR были протестированы обе предложенные версии - *T&P-1* и *T&P-2*, а также репараметризованные нами по коэффициенту  $R_0$  версии моделей *T&P-1p* и *T&P-2p*, в которых величина  $R_0$  представляла экспериментально определенную среднемесячную величину дыхания почвы при среднемесячной  $T_a$ , равной  $0^\circ\text{C}$ . Параметр  $R_0$  составил соответственно: 1,79 и 1,96  $\text{г См}^{-2}\text{сут}^{-1}$  для лесного и лугового ценозов. Оценка точности различных версий *T&P* модели проводилась методом наименьших квадратов ( $R^2$  и коэффициент регрессии,  $a$ ) и с помощью «коэффициента несовпадения» Тейла (КНТ, Шитиков и др., 2003). Точность моделирования была оценена как для всей совокупности данных (19 лет), так и дифференцированно - для сухих (5 лет), влажных (5 лет) и средних (9 лет) по увлажненности лет, которые определяли по отношению к STD для годовой суммы осадков в 1998-2016 гг.

### Результаты и обсуждение.

По всем параметрам, используемым для оценки точности моделирования ( $R^2$ ,  $a$ , КНТ), наиболее адекватно среднемесячную интенсивность дыхания исследуемых дерново-подзолистых почв в разные по обеспеченности осадками годы описывали *T&P-1p* и *T&P-2p* версии модели (рисунок). Коэффициенты несовпадения Тейла были для них самые низкие (от 0,17 до 0,23), а коэффициенты детерминации варьировали от 0,54 до 0,72 при значениях  $a = 0,71-1,21$ . Несовпадение экспериментальных и расчетных данных наблюдалось, главным образом, в летние месяцы. Точность параметризованных по  $R_0$  версий *T&P* модели при дифференцированной оценке среднемесячной интенсивности дыхания исследуемых почв с учетом уровня обеспеченности осадками становилась чуть выше по одним показателям (например, по  $R^2$ ), но в то же время снижалась по другим (например,  $a$ ). Качество численной оценки дыхания почв с использованием предложенных версий модели (*T&P-1p* и *T&P-2p*) можно повысить, если провести их дополнительную репараметризацию по коэффициентам  $Q$  и  $K$ , ответственным за отклик дыхания почв на изменение температуры и увлажнения.

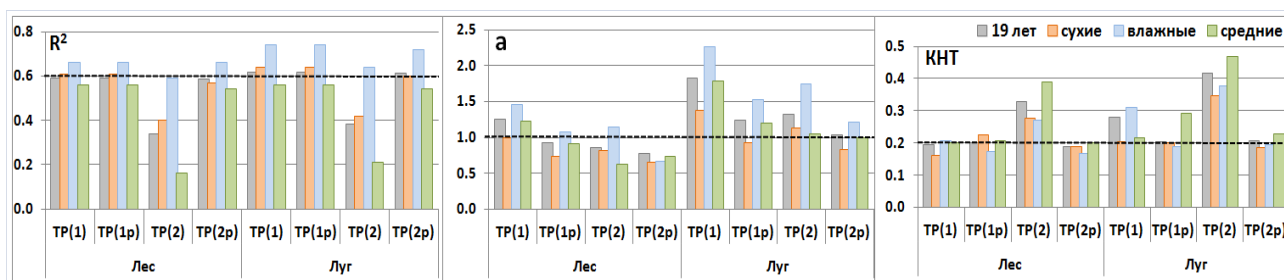


Рисунок – 1. Оценка точности разных версий *T&P* модели для расчета среднемесячной интенсивности дыхания дерново-подзолистой почвы под лесом и лугом в различные по увлажненности годы.

Работа выполнялась при поддержке РФФИ (15-04-05157а) и Программы Президиума РАН.

### Литература

- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.  
 Raich J.W., Potter C.S., Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94 // *Global Change Biol.* 2002. V. 8. P. 800-812.  
 Raich J.W., Potter C.S. Global patterns of carbon dioxide emission from soils // *Global Biogeochem. Cycles.* 1995. Vol.9. P. 23-36.

## ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЗАСУХИ НА ЭНЕРГО- И МАССООБМЕН ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИЗМЕРЕНИЙ И МОДЕЛЬНЫХ РАСЧЕТОВ

Куричева О.А.<sup>1</sup>, Авилов В.К.<sup>1,2</sup>, Динь-Ба Зуй<sup>3</sup>, Курбатова Ю.А.<sup>1</sup>, Ольчев А.В.<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*  
[olga.alek.de@gmail.com](mailto:olga.alek.de@gmail.com)

<sup>2</sup>*Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, Хошимин, Вьетнам*

<sup>3</sup>*Институт тропической экологии, Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой, Вьетнам*

<sup>4</sup>*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**Аннотация:** Влияние засухи апреля-мая 2016 г. на потоки тепла, влаги и углекислого газа над тропическим муссонным лесом было оценено с помощью наблюдений и модельных экспериментов. Показано, что засуха привела к значительному изменению структуры потоков. Резкое увеличение экосистемного дыхания после выпадения первых дождей превратило лесную экосистему в существенный источник CO<sub>2</sub> для атмосферы.

Экстремальная волна тепла была зафиксирована в Юго-Восточной Азии в апреле-мае 2016 г., перед началом сезона дождей (WMO, 2017). Засуха была связана с влиянием явления Эль-Ниньо Южное Колебание, достигшим в 2015-16 гг. одного из самых высоких уровней за последние десятилетия. Засухи регионального масштаба, индуцированные Эль-Ниньо, в прошлые годы оказывали значительное воздействие на весь ареал тропических лесов в Юго-Восточной Азии и часто являлись причиной лесных пожаров даже во влажных экваториальных лесах (Le Page et al., 2008).

Реакция на засуху равнинного тропического муссонного леса в Южном Вьетнаме (национальный парк Кат Тьен, 11.5° с.ш., 107.4° в.д.) определялась по результатам непрерывных измерений потоков тепла, H<sub>2</sub>O и CO<sub>2</sub> над лесом (высота 50 м). Велись сопутствующие метеорологические наблюдения, в т.ч. за температурой и влажностью приземного воздуха и почвы. Потоки над лесом измерялись методом турбулентных пульсаций по стандартной технологии (Бурба и др., 2016). Моделирование тепло-, H<sub>2</sub>O- и CO<sub>2</sub>-обмена тропического леса проводилось с помощью процесс-ориентированной модели Mixfor-SVAT (Ольчев и др., 2008; Olchev et al., 2008), что позволило заполнить пропуски в рядах наблюдений за потоками и получить уточненные месячные суммы потоков CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O. С помощью модели была выполнена оценка валовой первичной продукции (GPP) древостоя и экосистемного дыхания (RE), а также вклада транспирации в суммарное испарение.

Модель Mixfor-SVAT позволяет рассчитать перенос тепла и газов в системе "почва – растительность – атмосфера", базируясь на 6 основных метеорологических параметрах, определенных над растительностью: суммарной радиации, температуре, дефиците водяного пара, скорости ветра, количестве осадков, концентрации CO<sub>2</sub>. Применение модели для описания потоков во влажных экваториальных лесах Индонезии показало ее способность адекватно описать экосистемные потоки в широком спектре погодных условий (Olchev et al., 2015). Необходимые для моделирования дополнительные параметры растительного полога в Кат Тьене (листовой индекс по сезонам, соотношение древесных видов с различной фенологией, густота древостоя и т.д.) и почвы (гидравлические характеристики почвы по горизонтам и т.д.) были взяты из литературы и в ходе специальных исследований (Кузнецов, Кузнецова, 2011; Novichonok et al., 2012; Kuricheva et al., 2015; Хохлова и др., 2017).

Сухой сезон 2015-2016 г. в Южном Вьетнаме в целом не был исключительным ни по продолжительности, ни по общей сумме осадков за несколько месяцев сухого сезона. Однако начало влажного сезона сместилось приблизительно на 3 недели, вследствие чего жаркие

условия апреля-мая (с большим количеством солнечной радиации) не были скомпенсированы ливнями, как в условиях «обычных» сухих сезонов без Эль-Ниньо.

В разгар засухи поток явного тепла более чем вдвое превышал затраты тепла на суммарное испарение, хотя в самые засушливые месяцы сухих сезонов предыдущих лет данное превышение было ниже, составляя не более 50%. Вследствие засухи 2016 г. впервые за историю наблюдений за потоками в сезонно-влажном тропическом лесу (с ноября 2011 г.) месячные значения нетто-обмена CO<sub>2</sub> (NEE) оставались положительными в течение трех месяцев (апрель-июнь) и в мае достигли рекордного значения, более чем 80 г C/m<sup>2</sup>/мес.

Реакция тепловых потоков (потоки явного и скрытого тепла) на засуху и на первые после засухи выпадение осадков была довольно быстрой, в то время как NEE оставался положительным (преобладание RE над GPP) в течение еще полутора месяцев, причем наибольшая разница RE и GPP наблюдалась в мае, в середине которого начались ливни влажного сезона. В начале влажного сезона после исключительно жаркого периода зафиксирован резкий всплеск RE. Можно предположить, что данная закономерность была связана с увеличением на фоне повышения увлажнения скорости разложения отмершего органического материала, накопившегося в период засухи в более значительных количествах, чем в обычные сухие сезоны.

Структура потоков тепла и влаги восстанавливалась быстро после смены метеорологических условий, в то время как наблюдаемая в предыдущие влажные сезоны структура потоков CO<sub>2</sub> восстановилась с запаздыванием в 1.5 месяца. Положительные значения NEE преобладали не только в конце сухого сезона, но и в первые месяцы влажного сезона – в отличие от предыдущих лет, когда лес служил устойчивым нетто-стоком CO<sub>2</sub> во все месяцы, кроме самого жаркого.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ - РГО (проект № 17-05-41127) и гранта Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем».*

## Литература

- Бурба Г.Г., Курбатова Ю.А., Куричева О.А., Авилов В.К., Мамкин В.В. Метод турбулентных пульсаций. Краткое практическое руководство. Москва, 2016. URL: <https://labinstruments.su/downloadthis> (дата обращения 15.04.2017).
- Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Лесная растительность: видовой состав и структура древостоев // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам) / Под общ. ред. А.В. Тиунова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 16–43.
- Ольчев А.В., Курбатова Ю.А., Варлагин А.В., Выгодская Н.Н. Модельный подход для описания переноса CO<sub>2</sub> между лесными экосистемами и атмосферой // Лесоведение. 2008. № 3. С. 3–13.
- Хохлова О.С., Мякшина Т.Н., Кузнецов А.Н., Губин С.В. Морфогенетические особенности почв национального парка Кат Тьен, Южный Вьетнам // Почвоведение. 2017. N 2. Стр. 176–194.
- Kuricheva O.A., Avilov V.C., Dinh Ba Duy, Kurbatova J.A. Water Cycle of a Seasonally Dry Tropical Forest (Southern Vietnam) // Izv. Atmos. Ocean. Phys. 2015. V. 51. N. 7. P. 693–711.
- Le Page Y., Pereira J.M.C., Trigo R., Da Camara C., Oom D., Mota B. Global fire activity patterns (1996–2006) and climatic influence: an analysis using the World Fire Atlas // Atmospheric Chemistry and Physics. 2008. V. 8. N. 7. P. 1911–1924.
- Novichonok A.O., Evdokimova E.V., Markovskaya E.F., Kurbatova J.A. Preliminary forest plant biomass inventory in monsoon tropical forest in Cat Tien national park (South Vietnam) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. N 8-1. С. 13–16.
- Olchev A., Ibrom A., Ross T., Falk U., Rakkibu G., Radler K., Grote S., Kreilein H., Gravenhorst G. A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere // Ecol. Model. 2008. V. 212. P. 122–130.
- Olchev A., Ibrom A., Panferov O., Gushchina D., Propastin P., Kreilein H., Popov V., Propastin P., June T., Rauf A., Gravenhorst G., Knohl A. Response of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes of a mountainous tropical rain forest in equatorial Indonesia to El Niño events // Biogeosciences. 2015. V. 12. P. 6655–6667.



World Meteorological Organization. WMO Statement on the Status of the Global Climate in 2016. 2017. No. 1189.  
URL: [http://cc.voeikovmgo.ru/images/dokumenty/2017/1189\\_Statement2016\\_EN.pdf](http://cc.voeikovmgo.ru/images/dokumenty/2017/1189_Statement2016_EN.pdf) (дата обращения 30.07.2017).

## МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ТЕМПЕРАТУРОПРОВОДНОСТИ ПО ДАННЫМ ИЗМЕРЕНИЯМ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ

Лапина Л.Э.

*Физико-математический институт Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия*  
[lapina@dm.komisc.ru](mailto:lapina@dm.komisc.ru)

**Аннотация:** На основе решения обратной задачи для уравнения теплопроводности получена расчетная формула для коэффициента эффективной теплопроводности. В ряде случаев из данной формулы можно получить аналитическую формулу. Приводится пример расчета коэффициента по данным измерений температуры почвы г. Сыктывкара.

### 1. Введение

В работе (Зырянов, 2013) утверждается, что для мерзлых грунтов пампинг-эффект имеет отрицательный (охлаждающий) результат и для Якутска приводится приблизительная оценка в минус два градуса по колебаниям температуры воздуха. Оценка этого эффекта базируется на теории, приведенной в работе (Зырянов, Хубларян, 2006). Важно знать поведение функции теплопроводности от температуры почвы, необходимым этапом которого является расчет коэффициента эффективной теплопроводности, в котором учитываются все виды теплообмена. В работе (Шерстюков, 2012) приводится описание массива суточных данных по температуре почвы до глубин 320 см, которые можно использовать для оценки адекватности тех или иных подходов к моделированию температурного режима почвы.

### 2. Постановка задачи и метод решения

В работе (Михайлов, Шеин, 2010) предложен ряд формул для определения коэффициента теплопроводности в различных ситуациях, при этом предполагается, что коэффициент постоянен внутри слоя. Есть данные измерений температуры почвы на различных глубинах с одинаковой частотой измерений на протяжении достаточно длинного периода времени. Часто бывают лишь суточные измерения, на которых многие приведенные в работе (Михайлов, Шеин, 2010) методы не работают.

Будем рассматривать одномерную задачу, в которой ось Oz направим вертикально вниз,  $z=0$  – поверхность почвы. Для определения коэффициента эффективной теплопроводности будем использовать нелинейное уравнение теплопроводности, записанное в виде:

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left( k_T \frac{\partial T}{\partial z} \right) \quad (1)$$

Естественно потребовать от решения уравнения (1) выполнения следующего условия:  $\frac{\partial T}{\partial z} \rightarrow 0, z \rightarrow \infty$ . Возьмем несобственный интеграл с переменным верхним пределом по вертикали, тогда  $\int_{\infty}^z \frac{\partial T}{\partial t} ds = \int_{\infty}^z \frac{\partial}{\partial z} \left( k_T \frac{\partial T}{\partial z} \right) ds$ . Исходя из свойств интеграла и учитывая выполнение вышеуказанного свойства можно получить формулу в общем виде:

$$k_T(t, z) = \frac{\int_{\infty}^z \frac{\partial T}{\partial t} ds}{\frac{\partial T}{\partial z} \Big|_{t,z}} \quad (2)$$

В некоторых случаях несобственный интеграл удастся вычислить аналитически интегрированием по частям (Лапина, 2017). Это возможно тогда, например, когда температуру почвы можно представить в виде:  $T = T_0 + A_0 e^{-\beta_0 z} \sin(\omega_0 t + \varphi_0)$  (3) где  $T_0$  – среднесуточная (или среднегодовая температура),  $A_0$  – амплитуда колебаний (суточных или годовых),  $\beta_0$  – коэффициент, характеризующий затухание температурных

волн с глубиной,  $\omega_0$  – частота колебаний,  $\varphi_0$  – сдвиг фазы. В свою очередь, функции  $\varphi_0(z)$  и  $T_0(z)$  можно представить в виде:

$$\varphi_0(z) = a + bz, T_0 = Ce^{-\gamma z} + d \quad (4)$$

В этом случае можно получить аналитическую формулу в виде:

$$k_T = \frac{K_0}{-\gamma C e^{-\gamma z} + B_0}, \quad (5)$$

где  $K_0 = \omega_0 A_0 e^{-\beta_0 z} \left( \frac{b}{\beta_0^2 + b^2} \sin(a + bz + \omega_0 t) - \frac{\beta_0}{\beta_0^2 + b^2} \cos(a + bz + \omega_0 t) \right),$

$$B_0 = -\beta_0 A_0 e^{-\beta_0 z} \sin(\omega_0 t + a + bz) + b A_0 e^{-\beta_0 z} \cos(\omega_0 t + a + bz).$$

Заметим, что по затуханию температурных волн можно рассчитать коэффициент теплопроводности, имеющего смысл усредненного за период колебаний и глубины измерения величины. Можно использовать и непосредственно формулу (2) по измерениям, не прибегая к дополнительным предположениям, но в таком случае встает вопрос о том, какая ошибка возникает при замене несобственного интеграла конечным? В таком случае отброшенная часть интеграла зависит лишь от времени и можно попытаться найти его, прибегая к решению уравнения теплопроводности (1).

Полученные формулы расчета (2) и (5) были применены к данным по температуре почвы метеостанции г. Сыктывкара за 2010 год для проверки адекватности предлагаемого подхода.

## Литература

- Зырянов В.Н. Нелинейный пампинг-эффект в колебательных процессах в геофизике //Водные ресурсы. 2013. т.40. N3. С.227-239.
- Зырянов В.Н., Хублярян М.Г. Пампинг-эффект в теории нелинейных процессов типа уравнения теплопроводности и его приложение в геофизике //ДАН.2006. т.408.N4.С.535-538.
- Лапина Л.Э. Метод вычисления коэффициента эффективной теплопроводности по данным измерений температуры почвы //Известия Коми НЦ УрО РАН, 2017, N2, с. 12-15.
- Михайлов Ф.Д., Шейн Е.В. Теоретические основы экспериментальных методов определения теплопроводности почв //Почвоведение.2010.N5. с.597-605.
- Шерстюков А.Б. Описание массива суточных данных по температуре почвы на глубинах до 320 см //meteo.ru/data/164\_soiltemperature#описание массива данных.

## ТРЕХМЕРНАЯ МОДЕЛЬ ПЕРЕНОСА СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В НЕОДНОРОДНОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

Левашова Н.Т.<sup>1</sup>, Мухартова Ю.В.<sup>1</sup>, Ольчев А.О.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, физический факультет, Москва, Россия

[natasha@npanalytica.ru](mailto:natasha@npanalytica.ru)

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет, Москва, Россия

<sup>3</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия  
[aoltche@yandex.ru](mailto:aoltche@yandex.ru)

**Аннотация:** Солнечная радиация, поступающая на верхнюю границу растительного покрова, является ключевым фактором, определяющим тепловой режим растительного покрова и почвы и влияющим на всю совокупность биохимических процессов, протекающих в растениях. В работе представлены результаты расчетов интенсивности излучения и коэффициент пропускания для двух основных спектральных диапазонов: видимого и ближнего инфракрасного согласно трехмерной модели.

### 1. Введение

Солнечная радиация, поступающая на верхнюю границу растительного покрова, является ключевым фактором, определяющим тепловой режим растительного покрова и почвы и влияющим на всю совокупность биохимических процессов, протекающих в растениях, включая процессы фотосинтеза и транспирации. Большинство современных методик, используемых для описания радиационного режима растительного покрова, рассматривают растительный покров в виде горизонтально однородной мутной среды, внутри которой для описания переноса радиации справедливо использование закона Бугера-Ламберта, предполагающего экспоненциальное ослабление солнечного света в зависимости от плотности растительного покрова. В случае неоднородной растительности использование данного подхода может привести к значительным погрешностям в оценках радиации поглощенной и пропущенной различными ярусами растительного полого. Для неоднородного растительного покрова, очевидно, требуется использование более сложных моделей переноса, позволяющих оценить эффекты пространственной неоднородности растительности.

### 2. Используемая модель и объект исследования

В рамках данного исследования для описания полей солнечной радиации в неоднородном растительном покрове была использована трехмерная модель переноса солнечной радиации, основанная на модельном подходе, впервые предложенным Ю.К. Россом (Ross 1977) и в дальнейшем развитым Р. Мунени (Ross, Muneni 1991), Ю. Князихиным и др. (1997). Согласно этому подходу функция распределения интенсивности солнечной радиации  $I_{\lambda}(\mathbf{r}, \Omega)$  с длиной волны  $\lambda$  в каждой точке пространства внутри растительности  $\mathbf{r}=\{x, y, z\}$  в зависимости от телесного угла  $\Omega=\{\varphi, \theta\}$ , ( $\theta$  – зенитный угол солнца) оценивается как сумма прямой  $I_{m,\lambda}(\mathbf{r}, \Omega)$  и рассеянной солнечной радиации  $I_{d,\lambda}(\mathbf{r}, \Omega)$ .

В качестве объекта исследования был выбран горизонтальный участок площадью в 1га, засаженный деревьями. Высота каждого дерева 8м, диаметр кроны 6м, высота крепления кроны 1м, диаметр ствола 0,2м. Расстояние между стволами 5,24м. Всего на рассматриваемой площади находится 181 дерево. Горизонтальное распределение LAI в пределах рассматриваемого массива представлена на рисунке 1.

### 3. Результаты

Согласно описанной модели в настоящей работе вычислены потоки фотосинтетически активной радиации ( $\Delta\lambda=0.39-0.72$  мкм) и ближней инфракрасной ( $\Delta\lambda=0.72-3.00$  мкм) в ясный солнечный день при зенитном угле солнца  $30^\circ$ .

Расчеты производились для двух различных вариантов структуры растительного покрова – реального трехмерного (рисунок 1) и одномерного. При одномерном описании плотность листового покрова считалась зависимой только от вертикальной координаты и распределенной равномерно в любой горизонтальной плоскости. При этом средняя плотность листового покрова в каждой горизонтальной плоскости для каждой модели считалась одинаковой. Сравнение потоков радиации в различных спектральных диапазонах показало наличие существенных погрешностей в расчетах потоков при использовании одномерной аппроксимации структуры растительности (Таблица 1).

Таблица 1 – Различия в величинах радиации, приходящей к поверхности почвы для одномерного и трехмерного случая описания структуры растительности.

$\Delta\lambda$ (мкм)	Средняя интенсивность излучения Вт/м <sup>2</sup> 1D	Средняя интенсивность излучения Вт/м <sup>2</sup> 3D
0.39-0.72	214.58	273.06
0.72-3.00	259.89	352.43

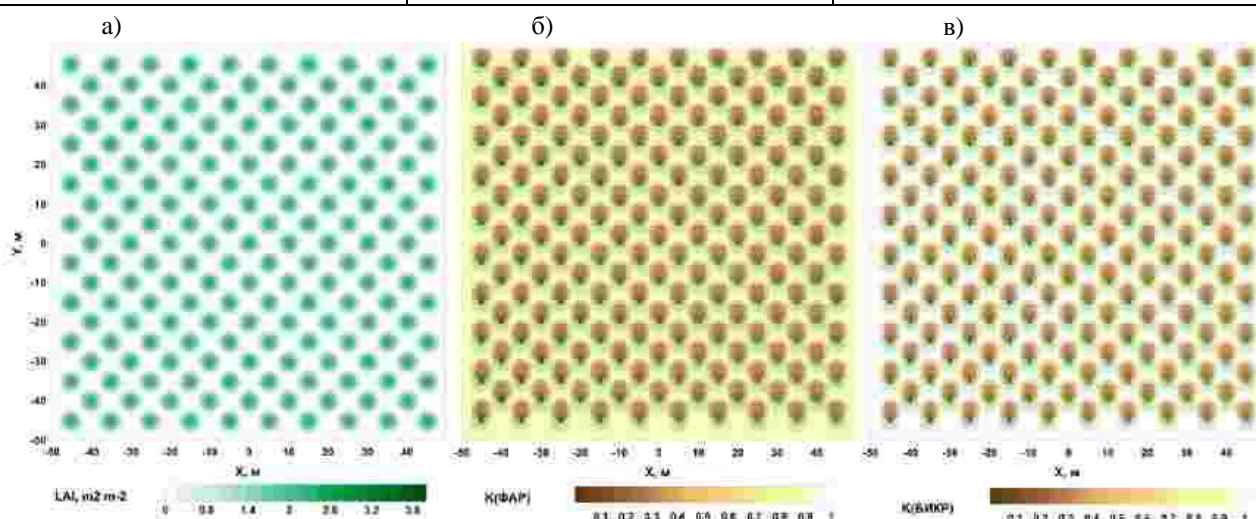


Рисунок 1 – а) интегральная величина LAI, б) коэффициент пропускания ФАР, в) коэффициент пропускания БИКР.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (14-14-00956-П).*

### Литература

- Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л.: Гидрометеоздат. 1975. 344 с.  
 Knyazikhin Yu., Miessen G., Panferov O., Gravenhorst G. Small-scale study of three-dimensional distribution of photosynthetically active radiation in a forest. Agricultural and Forest Meteorol. 88 (1997), 215–239.  
 Ross J., Myneni R.B. Photon-Vegetation Interactions. Applications in Optical Remote Sensing and Plant Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1991.

## ДИАЛЕКТИКА НЕАВТОНОМНЫХ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ: ТОЧНАЯ КАЛИБРОВКА И РАЗБРОС РЕЗУЛЬТАТОВ

Логофет Д.О.

*Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия*  
[danilal@postman.ru](mailto:danilal@postman.ru)

**Аннотация:** Неавтономная матричная модель локальной популяции представлена набором «проекционных» матриц каждая из которых калибрована по данным на своем временном шаге и дает свой набор количественных характеристик – порою противоположных в прогнозе судьбы популяции. Результаты, обобщающие данные всего периода наблюдений, следует получать из усредненного набора матриц, а корректным типом осреднения выступает *структурно-геометрическое* среднее – новое понятие для теории матриц и практики матричных моделей популяций.

### 1. Введение

Огромным преимуществом матричной модели популяции с дискретной структурой  $\mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}_+^n$  оказывается возможность калибровать «проекционную» матрицу  $\mathbf{L}(t)$  по данным только двух последовательных учетов (в моменты  $t$  и  $t+1$ ) и получить  $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$  – меру адаптации изучаемой популяции там и тогда, где и когда собраны данные. В этом сила матричных моделей как инструмента сравнительной демографии, но здесь же возникает и методическая проблема, когда имеется временной ряд данных по локальной популяции и нужно обобщить результаты всего периода наблюдений. Логика модели приводит к задаче *геометрического* осреднения заданного набора  $M$  неотрицательных матриц, участвующих в основном модельном уравнении

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{L}(t)\mathbf{x}(t), t = 0, 1, \dots, M-1, \quad (1)$$

(Логофет и др., 2017), а фиксированное *строение* (*pattern*) этих матриц, определенное графом жизненного цикла (ГЖЦ) организмов данного вида, исключает существование *точного* решения в задаче *структурно-геометрического* осреднения (*pattern-geometric mean*, Logofet, 2018).

Поиск решения *приближенного* сталкивается на практике с проблемой «репродуктивной неопределенности» (Логофет и др., 2016), когда данные, обеспечивая точную калибровку матрицы переходов  $\mathbf{T}(t)$ , допускают неоднозначность в калибровке стадийно специфических коэффициентов размножения – элементов матрицы плодовитости  $\mathbf{F}(t)$ . Тогда в стандартном представлении  $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$  получаем целое семейство матриц

$$\{\mathbf{L}(t)\} = \mathbf{T}(t) + \{\mathbf{F}(t)\}, \quad (2)$$

заданное (линейным) уравнением пополнения популяции (*ibidem*).

Эвристический подход к решению задачи осреднения в матричных моделях популяций в условиях репродуктивной неопределенности назван *TF-осреднением* (Logofet, 2018) и состоит в комбинации структурно-геометрического среднего для матриц  $\mathbf{T}(t)$  и арифметического для семейств  $\{\mathbf{F}(t)\}, t = 0, 1, \dots, M-1$ , которое сохраняет репродуктивную неопределенность, присущую осредняемым матрицам. Подход применен к данным по незабудочнику *Eritrichium caucasicum* – малолетнему растению альпийского пояса.

### 2. Как усреднять неавтономную матричную модель

Набор из  $M$  одношаговых матриц  $\mathbf{L}(t)$  определяется в серии последовательных калибровок согласно уравнению 1, и тогда для структуры популяции в начальный и финальный моменты наблюдений имеем

$$\mathbf{x}(M) = \mathbf{L}(M-1)\mathbf{L}(M-2) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0)\mathbf{x}(0). \quad (3)$$

Ключевой момент в логике осреднения состоит в том, что средняя матрица  $\mathbf{G}$  должна давать тот же результат при подстановке ее вместо матриц-сомножителей, т.е.

$$\mathbf{G}^M = \mathbf{L}(M-1) \mathbf{L}(M-2) \dots \mathbf{L}(1) \mathbf{L}(0). \quad (4)$$

Уравнение (4) соответствует понятию *геометрического среднего*, а требование, чтобы матрица  $\mathbf{G}$  соответствовала тому же ГЖЦ, что и матрицы  $\mathbf{L}(t)$ , приводит к идее *структурно-геометрического среднего* и влечет наличие нулей в строении  $\mathbf{G}$ . Таким образом, число неизвестных элементов матрицы  $\mathbf{G}$  меньше, чем  $n^2$ , а поскольку правая часть уравнения (4) есть матрица положительная, отсюда следует *переопределенность* системы поэлементных уравнений (4) и отсутствие точного решения задачи структурно-геометрического среднего.

### 3. Репродуктивная неопределенность в данных по *E. caucasicum*

вызвана тем, что в ГЖЦ (Логофет и др., 2016, рис. 2) есть две репродуктивных стадии, но их потомство неразличимо при ежегодных учетах на постоянных площадках (*ibidem*). В результате матрица  $\mathbf{L}(t)$  принимает вид

$$\mathbf{L}(t) = \mathbf{T}(t) + \{\mathbf{F}(t)\} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix} + \left\{ \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \right\}, t = 0, 1, 2, 3, 4 (M = 5), \quad (5)$$

где онтогенетические параметры  $c(t)$ ,  $d(t)$ , ...,  $l(t)$  вычислены однозначно как частоты состоявшихся событий соответствующих переходов. Пять матриц  $\mathbf{T}(t)$  откалиброваны однозначно по данным учетов (*ibidem*, табл. 3), а 5 семейств  $\{\mathbf{F}(t)\}$  матриц плодовитости несут репродуктивную неопределенность в элементах  $a(t)$  и  $b(t)$ , связанных уравнением пополнения

$$a(t)g(t) + b(t)gt(t) = j(t+1), \quad (6)$$

где  $j(t+1)$ ,  $g(t)$  и  $gt(t)$  суть наблюдаемые численности ювенильной, генеративной и терминально генеративной групп соответственно (*ibidem*, табл. 2).

В результате только у двух из пяти одношаговых  $\mathbf{L}(t)$  диапазон допустимых значений  $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$  расположен справа от 1, а у трех остальных иначе (*ibidem*, табл. 3). Погрешность приближенного решения  $\mathbf{T}_{pg}$  задачи структурно-геометрического среднего для  $\mathbf{T}(t)$  оказалась удивительно малой ( $10^{-5}$ , Логофет и др., 2017), а  $\mathbf{TF}$ -осреднение матриц (5) дало диапазон  $\lambda_1(\mathbf{L}_{TF})$  целиком справа от 1 (Logofet, 2018, Table 2), чем закрыло вопрос о долговременной судьбе популяции по итогам 6-летних наблюдений.

### 4. Заключение

Противоречия в результатах неавтономной матричной модели популяции можно преодолеть путем структурно-геометрического осреднения ее одношаговых матриц  $\mathbf{L}(t)$ . В случае репродуктивной неопределенности данных на помощь приходит  $\mathbf{TF}$ -осреднение, причем структурно-геометрическое среднее матриц перехода вычисляется однозначно и позволяет получить определенные возрастные показатели из стадийно структурированной модели, в частности, ответить на вопрос, сколько лет живет малолетник.

*Работа поддержана РФФИ, проект № 16-04-00832.*

### Литература

- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е. С., Онипченко В. Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е. С., Белова И.Н., Онипченко В. Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78. № 1. С. 56–66.

Logofet, D.O. Averaging the population projection matrices: heuristics against uncertainty and nonexistence // Ecological Complexity . 2018 (in press).



## МАРКОВСКАЯ МОДЕЛЬ МЕЛКОМАСШТАБНОЙ ДИНАМИКИ ДОМИНАНТОВ В БРУСНИЧНО-ЧЕРНИЧНОМ СОСНЯКЕ–ДОЛГОМОШНИКЕ

Маслов А.А.<sup>1</sup>, Логофет Д.О.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт лесоведения РАН, Успенское, Московская обл., Россия*  
[amaslov@ilan.ras.ru](mailto:amaslov@ilan.ras.ru)

<sup>2</sup>*Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия*  
[daniLaL@postman.ru](mailto:daniLaL@postman.ru)

**Аннотация:** На основе данных прямых повторных учетов в сосняке-долгомошнике с доминированием черники (*Vaccinium myrtillus*) и брусники (*V. vitis-idaea*) построена и проверена однородная марковская модель мелкомасштабной динамики на поздних стадиях послепожарной сукцессии. Показано, что стационарное состояние характеризуется преобладанием площадок только с черникой и с черникой–брусникой совместно – без вытеснения одного вида другим.

В таежных сосновых лесах, где низовые пожары – обычный фактор периодических нарушений, распространенными доминантами нижнего яруса леса являются хорошо известные вересковые кустарнички – брусника и черника. При этом черника с брусникой не только встречаются вместе в самых разных сообществах – от верховых сосновых болот до сосновых лесов на скалах, – но и внутри одного сообщества побеги этих двух видов обычно произрастают рядом, что ставит вопрос о механизмах разделения их экологических ниш. Не менее интересен экологами вопрос о взаимодействии данных двух видов в ходе послепожарной динамики (сукцессии). Как меняется со временем соотношение популяций брусники и черники? Происходит ли в результате сукцессии вытеснение одного вида другим или же двувидовая система приходит к определенному равновесию с устойчивой долей каждого вида? Если конечное (равновесное) состояние существует, то сколько лет требуется для его достижения после последнего низового пожара?

Для моделирования сукцессий в лесах на уровне сообществ широко применяются марковские модели – см. обзор (Логофет, 2010). Значительно реже марковские модели используются на внутриценотическом уровне. Располагая данными длительных (25 лет) наблюдений на постоянной пробной площади в заповедном сосняке бруснично-чернично-долгомошном (Маслов, 2009), мы попытались использовать аппарат марковских цепей для анализа хода сукцессии черники и брусники с количественной оценкой средней длительности стадий и характеристик цикличности.

За основу были взяты наблюдения «в точке», за которую принята маленькая площадка размером 20×20 см. Особенности полевого эксперимента являлись: большой (2000 площадок) объем выборки на постоянных трансектах, проведение регулярных учетов с интервалом в 5 лет, учет на площадках встречаемости видов. Однородная марковская цепь в качестве модели наблюдаемого процесса состоит из четырех состояний: 1) есть только брусника, 2) есть только черника, 3) присутствуют оба вида, 4) оба вида отсутствуют. Калибровка модели осуществлялась по двум учетам, проверка модели – по данным еще одного учета.

Установлено, что за один интервал учетов на площадках реализуются все возможные переходы между состояниями. По формулам теории конечных однородных цепей Маркова получены: стационарное распределение площадей, характеристики цикличности и средние длительности стадий динамики. Показано, что в качестве стационарного результата сукцессии ожидается распределение площадок по состояниям, где 30% площадок занято только черникой, 11% – только брусникой; на 18% площадок будут присутствовать оба вида, а 41% площадок будет «пустым» (Маслов, Логофет, 2016). Это подтверждает возможность устойчивого сосуществования черники и брусники на заключительных стадиях сукцессии – с явным преобладанием черники, но без полного вытеснения одного вида другим.

Количественные характеристики цикличности и длительности стадий позволяют оценить общую продолжительность вторичной послепожарной сукцессии примерно в 45 лет. Из описанных четырех состояний наименьшее среднее время существования (8 лет) имеют площадки только с брусникой, а наибольшее среднее время существования (18 лет) – «пустые» площадки. Модельный прогноз динамики на один шаг вперед (5 лет) и сравнение с данными фактического распределения площадей показали, что мера отличия составляет 5.4%, что говорит об эффективности однородной марковской цепи как инструмента прогноза.

Таковы результаты, полученные только из одной переходной матрицы, а весь период наблюдений дает пять матриц, которые закономерно различаются между собой. Тому как учесть эти различия в оценке вышеназванных характеристик, будет посвящена следующая часть работы.

*Работа проводилась при частичной поддержке РФФИ: проект 16-05-00762 для А.А. Маслова и проект 16-04-00832 для Д.О. Логофета*

## **Литература**

- Логофет Д.О. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2. С. 46–59.
- Маслов А.А. Мониторинг эталонных лесных экосистем в заповедных лесных участках // Мониторинг природного наследия. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. С. 21–37.
- Маслов А.А., Логофет Д.О. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке чернично-бруснично-долгомошном. I. Однородная марковская цепь и показатели цикличности // Ж. общ. биологии. 2016. Т. 77. № 6. С. 423–433.

## **ХАОТИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОНА: ПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ, ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ**

Медвинский А.Б.<sup>1</sup>, Адамович Б.В.<sup>2</sup>, Алиев Р.Р.<sup>1</sup>, Лукьянова Е.В.<sup>2</sup>, Михеева Т.М.<sup>2</sup>,  
Никитина Л.В.<sup>2</sup>, Нуриева Н.И.<sup>1</sup>, Русаков А.В.<sup>1</sup>, Жукова Т.В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино, Россия*  
[emedvinsky@iteb.ru](mailto:emedvinsky@iteb.ru)

<sup>2</sup>*Биологический факультет, Белорусский государственный университет, Минск, Белоруссия*  
[belaaqualab@gmail.com](mailto:belaaqualab@gmail.com)

<sup>3</sup>*Нарочанская биологическая станция, Белорусский государственный университет, Нарочь, Белоруссия*  
[tvzhukova@tut.by](mailto:tvzhukova@tut.by)

**Аннотация:** продемонстрирована хаотическая природа колебаний обилия бактериального планктона в Нарочанских озёрах. Показано, что эти колебания синхронизованы с колебаниями температуры. Показано, что хаотические колебания обилия фитопланктона в оз. Нарочь и оз. Мястро не синхронизованы с температурой, в отличие от колебаний обилия фитопланктона в оз. Баторино. Обсуждаются механизмы, обуславливающие наличие или отсутствие синхронизации.

### **1. Введение**

Предсказание состояния динамической системы предполагает оценку характера динамики этой системы в будущем на основании анализа временного ряда, полученного в результате проведенных ранее измерений или в ходе математического моделирования. Для того, чтобы такое предсказание было возможным, временной ряд должен характеризоваться некоторой повторяемостью (рекуррентностью).

С применением численного рекуррентного анализа (Marwan et al., 2007) было показано, что динамика популяций фитопланктона Нарочанских озёр является хаотической и такой характер этой динамики обуславливается межвидовыми взаимодействиями между популяциями, принадлежащими к разным трофическим уровням (Medvinsky et al., 2015). Этот факт не означает, однако, что внешняя среда не оказывает воздействие на динамику планктона. Действительно, любая популяция подвержена влиянию не только трофических взаимодействий внутри сообщества, к которому эта популяция принадлежит, но также – влиянию факторов внешней среды, в первую очередь – температуры (Royama, 1992). Возникает вопрос: каков относительный вклад межвидовых трофических взаимодействий и факторов внешней среды в характер и предсказуемость популяционной динамики? Современные методы анализа временных рядов позволяют приблизиться к ответу на этот вопрос. В данной работе мы представляем результаты анализа динамики популяций бактериопланктона и фитопланктона Нарочанских озёр. Описания применявшихся в работе методов исследования даны в работах (Kuramoto, 1984; Mormann et al., 2000; Medvinsky et al., 2015).

### **2. Результаты и выводы**

С применением численного рекуррентного анализа (Marwan et al., 2007) нами показано, что динамика бактериопланктона в каждом из Нарочанских озёр носит хаотический характер. Оценки горизонта предсказуемости (Кравцов, 1997) бактериопланктонной динамики дали следующие результаты: 4.8 мес. для малого плёса оз. Нарочь, 4.6 мес. для большого плёса оз. Нарочь, 4.7 мес. для оз. Мястро и 3.4 мес. для оз. Баторино. Численные значения горизонта предсказуемости хаотической динамики фитопланктонных популяций Нарочанских озёр приведены в работе (Medvinsky et al., 2015).

Хаотичность флуктуаций популяционного обилия может быть как имманентным свойством популяционной динамики, так и результатом внешних влияний. Для того, чтобы оценить роль среды обитания на динамику планктона, мы провели численные оценки

величины  $PLI$  (Kuramoto, 1984), индекса, характеризующего степень синхронизации динамики планктона и колебаний температуры воды в Нарочанских озёрах.

В результате показано, что хаотические бактериопланктонные осцилляции синхронизованы с колебаниями температуры ( $PLI = 0.57$  для малого плёса оз. Нарочь, оз. Мястро и оз. Баторино и  $PLI = 0.41$  для большого плёса оз. Нарочь; отметим, что эти значения  $PLI$  лежат вне распределений  $PLI$  для соответствующих суррогатных временных рядов, а следовательно, бактериопланктонные осцилляции действительно в некоторой степени, задаваемой величиной  $PLI$ , синхронизованы по фазе с колебаниями температуры). В то же время, хаотические (Medvinsky et al., 2015) колебания биомассы фитопланктона в оз. Нарочь и оз. Мястро, как оказалось, не синхронизируются с колебаниями температуры – в отличие от хаотических фитопланктонных осцилляций в оз. Баторино.

Предложены механизмы ответственные за фазовую синхронизацию колебаний температуры и обилия планктона: (а) влияние трофических взаимодействий фитопланктон-зоопланктон и бактериопланктон-зоопланктон, зависящих от уровня трофности водоёма, а также (б) влияние (измеренных ранее в ходе многолетнего мониторинга) отношений концентраций азота и фосфора в Нарочанских озёрах.

*Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант №17-04-00048).*

## Литература

- Кравцов Ю.А. Фундаментальные и практические пределы предсказуемости // Пределы предсказуемости. Ред. Кравцов Ю.А. М.: ЦентрКом, 1997. С. 170-200.
- Kuramoto Y. Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence. Berlin: Springer, 1984. 156p.
- Marwan N., Romano M.C., Thiel M., Kurths J. Recurrence plots for the analysis of complex systems // Phys. Rep. 2007. V. 438. P.237-329.
- Medvinsky A.B., Adamovich B.V., Chakraborty A., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Nurieva N.I., Radchikova N.P., Rusakov A.V., Zhukova T.V. Chaos far away from the edge of chaos: A recurrence quantification analysis of plankton time series // Ecol. Compl. 2015. V. 23. P. 61-67.
- Mormann F., Lehnertz K., David P., Elger C.E. Mean phase coherence as a measure for phase synchronization and its application to the EEG of epilepsy patients // Physics D. 2000. V. 144. P. 358-369.
- Royama T. Analytical Population Dynamics. London: Chapman & Hall, 1992. 371p.

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА В ДРЕВОСТОЯХ НЕКОТОРЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Мироненко Л.М.

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*  
[lmir2006@yandex.ru](mailto:lmir2006@yandex.ru)

**Аннотация:** Математически исследовано участие вещества опада в биологическом круговороте в древостоях Северной Евразии по литературным данным. Установлено, что в ельниках опад практически не вовлекается в круговорот, в дубняках опад вовлекается полностью. В древостоях сосны и липы опад вовлекается в круговорот частично. Представленная информация может быть полезна для практики и теории лесоведения.

Математически в общих чертах описаны два типа участия вещества опада в биологическом круговороте, наблюдающиеся, в частности, в древостоях дуба, липы, сосны и ели в Северной Евразии. Первый тип – вещество опада участвует в биологическом круговороте, второй тип – вещество опада не участвует в круговороте. Цель работы – количественно оценить соотношение этих типов участия опада для данных лесобразующих пород.

Используемые литературные данные (Усольцев, 2001, 2007) – возрастные тренды ( $Y_{exp}$ ) биомассы древостоев указанных выше пород (рисунок 1).

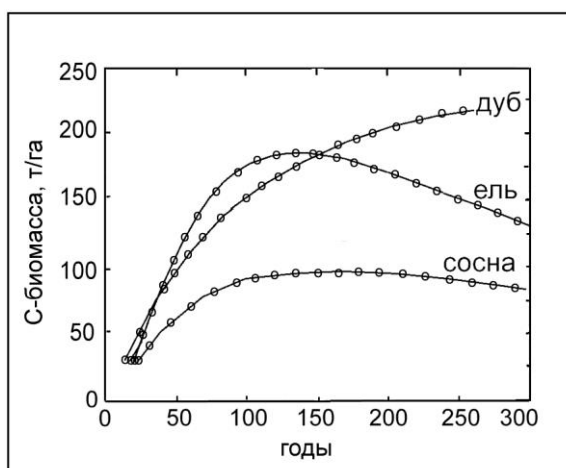


Рисунок 1. Пример  $Y_{exp}$  биомассы древостоев (Скандинавско-русская провинция, широколиственные леса). Кружочками обозначены  $Y_{exp}$ , линиями – расчетные кривые.

Соответствующие математические модели представлены на рисунке 2 (концептуальные схемы) и описаны уравнениями (1) и (2).

Ниже приводятся уравнения моделей (1) и (2).

Тип 1.

$$dX_1/dt = qY_1 - pX_1; \quad dY_1/dt = pX_1 - qY_1; \quad X_1(0) = S_1; \quad Y_1(0) = 0. \quad (1)$$

Тип 2.

$$dX_2/dt = -pX_2; \quad dY_2/dt = pX_2 - qY_2; \quad X_2(0) = S_2; \quad Y_2(0) = 0. \quad (2)$$

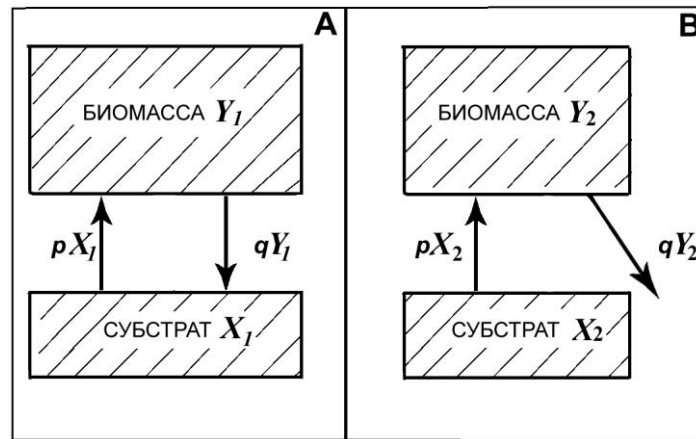


Рисунок 2. Концептуальные схемы моделей: **A** и **B** – типы 1 и 2 участия опада в круговороте, соответственно;  $p$  и  $q$  – константы.

Переменные  $X_1, X_2, Y_1, Y_2$  и константы  $p$  и  $q$  поясняются на рисунке 2; переменные  $t = T + T_0$ , где  $t$  – время роста древесного сообщества,  $T$  – текущее время. Константы  $T_0$  – начало роста;  $S_1$  и  $S_2$  – углерод (C) в количествах, достаточных для обеспечения динамики биомассы в течение жизненного цикла данного древостоя при типах участия опада 1 и 2, соответственно. Переменные  $X_1, X_2, Y_1, Y_2$  и константы  $S_1$  и  $S_2$  выражены в тС/га;  $p$  и  $q$  измеряются в 1/год;  $t, T_0$  и  $T$  – в годах.

Предполагалось, что в древостоях имеют место оба типа участия опада в биологическом круговороте, но в разных пропорциях. Поэтому для каждого древостоя динамика биомассы была описана функцией  $Y=Y_1+Y_2$ , динамика субстрата – функцией  $X=X_1+X_2$ , исходный углерод – константой  $S=S_1+S_2$ . В итоге соотношения указанных выше типов участия опада в круговороте определялись как соотношения численных значений выражений  $S_1/S$  и  $S_2/S$  (таблица 1).

Таблица 1. Количественная оценка степени участия опада в биологическом круговороте древостоях некоторых лесообразующих пород. Пояснения – в тексте.

Лесообразующие породы Данные расчетные	Ель	Сосна	Липа	Дуб
$S_1/S$	0.0±0.0	0.4±0.1	0.7±0.1	1.0±0.0
$S_2/S$	1.0±0.0	0.6±0.1	0.3±0.1	0.0±0.0
Ошибка вычислений <b>err</b> , (тС/га) <sup>2</sup>	(2.4±0.9)*10 <sup>-3</sup>	(3.7±0.6)*10 <sup>-4</sup>	(1.7±0.6)*10 <sup>-4</sup>	(7.2±2.7)*10 <sup>-5</sup>

Решения уравнений (1) и (2) были получены аналитически. Посредством команды **datafit** из пакета программ **scilab** определялись значения всех констант, при которых достигался минимум суммы квадратов отклонения экспериментальных значений  $Y_{exp}$  от соответствующих расчетных значений биомассы  $Y=Y_1+Y_2$  для каждого древостоя. Этот минимум обозначен в таблице 1 (и в **scilab**) как ошибка вычислений **err**. Численные значения  $Y_{exp}$  значительно больше значений **err** (см. например, рисунок 1, таблица 1). Это означает высокую степень качества аппроксимации: расчетные кривые  $Y$  и экспериментальные значения  $Y_{exp}$  практически совпадают для данных древостояев.

Расчеты показали (таблица 1), что в древостоях ели и дуба типы участия опада в круговороте прямо противоположны: в ельниках опад не вовлекается в круговорот, в дубняках опад вовлекается полностью. В древостоях сосны и липы опад вовлекается в круговорот частично, причем в липняках - в значительной степени. Возможно, такие результаты отражают различия в скоростях разложения опада в данных древостоях (так, например, листва разлагается быстрее, чем хвоя). А в древостоях ели опад мог разлагаться настолько медленно, что его участие могло не отразиться в данных *Уехр*.

Представленная информация может быть полезна для практики и теории лесоведения.

### **Литература**

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. База данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708с.

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии. Методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 638с.

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭМИССИИ CO<sub>2</sub> С ПОВЕРХНОСТИ СТВОЛА СОСНЫ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Молчанов А.Г.

*Институт лесоведения РАН, Успенское, Московская обл., Россия.*  
[a.georgievich@gmail.com](mailto:a.georgievich@gmail.com)

**Аннотация:** Изучался газообмен CO<sub>2</sub> поверхности стволов живых деревьев, в заболоченном пушице-сфагновом сосняке в Ярославской обл. Исследования проводились при разных уровнях болотных вод в течение вегетационного периода. Результаты получены на основе прямых измерений потока CO<sub>2</sub> с помощью камерных методов наблюдений с одновременных измерений температуры воздуха и почвы, влажности воздуха, солнечной радиации и уровня поверхностных болотных вод. На основе полученных данных получена зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности ствола от изучаемых факторов окружающей среды.

Дыхание надземной нефотосинтезирующей части биомассы играет существенную роль в углеродном балансе природных экосистем. По разным оценкам вклад эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности стволов (дыхание стволов) в общую эмиссию надземной фитомассы лесов составляет от 5 до 22% (Goulden et al., 1996; Lavigne et al., 1997; Law et al., 1999). Дыхание ствола тесно связано с температурой ствола. При соотношении дыхания ствола и температуры воздуха была получена гистерезисная петля, которая объясняется инерцией тепла и охлаждения ствола (Linder, Trong, 1981).

Изучение газообмена CO<sub>2</sub> с поверхности ствола проводилось в сосняке Vб бонитета на деревьях разной интенсивности роста, (на дереве интенсивного роста I класса - высотой 13 м и диаметром 18 см и на дереве слабого роста - IV класса высотой 7 м и диаметром 12 см). В период наблюдения уровень поверхностно-грунтовых вод (УПГВ) был от 4-5 до 45 см. Кроме того исследования проводились в Московской обл. в сосняке разнотравно-черничном I бонитета 140-летнего возраста на деревьях только I класса роста высотой 29 м и диаметром 45 см.

Измерение эмиссии CO<sub>2</sub> проводили по открытой схеме (Edwards, Sollins, 1973) с помощью инфракрасного газоанализатора "LICOR- 820" и "LICOR- 840" (Li-Cor, США). Регистрация значений газообмена CO<sub>2</sub> и экологических параметров проводилась непрерывно с помощью оригинального, изготовленного для записи данных по газообмену растений, автоматического устройства, управляемого логгером (Молчанов, 2014).

На основе полученных данных были построены температурные зависимости интенсивности эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности стволов (рис.). Как видно из рисунка деревья IV класса роста имеют зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> от температуры воздуха значительно ниже, чем у деревьев I класса роста при УПГВ, как при 7 см, так и при УПГВ 45см. При УПГВ 3-5 см эмиссия с поверхности мало различается у деревьев разного класса роста. Эмиссия CO<sub>2</sub> у деревьев I класса роста в продуктивном древостое мало различается с деревьями I класса роста, растущими в заболоченном сосняке.

В заболоченном сосняке эмиссия CO<sub>2</sub> поверхности ствола для деревьев I класса роста ( $E$ ) в зависимости от температуры воздуха ( $T_a$ ), температура почвы ( $T_s$ ), влажности воздуха ( $W_a$ ), УПГВ ( $SW$ ) выразилась уравнением:

$$E = a * T_a^b + c * W_a + T_s^d + e * SW + f, n=168, R^2=0.77$$

где  $a=0.10562$ ,  $b=5.86929$ ,  $c=0.00868$ ,  $d=0.82516$ ,  $e=0.03603$ ,  $f=-4.3831$ .

Для деревьев IV класса роста было получено следующее уравнение:

$$E = a * T_a^b + c * W_a + T_s^d + e * SW + f, n=129, R^2=0,34$$



где  $a=268.1842$ ,  $b= - 53.5562$ ,  $c= -0.00767$ ,  $d= -2.97557$ ,  $e= -0.0119$ ,  $f=1.650564$ .

Для деревьев I и IV класса роста вместе было получено следующее уравнение:

$$E = a*Ta^b + c*Wa + Ts^d + e*SW + f*GC + g, n=296, R^2=0,58$$

где  $a=268.258$ ,  $b=2.9205$ ,  $c= -0.0078$ ,  $d= -95.985$ ,  $e= -1.71389$ ,  $f= -0.019$ ,  $g= -0.40716$ ,  $h=4.8729$ .

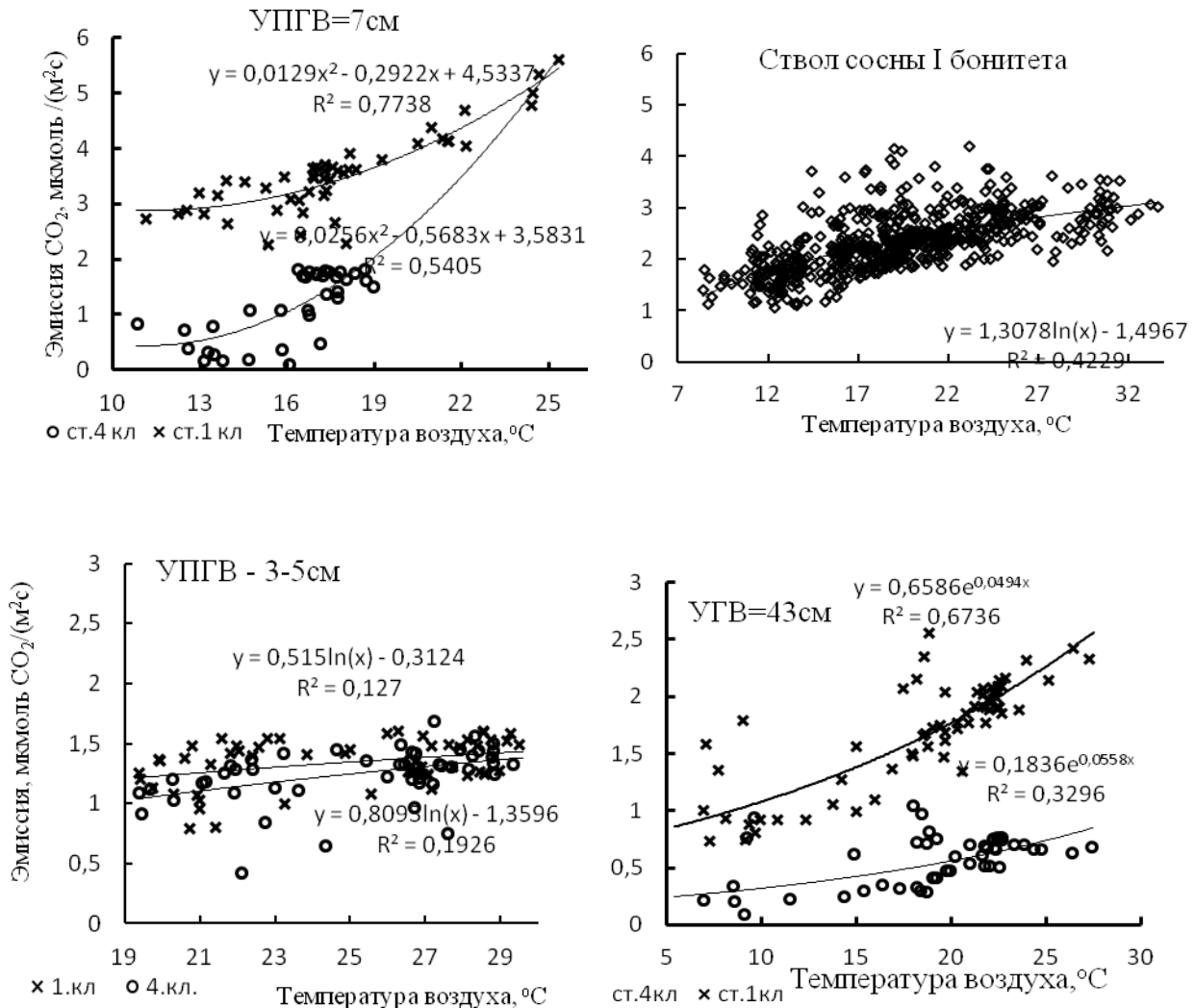


Рисунок 1. Зависимость эмиссии  $CO_2$  с поверхности стволов в заболоченном сосняке при разных уровнях грунтовых вод у деревьев I и IV класса роста и у сосняке I бонитета у дерева I класса роста.

Представленные данные показывают, что эмиссия  $CO_2$  с поверхности стволов главным образом зависит от температуры почвы или воздуха, класса роста дерева и уровня грунтовых вод, т.е. от условий окружающей среды и жизнеспособности дерева. При этом жизнеспособность дерева в разных условиях окружающей среды по-разному влияет на эмиссию  $CO_2$  с поверхности ствола.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ 14-14-00956.

## Литература

- Молчанов А.Г. CO<sub>2</sub> древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Выпуск 1. Орел: изд-во Орел ГАУ. 2014. С. 63-88.
- Edwards N.N., Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // Ecology. 1973. V. 54. № 2. P. 406-412.
- Linder S., Trong E. The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Mitteilungen der forstlichen Bundessuchsanstalt Wien. 1981. H. 142. S. 125-139.
- Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // Global Change Biol. 1996. V. 2. P. 169-182.
- Lavigne M.B., Ryan M.G., Anderson L. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites // J. Geophys. Res. 1997. V. 102. N. 28. P. 977 – 985.
- Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // Global Change Biol. 1999. V. 5. P. 169–182.

## АНАЛИЗ КОРРЕКТНОСТИ ПОЧВЕННО-ГРАДИЕНТНОГО МЕТОДА ИЗМЕРЕНИЯ ЭМИССИИ ГАЗОВ

Моченов С.Ю.<sup>1</sup>, Чуркина А.И.<sup>1,5</sup>, Глаголев М.В.<sup>1,2,3,4,5</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия  
[semenum7@gmail.com](mailto:semenum7@gmail.com)

<sup>2</sup>Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия  
[m\\_glagolev@mail.ru](mailto:m_glagolev@mail.ru)

<sup>3</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>4</sup>Институт лесоведения РАН, с. Успенское (Московская обл.), Россия

<sup>5</sup>Институт водных проблем РАН, Москва, Россия  
[acia\\_ch@mail.ru](mailto:acia_ch@mail.ru)

**Аннотация:** Проведена проверка математической корректности почвенно-градиентного метода, разработанного для измерения потока метана и ряда других величин. В исходные данные вносились погрешность, после чего определялась погрешность рассчитываемых по ним потока метана, скоростей его продукции и потребления. Показано, что погрешность результатов возрастала на порядки больше погрешности данных, что свидетельствует о плохой обусловленности метода.

### 1. Введение

Метан является одним из основных газов, участвующих в глобальном изменении климата. Поскольку основным природным источником метана являются болотные почвы, большое внимание уделяется разработке методов измерения его эмиссии из почвы в атмосферу (Орлов и др., 1987; Глаголев, 2010; Baird et al., 2010). Недавно был предложен почвенно-градиентный метод оценки удельного потока метана (Шнырёв, 2016), с математической точки зрения основанный на решении краевой задачи диффузии метана в почве. Автор метода предположил, что мощность источника метана ( $w$ ,  $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{час}^{-1}$ ) в почве линейно возрастает с глубиной  $z$  по формуле 1:

$$w = k \cdot z - U \quad (1),$$

где  $k$  и  $U$  – параметры функции "сток-источник", и дал аналитическое решение краевой задачи в виде полинома 3-ей степени, коэффициенты которого содержат удельный поток на поверхности почвы ( $Q$ ,  $\text{мг} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{м}^2$ ), а также параметры  $k$  и  $U$ . Таким образом, если аппроксимировать какой-либо профиль экспериментально измеренных концентраций метана в почве кубическим полиномом, то из его коэффициентов можно получить значение  $Q$  (а также  $k$  и  $U$ ). Целью нашей работы было проверить устойчивость данного метода к погрешности данных как одной из составляющих корректности (или, точнее говоря, обусловленности) задачи.

### 2. Методы

Исходные данные (распределение  $[\text{CH}_4]$  в почве по глубине) и методика расчета по ним  $Q$ ,  $k$  и  $U$  были взяты из (Шнырёв, 2016). Чтобы установить устойчивость предложенного автором метода к погрешностям входных данных, расчет, во-первых, проводился собственно для экспериментальных данных из (Шнырёв, 2016). При этом были получены некоторые значения  $Q_{\text{ш}}$ ,  $U_{\text{ш}}$  и  $k_{\text{ш}}$ , которые, разумеется, совпадали с вычисленными в (Шнырёв, 2016). Во-вторых, проводились расчеты для данных, полученных из исходных путем наложения на них случайных погрешностей, удовлетворяющих нормальному распределению. При этом с зашумленными данными было выполнено 8 вычислительных экспериментов – для уровней «шума», характеризующихся коэффициентами вариации 1, 5, 7, 9, 15, 20 и 25%. Количество статистически испытаний в каждом вычислительном эксперименте составляло 10000, после

чего рассчитывались средние относительные погрешности  $Q$ ,  $U$  и  $k$  (относительно  $Q_{\text{ш}}$ ,  $U_{\text{ш}}$  и  $k_{\text{ш}}$ ). Все расчеты проводились при помощи стандартных функций MATLAB v.2008a («MathWorks», США).

### 3. Результаты и обсуждение

Основные результаты представлены на рисунке 1. Из него видно, что погрешность рассчитываемых параметров растет существенно быстрее погрешности исходных данных. Причем особенно сильный рост погрешности наблюдается именно в случае вычисления  $Q$  (напомним, что метод предлагался для определения, главным образом, этого параметра). Например, при погрешности данных в 1%, удельный поток метана может иметь погрешность 134%, а с увеличением погрешности данных до 25%, погрешность  $Q$  может достичь 3405%.

Отсюда можно сделать вывод, что предложенный градиентный метод не следует рекомендовать к использованию на практике без его существенной доработки – настоящая его версия не всегда дает даже правильный знак удельного потока, не говоря уже о правильном значении. С более общей точки зрения следует отметить, что поскольку результаты полевых измерений всегда содержат некоторую погрешность, то, на наш взгляд, любой предлагаемый метод следует анализировать с позиции его устойчивости к разумному уровню погрешности.

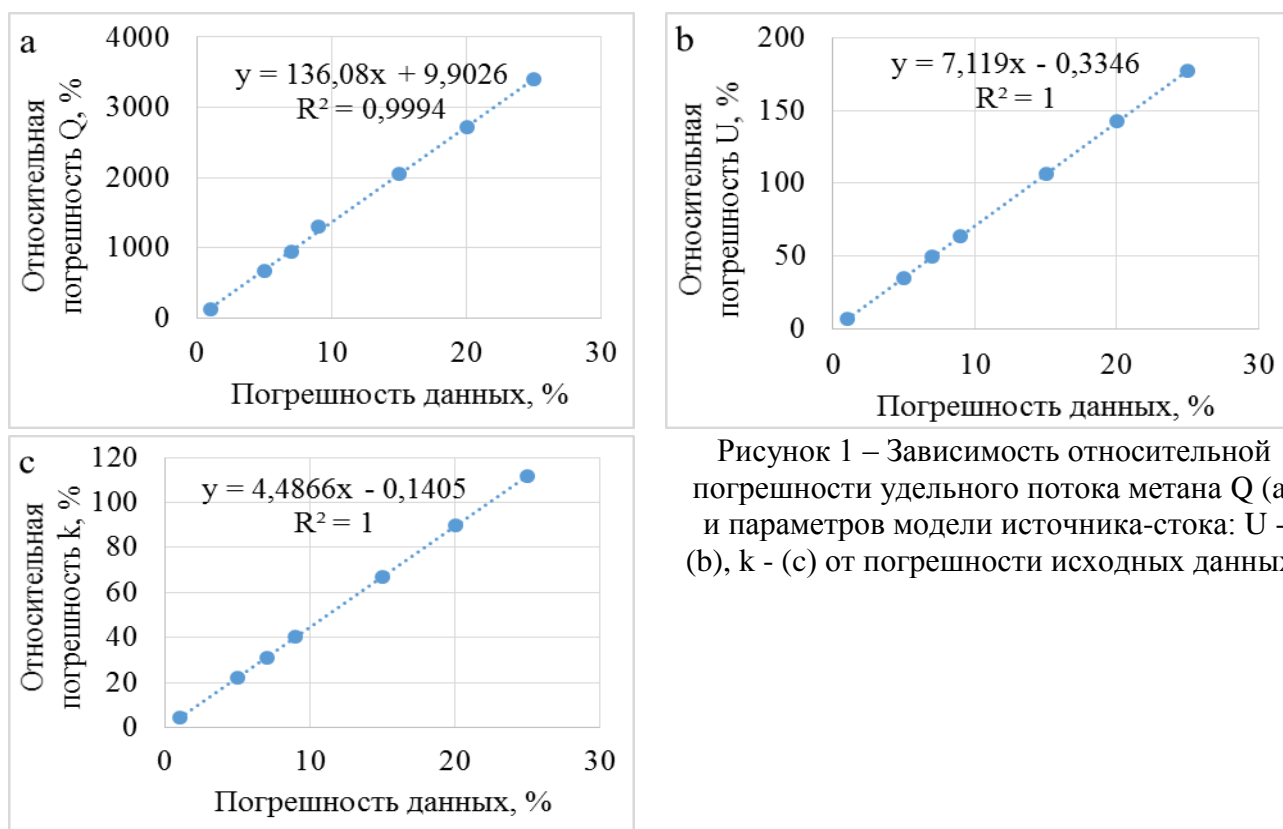


Рисунок 1 – Зависимость относительной погрешности удельного потока метана  $Q$  (a) и параметров модели источника-стока:  $U$  - (b),  $k$  - (c) от погрешности исходных данных.

### Литература

- Глаголев М.В. К методу «обратной задачи» для определения поверхностной плотности потока газа из почвы // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2010. Т. 1. № 1. С. 17-36.
- Орлов Д.С., Минько О.И., Аммосова Я.М., Каспаров С.В., Глаголев М.В. Методы исследования газовой функции почвы // Современные физические и химические методы исследования почв. Ред. Воронин А.Д., Орлов Д.С. М.: Изд-во МГУ, 1987. С. 118-156.
- Шнырев Н.А. Режимные наблюдения и оценка газообмена на границе почвы и атмосферы (на примере потоков метана болотного стационара средне-таежной зоны Западной Сибири «Мухрино»). Дис. ... канд. биол.

наук. М.: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), 2016. 184 с. URL:  
<https://istina.msu.ru/dissertations/18838290/> (дата обращения 03.06.2017).

Baird A.J., Stamp I., Heppell C.M., Green S.M. CH<sub>4</sub> flux from peatlands: a new measurement method // Ecohydrology. 2010. V. 3. P. 360-367.

## УЧЕТ ТЕМПЕРАТУРНОЙ СТРАТИФИКАЦИИ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ТУРБУЛЕНТНОГО ПЕРЕНОСА ПАРНИКОВЫХ ГАЗОВ НАД НЕОДНОРОДНОЙ ПОДСТИЛАЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ

Мухартова Ю.В.<sup>1</sup>, Крупенко А.С.<sup>1</sup>, Мангура П.А.<sup>1</sup>, Ольчев А.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, физический факультет,  
кафедра математики, Москва, Россия

[muhartova@yandex.ru](mailto:muhartova@yandex.ru), [krupenko.alex@gmail.com](mailto:krupenko.alex@gmail.com), [mangura95@mail.ru](mailto:mangura95@mail.ru),

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический  
факультет, Москва, Россия

[aoltche@yandex.ru](mailto:aoltche@yandex.ru)

**Аннотация:** На основе двумерной модели турбулентного переноса проведен комплекс численных экспериментов по оценке влияния неоднородной подстилающей поверхности со сложным рельефом и мозаичной структурой растительности на потоки углекислого газа и водяного пара в приземном слое атмосферы с учетом атмосферной стратификации.

### 1. Введение

Исследование переноса парниковых газов между земной поверхностью, покрытой растительностью, и атмосферой является в настоящее время объектом многочисленных экспериментальных и модельных исследований, проводимых по всему миру. Наибольшая неопределенность при оценке потоков пока сохраняется для неоднородных участков поверхности со сложным рельефом и мозаичной структурой растительности. Это связано как с сильными возмущениями в поле ветра, возникающими при взаимодействии воздушного потока с элементами препятствий, так и с неравномерным нагревом или выхолаживанием участков земной поверхности, приводящим к локальным конвективным восходящим или нисходящим движениям воздуха. В рамках проведенного исследования для расчета вертикальных потоков парниковых газов была предложена двумерная модель турбулентного переноса над неоднородной подстилающей поверхностью, учитывающая вертикальную температурную стратификацию атмосферы.

### 2. Описание модели

Разработанная гидродинамическая модель основана на усредненных уравнениях Навье-Стокса и неразрывности:

$$\frac{\partial V_i}{\partial t} + (\vec{V}, \nabla) V_i = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial}{\partial x_i} \delta P - \sum_{j=1}^2 \frac{\partial}{\partial x_j} \left\{ \frac{2}{3} \delta_{ij} \bar{e} - K \left( \frac{\partial V_i}{\partial x_j} + \frac{\partial V_j}{\partial x_i} \right) \right\} + g \frac{\delta T_v}{T_0} \delta_{i2} - c_d \cdot LAD |\vec{V}| V_i,$$

$$\operatorname{div} \vec{V} = 0,$$

где  $\vec{V} = \{V_1, V_2\}$  – усредненная скорость ветра,  $x_1, x_2$  – горизонтальная и вертикальная координаты,  $\rho_0$  – плотность сухого воздуха,  $\delta P$  – отклонение усредненного давления от значения, определяемого гидростатическим распределением,  $\bar{e}$  – турбулентная кинетическая энергия (ТКЭ),  $K = C_\mu \bar{e}^2 \varepsilon^{-1}$  – коэффициент турбулентного обмена,  $\varepsilon$  – скорость диссипации ТКЭ,  $\delta T_v$  – отклонение виртуальной температуры от сухоадиабатического профиля  $T_0(x_2)$ ,  $\delta_{ij}$  – символ Кронекера,  $LAD$  – плотность фитомассы,  $c_d$  – коэффициент сопротивления растительности воздушному потоку. Для вычисления ТКЭ и скорости ее диссипации используются два дополнительных уравнения типа диффузия-адвекция (Sogachev, Panferov, 2006; Мухартова и др., 2015; Mamkin et al., 2016):

$$\frac{\partial \bar{e}}{\partial t} + (\vec{v}, \nabla) \bar{e} = \text{div}(K_e \nabla \bar{e}) + P_e - \varepsilon - g \frac{K_T}{T_0} \frac{\partial}{\partial x_2} \delta \bar{T}_v,$$

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} + (\vec{v}, \nabla) \varphi = \text{div}(K_\varphi \nabla \varphi) + \frac{\varphi}{\bar{e}} \left( C_{\varphi 1} P_e - C_{\varphi 2} \varepsilon - C_{\varphi 3} g \frac{K_T}{T_0} \frac{\partial}{\partial x_2} \delta \bar{T}_v \right) + 12 \sqrt{C_\mu} (C_{\varphi 2} - C_{\varphi 1}) c_d LAD |\vec{v}| \varphi,$$

где  $\varphi = \varepsilon / \bar{e}$ ,  $K_T$ ,  $K_e$  и  $K_\varphi$  – коэффициенты турбулентного обмена для температуры, ТКЭ и  $\varphi$  соответственно,  $P_e$  – сдвиговая генерация ТКЭ,  $g$  – ускорение свободного падения,  $C_\mu$ ,  $C_{\varphi 1}$ ,  $C_{\varphi 2}$ ,  $C_{\varphi 3}$  – модельные константы (Sogachev 2006). Для вычисления приземной температуры воздуха  $T$  используется уравнение теплопроводности, учитывающее процессы теплообмена воздуха с поверхностью почвы и растительным покровом (Mamkin et al., 2016):

$$\frac{\partial T}{\partial t} + (\vec{v}, \nabla) T + \gamma_a \cdot \frac{T_v}{T_0} \cdot V_2 = \text{div}(K_T \cdot \nabla T) + \frac{\gamma_a}{T_0} \cdot K_T \cdot \frac{\partial T}{\partial x_2} + \frac{1}{\rho_0 c_p} (\vec{v}, \nabla) \delta P - \frac{H}{\rho_0 c_p},$$

где  $\gamma_a = g / c_p$ ,  $c_p$  – удельная теплоемкость воздуха,  $H$  – явный поток тепла.

### 3. Результаты

Для оценки влияния элементов шероховатости подстилающей поверхности на потоки  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  был выбран профиль, пролегающий по холмистому участку местности с неоднородной растительностью (Ольчев др., 2017). Результаты численных экспериментов показали существенное воздействие, оказываемое элементами шероховатости поверхности на поле ветра, режим турбулентности, а также локальные и интегральные потоки  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  в приземном слое атмосферы (рисунок 1 и 2).

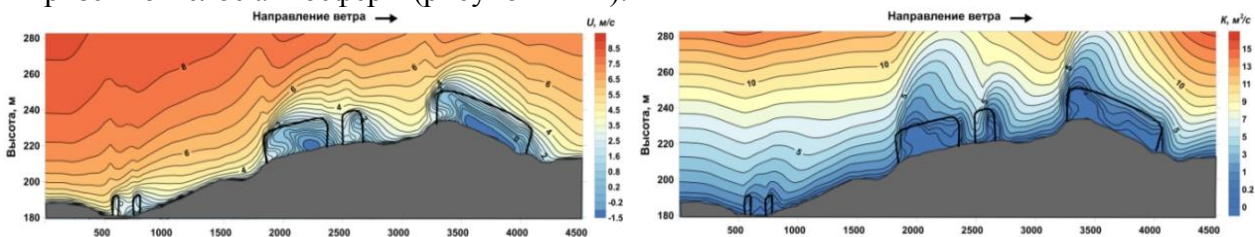


Рисунок 1 – Профили горизонтальной скорости ветра (слева) и коэффициента турбулентного обмена (справа).

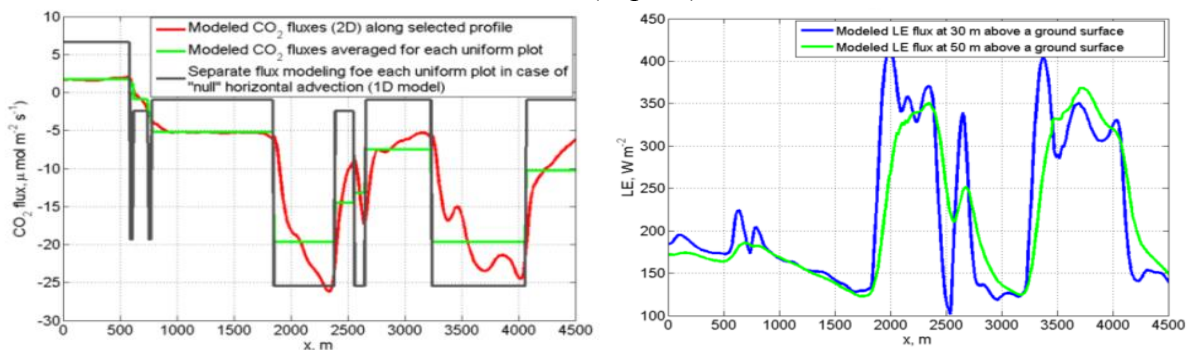


Рисунок 2 – Вертикальный турбулентный поток  $\text{CO}_2$ , рассчитанный на высоте 30 м над поверхностью с использованием двумерной и одномерной версии модели (слева), и вертикальный поток  $\text{H}_2\text{O}$  (LE), смоделированный на высоте 30 и 50 м (справа).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, грант № 14-14-00956-П.

## Литература

- Мухартова Ю.В., Левашова Н.Т., Ольчев А.В., Шапкина Н.Е. Применение двумерной модели для описания турбулентного переноса CO<sub>2</sub> в пространственно-неоднородном растительном покрове // ВМУ. Серия 3. Физика. Астрономия. 2015. №1. С. 15-22.
- Ольчев А.В., Авилов В.К., Байбар А.С. и др. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 276 с.
- Mamkin V., Kurbatova J., Avilov V., et al. Changes in net ecosystem exchange of CO<sub>2</sub>, latent and sensible heat fluxes in a recently clear-cut spruce forest in western Russia: results from an experimental and modeling analysis // ERL. Vol. 11. № 12. 2016. P. 125012-125012
- Sogachev A., Panferov O. Modification of two-equation models to account for plant drag // Boundary-Layer Meteorol. 2006. P. 1-37.



## **ВЛИЯНИЕ НИЗОВЫХ ПОЖАРОВ НА ЭКОСИСТЕМЫ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ: ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ С МОДЕЛЬЮ EFIMOD**

Надпорожская М.А.<sup>1</sup>, Чертов О.Г.<sup>2</sup>, Быховец С.С.<sup>3</sup>, Максимова Е.Ю.<sup>1</sup>, Абакумов Е.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Россия  
[marinta@mail.ru](mailto:marinta@mail.ru)

<sup>2</sup> Бингенский политехнический университет, Бинген на Рейне, Германия  
[oleg\\_chertov@hotmail.com](mailto:oleg_chertov@hotmail.com)

<sup>3</sup> Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино,  
Московская обл., Россия  
[s\\_bykhovets@rambler.ru](mailto:s_bykhovets@rambler.ru)

**Аннотация:** Проведен анализ влияния низовых пожаров на экосистемы сухих сосновых лесов на почвах, системы органического вещества которых относятся к разным формам гумуса. Выявлены различия изменений запасов древостоя и органического вещества почв при увеличении частоты пожаров в Ленинградской (грубогумусовые подзолы, мор) и Самарской областях (серогумусовые почвы, модер).

Практический учет длительных экосистемных последствий лесных пожаров трудоемок и дорогостоящ, кроме того неоднородность гари значительно возрастает по сравнению с исходной лесной системой. Применимость модели EFIMOD (Komarov et al., 2003) для анализа действия лесных пожаров показана в сравнительных вычислительных экспериментах для сосновых лесов на подзолах России и Канады (Чертов и др., 2012). Критерием устойчивого функционирования лесной экосистемы считается накопление или динамическое равновесие запасов органического вещества почв (ОрВП) (Morris et al., 1997). Структура и качество ОрВП влияют на скорость восстановления древостоя после пожаров (Чертов, 1981). Быстрее восстанавливается древостой лесов на почвах с большей долей запасов ОрВП в минеральной части профиля. Модель EFIMOD описывает динамику органического вещества в лесной экосистеме, базируясь на расчетах видоспецифичной скорости роста деревьев в зависимости от доступности азота почвы. Минерализацию азота в почве определяет встроенная модель ROMUL (Chertov et al., 2001) согласно концепции форм гумуса, нормирующей интенсивность трансформации опада и ОрВП по отношению C/N. Цель нашей работы – анализ влияния низовых пожаров на сосновые леса на почвах с разными формами гумуса (ФГ), мор и модер.

Моделируемые сосновые леса сухих местообитаний расположены в таежной (Ленинградская область, ЛО) и степной (Самарская область, СО) зонах. В ЛО это сосняк зеленомошный (58°54'42.70" N; 29°49'19.74" E). Почва – подзол иллювиально-железистый на озерно-ледниковых кварцевых песках. ФГ - мор, общие запасы ОрВП в зоне максимальной концентрации тонких корней (0-36 см) 6,6 кг м<sup>-2</sup>, 30% в лесной подстилке с C/N 34, остальное в подзолистом и иллювиально-железистом горизонтах с C/N 28 (данные по проекту РФФИ 15-04-08707). В СО это сосняк травяной (53°29'43.80" N, 49°20'56.44" E). Почва серогумусовая на эоловых песках (Максимова, Абакумов, 2014). ФГ модер, запасы ОрВП в зоне максимальной концентрации тонких корней (0-33 см) 10,0 кг м<sup>-2</sup>, 17% в лесной подстилке с C/N 26, а в гумусовом горизонте, C/N 12.

Имитировали развитие 3-летних сосновых сеянцев: 2500 на га при высоте 0.15 (±0.05 s.d.) со случайным распределением по участку. Сценарии низовых пожаров: 1) контроль – без пожаров, повреждения вредителями, лесохозяйственных мероприятий; 2) один пожар на 70-м году; 3) три пожара на 35, 70 и 135 годах. При низовом пожаре сгорало 100% слаборазложенного горизонта O1, остальная часть подстилки (O2 и O3) выгорала на 80%, повреждалось 30% тонких корней при сохранности надземной биомассы сосны. Длительность имитации 140 лет. Климатические сценарии рассчитаны моделью SCLISS (Быховец, Комаров, 2002).

Валидация модели была проведена по параметрам спелого древостоя и дыханию почвы. Расчетные средняя высота, диаметр ствола и запасы древесины отличались от данных современных таблиц хода роста (Швиденко и др., 2008) на 0-20% для ЛО и на +10 - -20% для СО. Оценки почвенного дыхания по полевым измерениям составляют 440-550 и 1100-1460 г м<sup>-2</sup> за вегетацию СО<sub>2</sub> для таежных подзолов и степных почв соответственно (Kudeyarov and Kurganova, 1998). Эти данные сопоставимы с результатами имитации моделью EFIMOD для спелых сосняков ЛО и СО - 400-500 и 1200-1400 г м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup> СО<sub>2</sub> соответственно.

Результаты 140-летней имитации роста сосновых лесов показали, что изучаемые экосистемы при отсутствии нарушений являются стоком углерода из атмосферы. В ЛО после одного пожара снижение нетто-первичной продуктивности (NPP) сосняка на 20% сохраняется 40-50 лет, три пожара уменьшают NPP вдвое. Влияние низовых пожаров на NPP в СО проявляется значительно меньше. Один низовой пожар (на 70-м году) не оказывает негативного влияния на древостой. Запасы ОрВП после одного пожара сокращаются на 10% на обоих участках. Три низовых пожара (на 35, 70 и 135-м годах) уменьшают запасы древесины на 30% на подзолах ЛО и на 9% на серогумусовых почвах СО, сокращая запасы ОрВП на треть на обоих участках.

Оценка действия пожаров на сосновые леса ЛО совпадает с данными Чертова и др. (2012). Сокращение запасов ОрВП на 30% вызвано не только непосредственным ущербом, но и за счет сокращения поступления опада из-за снижения NPP. На почвах типа модер понижение NPP не столь значительно как на почвах типа мор. Сокращение запасов ОрВП на треть на обоих участках при имитированном возрастании частоты пожаров свидетельствует о прогрессирующей деградации экосистем. Вероятность этого часто недооценивается в практических исследованиях из-за экологической пластичности сосны и ее адаптированности к лесным пожарам. Результаты модельных прогнозов следует учитывать при принятии решений по лесопользованию и лесоустройству, особенно в пригородных лесах.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №17-16-01030*

## Литература

- Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение, 2002, № 4, с. 443–452.
- Чертов О.Г. Экология лесных земель (почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний). Л.: Наука, 1981. 192 с.
- Чертов О. Г., Комаров А. С., Грязькин А. В., Смирнов А. П., Бхатти Д. С. Имитационное моделирование влияния лесных пожаров на пулы углерода в хвойных лесах европейской России и центральной Канады // Лесоведение, 2012, № 2, с. 3-10.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). 2-е изд. Федер. агентство лесн. хоз-ва и Межд. ин-т прикл. системн. анализа, М., 2008. 886 с.
- Chertov O.G. Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // Ecological Modelling, 2001, V. 138, № 1–3, p. 289–308.
- Komarov, A., Chertov, O., Zudin, S., Nadporozhskaya, M., Mikhailov, A., Bykhovets, S., Zudina, E., Zoubkova. EFIMOD 2 - A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling, 2003, V. 170, p. 373-392.
- Kudeyarov VN, Kurganova IN. Carbon dioxide emission and net primary production of Russian terrestrial ecosystems // Biology & Fertility of Soils, 1998, 27, p. 246–250.
- Morris D.M., Kimmins J.P., Dan I, Duckert R. The use of soil organic matter as a criterion of the relative sustainability of forest management alternatives: A modeling approach using FORECAST // For. Ecol. Manag. 1997, 94, p. 61-78.

## ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ РЕСУРСОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Неверова Г.П.<sup>1,2</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*  
[galina.nev@gmail.com](mailto:galina.nev@gmail.com)

<sup>2</sup> *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** на основе модификации модели Морана–Рикера исследуется влияние процессов восстановления ресурсов на динамику популяций. Показано, что в системе наблюдается большое разнообразие динамических режимов и возникает мультирежимность. Модель применяется к описанию динамики численности реальных популяций. Показано, что точечные оценки параметров, располагаются в области квазипериодических колебаний, и, как правило, соседствуют с другим режимом.

### 1. Введение

В природе нередко наблюдаются ситуация, когда высокая плотность популяции негативно сказывается на воспроизводстве следующего поколения (Turchin, 1990; Williams, Liebhold, 1995). Это связано с тем, что возникает плотностно зависимая регуляция с запаздыванием в силу того, что ресурсы необходимые для жизнедеятельности вида потреблены предыдущими поколениями и на текущий момент времени не успели восстановиться. В качестве одного из подходов, позволяющего анализировать и исследовать такую ситуацию, может быть использовано модифицированное уравнение Морана–Рикера (Moran, 1950; Ricker, 1954), учитывающее влияние предыдущих поколений на изменение численности популяции.

### 2. Уравнения динамики

Модифицированная модель Морана–Рикера в общем виде может быть представлена уравнением:

$$x_{n+1} = ax_n \exp\left(-\sum_{i=0}^{i=m} b_i x_{n-i}\right), \quad (1)$$

где  $x_n$  численность популяции, с которой она вступает в  $n$ -ый период размножения,  $a$  –репродуктивный потенциал популяции. Множитель  $\exp\left(-\sum_{i=0}^{i=m} b_i x_{n-i}\right)$  характеризует экологическое лимитирование роста численности популяции,  $m$  – величина временного лага – число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности. При  $m=0$  параметр  $b_0$  играет роль масштабирующего коэффициента и определяется интенсивностью плотностно зависимого экологического лимитирования и косвенно характеризует емкость экологической ниши, поскольку при  $x_n=1/b_0$  численность следующего поколения достигает максимума, возможного для данной популяции (Ricker, 1954). Включение в модель плотностно зависимой регуляции с запаздыванием позволяет учитывать уменьшение ресурсов, вызванное их потреблением предыдущими поколениями. Так при  $m=1$ , если  $b_1 < b_0$ , то вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции не превосходит вклада текущего поколения, а ресурсы, используемые популяцией для жизнедеятельности, успевают существенно восстановиться за время, протекающее между сезонами размножения. При  $b_1 > b_0$  наоборот, вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции больше вклада

текущего поколения, и чем больше  $\rho$  относительно 1, тем меньше ресурсов достанется следующему поколению. Аналогично для больших значений временного лага.

Проведено подробное аналитическое и численное исследование модели (1) для значений временного лага 1, 2, 3 (Неверова, Фрисман, 2015). Показано, что модель Рикера-Морана с запаздыванием обладает богатым спектром динамических режимов. Более того, в этой системе наблюдается явление мультирежимности, когда при одних и тех же значениях демографических параметров популяция демонстрирует различные типы динамики, либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую. Данное явление позволяет объяснить и выявить смену наблюдаемого динамического режима, вызванную вариацией текущей численности популяции.

### 3. Применение модели к описанию динамики популяций насекомых

В рамках данной работы модель Морана-Рикера с различным значением лага применяется к описанию динамики серой листовенничной листовёртки (*Zeiraphera griseana*), еловой листовертки-иглоеда, совки сосновой (*Panolis flammea*) и пяденицы сосновой (*Bupalus piniaria*). Используемые данные по численности насекомых имеются в свободном доступе в Интернете (The Global Population Dynamics Database). Анализ соответствия между эмпирическими временными рядами и модельными траекториями проведен на основе стандартной методики. Среди моделей с разным значением лага предпочтение отдавалось той, у которой значение критерия Акаике было наименьшим. Показано, что модель Морана-Рикера с запаздыванием удовлетворительно описывает динамику характер динамики популяций насекомых и улавливает всплески численности (Neverova, Yarovenko, Frisman, 2016).

Далее каждая точечная оценка популяционных параметров была дополнена картой динамических режимов. Показано, что найденные точечные оценки демографических параметров, соответствующие динамике реальных популяций, располагаются в области квазипериодических колебаний, и, как правило, соседствуют с другим динамическим режимом. Анализ динамических режимов в окрестности точечных оценок позволяет заключить, что вариация демографических параметров, например, в результате эволюции может привести к смене динамического режима. Более того, в случае сосуществования нескольких динамических режимов, смена динамического режима может произойти из-за изменения величины текущей численности популяции.

Таким образом, показано, что для анализа и описания динамики реальных популяций помимо проверки точечной оценки модели на адекватность и соответствие реальному объекту, необходимо дополнительное исследование возможных динамических режимов модели в окрестности найденной точечной оценки. Изучение данного аспекта позволяет в получить представление о динамических режимах, между которыми возможны переходы.

*Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-29-02658 офи\_м.*

### Литература

- Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrics. 1950. V. 6(3). P. 250-258.  
Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // Ecological Modelling. 2016. V.340. P. 64–73.  
Ricker W.E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. board of Canada. 1954. V. 11(5). P. 559-623.  
Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? // Nature. 1990. V. 344. P. 660–663.  
Williams D.W., Liebhold A. Detection of Delayed Density Dependence: Effects of Autocorrelation in an Exogenous Factor // Ecology. 1995. V. 76. № 3. P.1005-1008.  
Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики однородных популяций с учетом эффектов запаздывания // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т.10. №2. С. 309-324.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ОЦЕНКИ РИСКОВ НАРУШЕНИЙ ХОДА ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ ПОСЛЕ ВЫРУБОК

Немчинова А.В.

*Ассоциация Национальная рабочая группа по добровольной лесной сертификации,  
Ульяновск, Россия  
[nemanvic@rambler.ru](mailto:nemanvic@rambler.ru)*

**Аннотация:** Для моделирования качественной и количественной оценки рисков нарушений хода восстановительной сукцессии после вырубок используются данные о распределении лесных сообществ на полигоне исследования. Делается попытка применить марковскую модель хода автогенной сукцессии для определения вероятностей негативных последствий. Ущерб оценивается с учетом уязвимости экосистем по положению ординированной растительности в экологическом пространстве градиентов среды.

Результатом серийного оборота сплошных вырубок на лесных территориях в бореальной зоне признается ряд негативных последствий для восстанавливающейся лесной растительности (Восточноевропейские..., 2004; Немчинова, 2016а). Предметом оценки рисков, как метода прогнозирования поворотных событий в лесовосстановительной динамике, выбраны негативные последствия: число потерь поздне-сукцессионных древесных пород в ходе демутации, невозможность возвращения исходного (до начала рубки) состояния древостоя после первого и следующих приемов рубки, "зацикливание" на 1 этапе хода сукцессии, снижение темпов сукцессии.

Риски негативных событий имеют отношение к ряду неопределенностей, с которыми сталкивается оценивающий их риск-менеджер (Канеман и др., 2005). Не известна стадия структурной организации лесного сообщества (Немчинова, 2016 б), которая окажется стартовой для демутации, а также стадия сукцессии, в которой сообщество окажется к моменту назначения очередного приема рубки. От исходных начал циклов демутаций зависят состав формирующегося древостоя и длительности ходов сукцессий. Названные неопределенности зависят от степени уязвимости биоты конкретного участка к воздействию и его эффектам, например к наступившим после рубки экотопическим изменениям.

Снизить риск негативных последствий, значит понизить область неопределенности в представлениях менеджера о формирующемся после вырубки древостое. Для решения задачи снижения риска последствий нужно множество исходов в каждой из областей неопределенностей классифицировать и ранжировать в относительных единицах, структурируя и повышая знание менеджера о наиболее негативных эффектах, повышая тем самым их предсказуемость. Модель меры риска должна включать две оценочные составляющие - вероятностную и область негативных последствий (Закарин, Ким, 2013).

Потенциальную уязвимость лесных экосистем оцениваем по положению их ординированной растительности в экологическом пространстве градиентов среды (Восточноевропейские..., 2004) относительно их оптимумов, исходя из предположения, что чем специфичнее условия среды, тем ниже приспособляемость растительности к меняющимся условиям. Среднее арифметическое отклонений от оптимального балла, совокупно определяемое по всем экологическим шкалам Цыганова, возведенное в квадрат, характеризует уязвимость сообщества в целом, вычисляется по формуле:

$$S = \left( b - \bar{b} \right)^2, S = [0; 60,8] \quad (1).$$

Неопределенность производной стадии структурной организации лесного сообщества после рубки оцениваем по модели хода сукцессии марковских цепей (Логофет, 2010; Немчинова, 2016 б). В модели ход автогенной сукцессии делится на 2 этапа: 1. формирование вертикальной структуры, образованной елью, как главной лесообразующей таежной породой, и отслеживается от стадии к стадии по взаимопереходам растущих

деревьев из подъяруса в подъярус; 2. формирование полидоминантного сообщества через насыщение вертикального каркаса другими поздне-сукцессионными породами, начавшееся после распада древостоя в первом этапе (Немчинова, 2016 ба). Ход сукцессии в модели отражается в матрице переходов из 14 элементов, в которой 1 стадия описывается субматрицей из 32 элементов.

Распределение вероятностей  $K$  в переходной матрице принимаем пропорциональным частоте встречаемости растительных сообществ в различных стадиях сукцессии  $k$ , описанных на нарушенном вырубками участке полигона исследования:

$$K = [k_1, k_2, \dots, k_n], K = [277, 13, 126, 4, 0, 60, 14, 0, 0, 56, 5, 0, 0, 0], n=14, \quad (2)$$

Анализ данных о структуре сообществ, сформировавшихся после однократного приема сплошных концентрированных рубок, с учетом ряда предположений, например, об однородности способов рубки, позволил провести качественную оценку риска потери поздне-сукцессионных пород. К следующему приему рубки (при обороте 80 лет) ожидается: 1. насыщенность ярусов поздне-сукцессионными видами, как и полночленная вертикальная и онтогенетическая структура сообщества (Смирнова и др., 2001), вероятнее всего, не успеют восстановиться до исходного состояния; 2. потеря пород в последовательности с убывающей вероятностью: пихта, клен, ель, липа; 3. при отсутствии до рубки ели и/или сопутствующих пород, вероятнее всего инвазия их уже не будет успешной; 4. при возможности заноса диаспор возможна инвазия в последовательности с убывающей вероятностью: ель, липа, пихта, клен; 5. вероятнее инвазия 1 породы, чем 2-х и 3-х;

Количественная оценка рисков последствий после рубки производится вычислением по формуле:

$$R = P \cdot E \cdot S, \quad (3)$$

где  $P$  - вероятность события негативного последствия;  $E$  - эффект от воздействия, последствие, ущерб;  $S$  - коэффициент чувствительности биоты к изменениям среды после рубки. Описанные лесные сообщества на полигоне исследования - результат рубок малонарушенных старовозрастных южнотаежных пихтово-еловых лесов с участием широколиственных пород (Немчинова, 2016 а), поэтому потери древесных пород и иные последствия оцениваем по числу недостающих из числа характерных для эталона. Распределение восстановленных сообществ по стадиям сукцессии показывает вероятности негативных последствий после 1 приема сплошными рубками (Таблица 1). Сложнее установить вероятности последствий после 2-го и следующих приемов рубки через период оборота рубки. Для вычислений меры риска следующего приема рубки для уже трансформированных сообществ используются формулы оценки рисков, показатели вероятности событий в которых определяются по марковской модели хода сукцессии в зависимости от стадии автогенной сукцессии оцениваемого сообщества.

Таблица 1 – Оценочная шкала для определения вероятности негативных последствий после 1-го приема рубки малонарушенных старовозрастных лесов

Число сообществ на полигоне исследования (всего 501)		Критерии риска	Числовые значения вероятности
число сообществ на 1 этапе сукцессии	468	вероятность остаться на 1 этапе сукцессии	0,93
число сообществ с 1 древесной поздне-сукцессионной породой (вместо 4)	283	вероятность потерять 3 вида	0,56
число сообществ с 2 древесными поздне-сукцессионными породами	117	вероятность потерять 2 вида	0,23

число сообществ с 3 древесными позднесукцессионными породами	62	вероятность потерять 1 вид	0,12
---	----	-------------------------------	------

## Литература

- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. /Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн.2. 575 с.
- Закарин Э. А., Ким Д. К. Вероятностная модель риска поражения биоты при аварийном загрязнении окружающей среды / Сибирский журнал индустриальной математики Июль-сентябрь, 2013. Т. XVI, №3(55).
- Канеман Д., Словик П., Тверски А. Принятие решений в неопределенности: Правила и предубеждения. - Харьков: Гуманитарный центр, 2005. 632 с.
- Логофет Д. О. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. — 2010. — № 2. — С. 46–59.
- Немчинова А. В. Динамические тенденции лесовосстановления в ядре заповедника "Кологривский лес" (подзона южной тайги) //Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования : материалы Всерос.(с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А. А. Уранова / под ред. Н. А. Леоновой. – Пенза : Изд-во ПГУ, 2016 а. – 502 с. . — С. 267–269.
- Немчинова А.В. Признаки стохастической детерминированности автогенной сукцессии лесных экосистем в марковских моделях // Компьютерные исследования и моделирование, 2016 б. Т. 8 № 2 .С. 255–265.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюллетень московского общества испытателей природы, отд. биологии 2001. Т. 106, вып. 5.

## **ВЛИЯНИЕ СКЛОНА НА РОСТ СОСНОВОГО ДРЕВОСТОЯ И ДИНАМИКУ ЕГО ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НА ПОСТОЯННОЙ ПРОБНОЙ ПЛОЩАДИ В НИЗКОГОРЬЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА**

Овчинникова Н.Ф.<sup>1</sup>, Овчинников А.Е.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[nf@ksc.krasn.ru](mailto:nf@ksc.krasn.ru)

<sup>2</sup> *Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

**Аннотация:** С помощью статистического анализа данных долговременного мониторинга (1968-2012 гг.) показаны особенности роста и динамики горизонтальной структуры естественного соснового древостоя по склону на постоянной пробной площади в низкогорье Восточного Саяна.

Внимание к влиянию склона на динамику ростовых процессов лесной растительности вызвано тем, что при использовании методов, разработанных при изучении равнинных лесов, не всегда учитываются особенности горных лесов, характерных для Сибири (Грабарник, 2010; Секретенко, Грабарник, 2015 и др.). Используемый при выполнении настоящей работы материал долговременных (1968-2012 гг.) натуральных стационарных исследований соснового древостоя в низкогорье Восточного Саяна дает возможность определить и уточнить установленные ранее особенности роста и динамику пространственной структуры древостоя на относительно небольшой площади (40 x 50 м) и крутизне склона 8°.

Динамику структуры древостоя изучали на постоянной пробной площади (ППП), заложенной в 1968 г. Ю.В.Селивановым. Анализировались первичные данные 1968, 1972, 1977, 1984, 1990, 1997 гг. и результаты, опубликованные А.А. Вайсом (2007). В 2012 г. было проведено повторное картирование и обмер деревьев с уточнением породы и индивидуального номера, для исключения ошибок их определения при периодических сплошных перечетах. Измеряли высоту и диаметр ствола, параметры кроны, отмечали особенности онтогенеза деревьев.

Для изучения структуры древостоя использовалась ранее принятая методика (Овчинникова, Овчинников, 2015, 2016). При камеральной обработке пробную площадь условно разбили на полосы: вдоль склона шириной 5 м (ось X) и поперек склона шириной 4 м (ось Y). В результате получили 100 прямоугольных элементарных площадок, на которых росло в первый учет 601 дерево. Определение численности деревьев на каждой площадке и представление данных в виде матрицы дало возможность получить их частные распределения по годам учетов. По общепринятым в лесной таксации методикам (Анучин, 1982) рассчитывали для каждого учета средние показатели древостоя – высоту и диаметр, площадь поперечного сечения и объем ствола.

В первый учет состав древостоя по числу стволов составлял 89С9Л2Б, а по запасу – 94С6Л. В последний – 85С13Л2Б и 92С7Л1Б, соответственно. Из таблицы видно, что средняя плотность и запас ( $M$ ) в пределах полосы меняются с возрастом древостоя. Стандартные отклонения ( $\delta$ ), указывающие на разбросанность значений рядов распределения численности деревьев и их запасов в полосах, расположенных вдоль или поперек склона, имеют существенные различия между собой. При этом значения  $\delta$  для рядов распределения численности деревьев в полосах, расположенных вдоль склона, в большинстве учетов в 2.4-2.5 раза меньше, чем в полосах, расположенных поперек склона, и только в последний учет разница в 1.8 раза. Можно предположить, что наблюдающееся различие статистического показателя плотности древостоя в элементарных полосах, расположенных вдоль и поперек склона, обусловлено влиянием рельефа на размещение деревьев на пробной площади, как это ранее было показано в осиновом древостое на постоянной пробной площади в черневом поясе Западного Саяна (Овчинникова, Овчинников, 2016).



Таблица 1 – Динамика густоты и запаса соснового древостоя и их статистических показателей в зависимости от положения на склоне

Год	Густота			Запас		
	M, шт. в полосе	$\delta$ и $t^*$ по склону		M, м <sup>3</sup> в полосе	$\delta$ и $t$ по склону	
		вдоль	поперек		вдоль	поперек
1968	60,1	8.96(3.16)	21.9 (8.67)	4,98	0.64 (24.7)	0.49(32.9)
1977	52,8	7.51(22.23)	18.68(8.94)	7,64	0.98(24.7)	0.81(29.8)
1990	43,1	5.82 (23.42)	13.68 (9.96)	10,17	1.46 (22)	1.25(25.8)
1997	32,6	3.1 (33.25)	7.48 (13.78)	11,08	1.59(22)	1.38(25.4)
2012	29,5	2.76 (33.8)	4.99 (18.69)	13,59	1.86 (23.1)	1.74 (24.7)

\*Критерий Стьюдента, табличное значение  $t$  при уровне значимости 0.01 и числе степеней свободы 9 составляет 2.82.

Примечание.  $M$  – средняя густота и запас,  $\delta$  – стандартное отклонение,  $t$  – критерий Стьюдента.

Для проверки гипотезы ППП была разбита на три вытянутых вдоль склона равновеликих по площади участка. Обработка полевого материала показала, что уже к периоду закладки постоянной пробной площади древостой представлял неоднородное по густоте насаждение. Если показатели густоты нижнего по склону участка принять за единицу, то для центрального (среднего) участка они составляли: в 1968 г. – 1.5, в 1977 г. – 1.6, в 1990 г. – 1.35 и в 1997 г. – 1.4, а для верхнего, соответственно, 2.1, 2.1, 1.7 и 1.5.

В 2012 г., при снижении густоты всего древостоя на постоянной пробной площади в 2.3 раза, различие в густоте древостоя по склону сократилось и составило 30%. В течение всего периода наблюдений бонитет древостоя в нижней части склона был выше, чем в средней и, особенно, в верхней, а запасы стволовой древесины, примерно, одинаковы.

Можно предположить, что различие в величине средних морфолого-таксационных показателей хвойных пород по склону обусловлено не одинаковой интенсивностью изреживания древостоя в разных частях склона. В результате при большей густоте отстающие в росте особи снижают показатели средних диаметров и высот древостоя.

Таким образом, неоднородность лесорастительных условий по склону в первую очередь сказывается на интенсивности изреживания соснового древостоя, что необходимо учитывать при исследовании лесных экосистем, моделировании и проведении лесохозяйственных мероприятий.

Авторы признательны д.б.н., профессору В.В. Кузьмичеву за архивные первичные материалы, к.ф.-м.н. О.П. Секретенко и студентам Сибирского федерального университета А. Кравченко и Е. Мельниковой за помощь при сборе новых данных на постоянной пробной площади в 2012 г.

## Литература

- Вайс А.А. Динамика ростовых процессов в сосновом древостое / Красноярск : СибГТУ, 2007. 198 с.  
Грбарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. №2. С.77-85.

- Овчинникова Н.Ф., Овчинников А.Е. Динамика горизонтальной структуры осинового древостоя на постоянной пробной площади в черневом поясе Западного Саяна // Мат. Четвертой конференции «Математическое моделирование в экологии» ЭкоМатМод-2015, г. Пущино, Россия, С. 130-131.
- Овчинникова Н.Ф., Овчинников А.Е. Динамика структуры осинового древостоя в черневом поясе Западного Саяна // Лесоведение. 2016, №6. С. 418-425.
- Секретенко О.П., Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журнал. 2015. №3. С. 32-44.

## **ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕСИСТОСТИ НА РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ: ОЦЕНКА С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕЗОМАСШТАБНОЙ МОДЕЛИ**

Ольчев А.В.<sup>1,2</sup>, Розинкина И.А.<sup>3</sup>, Кузьмина Е.В.<sup>3</sup>, Никитин М.А.<sup>3</sup>, Ривин Г.С.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет, Москва, Россия*

[aoltche@gmail.com](mailto:aoltche@gmail.com)

<sup>2</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*

[aoltche@gmail.com](mailto:aoltche@gmail.com)

<sup>3</sup>*Гидрометеорологический научно-исследовательский центр Российской Федерации, Москва, Россия*

[inna.rozinkina@mail.ru](mailto:inna.rozinkina@mail.ru)

**Аннотация:** На основе численных экспериментов с помощью мезомасштабной модели COSMO для теплого сезона 2010 г. показано существенное влияние изменения лесистости центральных районов Восточно-Европейской равнины на региональные погодные условия. Полное сведение лесов в регионе может привести к уменьшению осадков и росту средней температуры. Полное облесение территории ведет к обратным эффектам.

### **Введение**

Изучение процессов взаимодействия лесной растительности и атмосферы в различных пространственных и временных масштабах является в настоящее время важным элементом современных экологических и климатических исследований. Для ее решения используется широкий спектр экспериментальных и модельных подходов. Особенно высокая неопределенность при описании процессов взаимодействия сохраняется при оценке влияния изменения структуры землепользования и лесной растительности на атмосферу в региональном масштабе при современных и разных сценариях будущих климатических условий.

### **1. Методы**

В рамках проведенного исследования для оценки влияния процессов обезлесения и облесения на региональные метеорологические условия была выполнена серия численных экспериментов с применением негидростатической мезомасштабной атмосферной модели COSMO с шагом сетки 13 км. В качестве начальных и граничных условий численных экспериментов использованы результаты реанализа ERA-Interim с шагом 80.2 км. Область интегрирования охватывала практически всю территорию Восточно-Европейской равнины, внутри которой был выбран "модельный регион", ограниченный координатами 55° и 59° с.ш., 28° и 37° в.д. в пределах которого имитировалось изменение лесистости. Общая площадь покрытия лесов выбранного региона составляет около 50%. В рамках исследования было проведено 3 эксперимента. Первый эксперимент имитировал полное сведение лесов (обезлесение) в пределах "модельного региона" и их замещение травянистой растительностью. Второй эксперимент был сценарием, наоборот, полного облесения этой территории. Увеличение лесистости в рассматриваемом сценарии происходило исключительно за счет увеличения доли пионерных мелколиственных пород деревьев. В третьем, контрольном эксперименте, расчеты метеорологических величин проводились для современной структуры землепользования. Расчеты проводились для теплого периода 2010 года, характеризующего достаточно контрастными погодными условиями.

### **2. Результаты**

Результаты проведенного модельного исследования показали, что процессы обезлесения и облесения для центральных районов Восточно-Европейской равнины могут

привести к значимым изменениям погодных условий. Было показано, что если изменение некоторых метеорологических характеристик (приземной температуры) характерно непосредственно для региона, где имитировалось изменение лесистости, то изменение режима осадков может прослеживаться на всей территории Восточно-Европейской равнины, даже в районах достаточно удаленных от границ "модельного региона". Численные расчеты показали, что процессы обезлесения в теплый период года могут привести к росту температуры и скорости ветра, уменьшению осадков, количества нижней облачности и относительной влажности. Процессы облесения могут привести к обратным эффектам (снижению температуры, увеличению осадков, росту относительной влажности и повторяемости туманов, снижению случаев со штормовыми усилениями ветра). Максимальные изменения в значениях метеорологических величин были спрогнозированы для летних месяцев (июль, август).

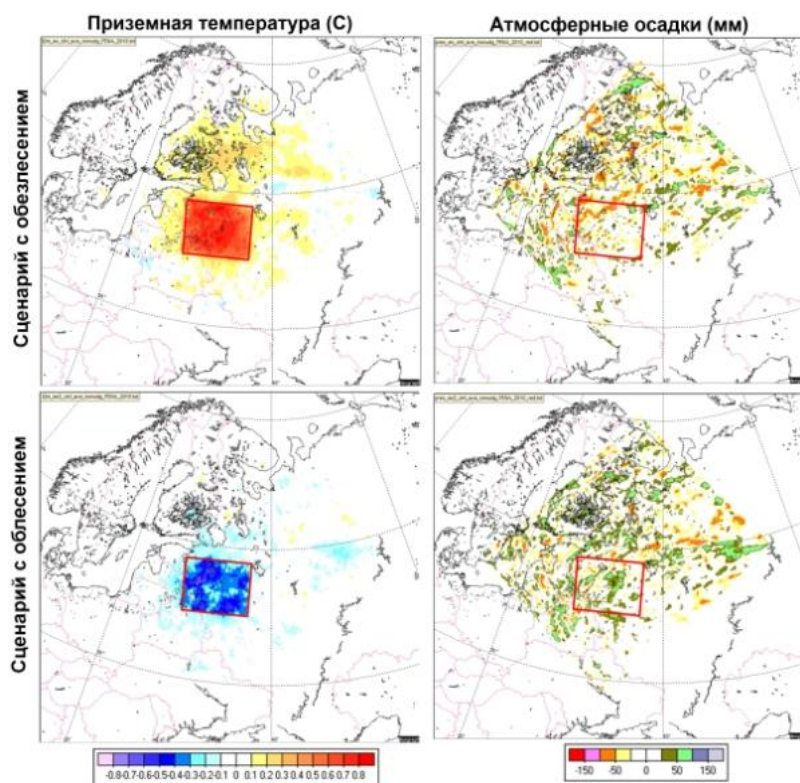


Рисунок 1 – Смоделированные изменения в полях приземной температуры воздуха (°C) и количества выпавших осадков (мм) между сценариями, имитирующими полное обезлесение и облесение "модельного региона", и контрольным экспериментом, и осредненными за весь моделируемый период с мая по сентябрь 2010 г.

*Проведенное исследование было поддержано грантом Российского научного фонда № 14-14-00956-П.*

## Литература

- Кузьмина Е.В., Ольчев А.В., Розинкина И.А., Ривин Г.С., Никитин М.А. Применение климатической версии модели COSMO для оценки влияния изменения лесистости центральных районов Европейской территории России на региональные метеорологические условия // Метеорология и Гидрология. 2017 (в печати).
- Ольчев А.В., Авилов В.К., Байбар А.С., Белотелов Н.В., Болондинский В.К., Иванов Д.Г., Кузьмина Е.В., Курбатова Ю.А., Левашова Н.Т., Мамкин В.В., Мангура П.А., Молчанов А.Г., Мухартова Ю.В., Никитин М.А., Новенко Е.Ю., Придача В.Б., Ривин Г.С., Розинкина И.А., Сазонова Т.А., Сандлерский Р.Б., Суркова Г.В., Холопцева Е.С. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 276 с.

## АГРО- И ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ СРЕДНЕЙ СИБИРИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА В XXI ВЕКЕ

Парфенова Е.И.<sup>1</sup>, Чебакова Н.М.<sup>1</sup>, Швецов Е.Г.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[lyeti@ksc.krasn.ru](mailto:lyeti@ksc.krasn.ru)

**Аннотация:** Рассматриваются возможные последствия прогнозируемых изменений климата (версия СМIP5) для лесных и агроэкосистем юга Средней Сибири к концу текущего века. Показаны изменения ареалов основных лесообразующих пород, в частности, сосны обыкновенной и ее популяций (климатипов) при потеплении климата. В качестве адаптивных мер к новому климату спрогнозированы подходящие климатипы сосны и урожайность основных сельхозкультур.

### 1. Введение

Вследствие наблюдаемых и прогнозируемых изменений климата и их влияния на природные и антропогенные экосистемы повышается степень риска потери лесов и неблагоприятного воздействия на сельское хозяйство на юге Сибири. Чтобы минимизировать отрицательные последствия климатических изменений с одной стороны, и с другой – извлечь возможные выгоды этих последствий на лесных и сельскохозяйственных землях юга Сибири, могут быть применены следующие адаптивные стратегии в зависимости от целевой функции: лесовосстановление на утраченных лесных территориях с помощью подходящих климатипов древесных пород из лесосеменных зон, соответствующих прогнозируемому климату; или использование высвободившихся земель для сельскохозяйственного пользования также с учетом подбора соответствующих будущему климату агрокультур.

Основной *целью* работы является экологическая оценка последствий изменения климата в настоящем и будущем для лесных (природных) и сельскохозяйственных (антропогенных) экосистем в южной части лесной (лесостепной, подтаежной и южно-таежной) и в степной (аграрной) зонах юга Средней Сибири, как зонах, в наибольшей степени вовлеченных в антропогенную деятельность и подверженных нарушениям.

### 2. Материалы и методы

Текущие изменения площадей сельскохозяйственных и лесных земель юга Средней Сибири были оценены по космоснимкам Landsat. Были использованы наши биоклиматические модели лесов для оценки потенциальных потерь лесных земель при потеплении климата. Трансферная модель климатипов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, основанная на теоретическом подходе Рефельдта (Чебакова и др., 2003), была использована для определения климатипов сосны, как породы, наиболее широко применяемой в лесокультурном деле (Лесосеменное..., 1982) для лесовосстановления на землях утраченных лесов. Полученные ранее регрессионные модели урожайности агрокультур (Tshebakova et al., 2011) были использованы для прогноза урожаев стратегически важных агрокультур к концу века на этих же землях.

Изменение климата конца века было охарактеризовано по 20 *моделям общей циркуляции атмосферы и океана* версии СМIP5 ([www.ipcc-data.org](http://www.ipcc-data.org)) как простое ансамблевое усреднение для сценариев rcp 2.6 (умеренное изменение) и rcp 8.5 (жесткое).

### 3. Результаты

Прогнозируемый к концу века климат Средней Сибири будет значительно мягче и теплее современного, зона вечной мерзлоты существенно сдвинется к северо-востоку. В среднем по территории январские температуры повысятся от 3.4 до 9.1°C, июльские – от 1.9

до 5.7°C, годовые осадки от 60 до 143 мм, в зависимости от сценария. Ансамблевые варианты будущего климата не показывают усиления аридизации в регионе.

Сопряжением слоев будущего климата с моделью растительности были смоделированы ареал сосны обыкновенной и ее климатипов (рисунок 1).

В соответствии с изменившимися климатическими условиями Средней Сибири изменится распределение основных лесообразующих пород и их климатипов. Для лесохозяйственных мероприятий на юге Средней Сибири потребуется привлекать для лесовосстановительных работ семенной материал сосны из районов юга европейской части России и Урала.

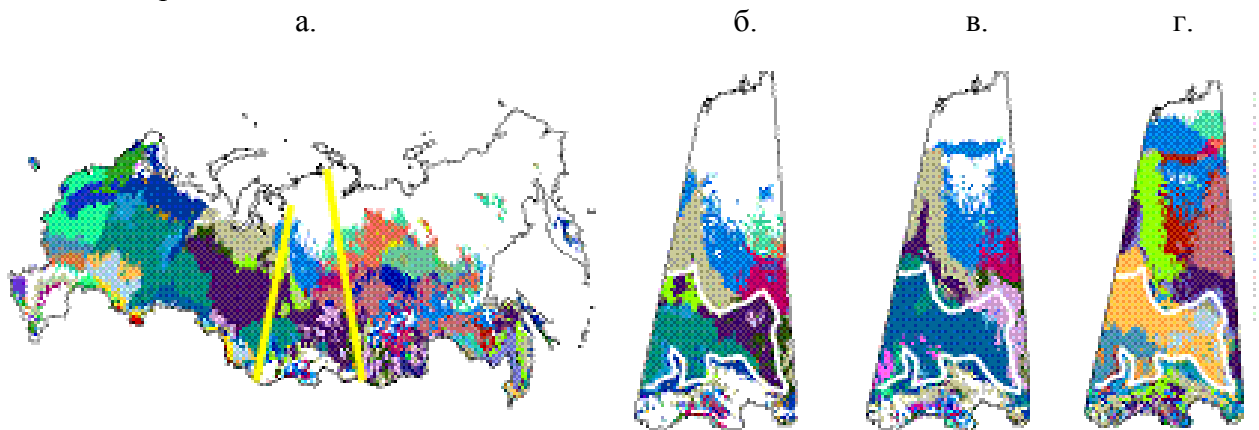


Рисунок 1 – Распределение климатипов сосны обыкновенной в современном климате России (а), Средней Сибири (б), и прогнозном климате 2080-х по ансамблевым сценариям гср 2.6 (в) и гср 8.5 (г). Белой линией ограничена область интенсивного ведения лесокультурной и сельскохозяйственной деятельности в границах пригодных почв южных зон растительности (степей, лесостепей, подтайги и южной тайги)

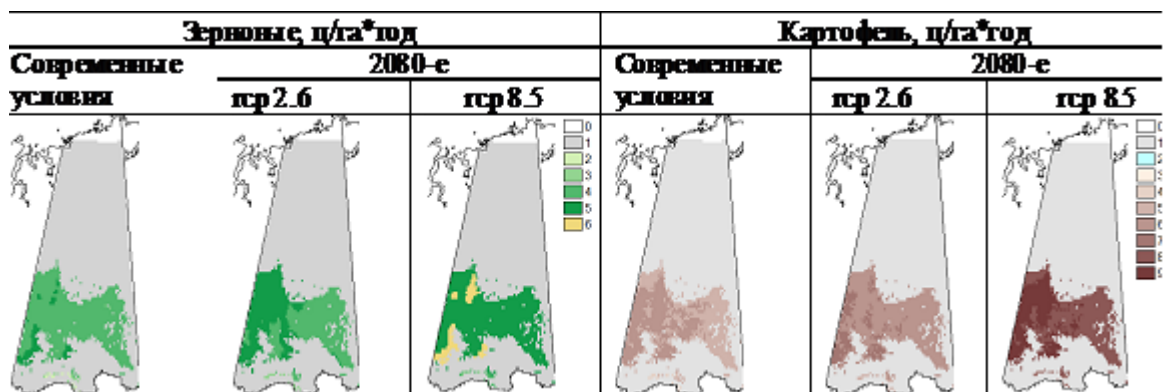


Рисунок 2 – Изменение урожайности главных сельскохозяйственных культур к концу текущего века в границах подходящих земель

Для сельского хозяйства (рисунок 2) прогнозные расчеты показывают хорошие перспективы на повышение урожайности: вдвое повысятся урожаи зерновых и картофеля. Также расширятся и ареалы возможного возделывания многих агрокультур и интродукция новых культур, но их реальное продвижение на север будет лимитировать почвенный фактор и условия перезимовки для интродуцированных культур.

*Работа поддержана грантом РФФИ – 16-05-00496.*

## **Литература**

- Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР. 1982. «Лесная промышленность». М., 182с.
- Чебакова Н. М., Рефельдт Дж., Парфенова Е. И. Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата // Сибирский экологический журнал. 2003. - Т. 10, № 6.- С. 677-686.
- Tchebakova N.M., Parfenova E.I., Lysanova G. and Soja A. Agro-climatic potential across central Siberia in an altered twenty-first century // Environ. Res. Lett. 2011. N 6 045207, doi:10.1088/1748-9326/6/4/045207.

## **РОССИЯ ВПЕРВЫЕ СТАЛА ЭКСПОРТЁРОМ САХАРА. МОДЕЛЬ ОЦЕНКИ ЭКОНОМИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ НЕВАЛИДНЫХ АГРОНОМИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ**

Перевертин К.А.

*Центр паразитологии, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Москва, Россия  
[perevertink@mail.ru](mailto:perevertink@mail.ru)*

**Аннотация:** Интенсивное производство сахара в последние годы предполагает возрастание опасности эпифитотий, одной из важнейших из которых для сахарной свёклы является коэволюционно связанный с ней гетеродероз. Предложена модель, позволяющая экономически и экологически оценить последствия агрономических решений при отклонении от научно-рекомендованных схем севооборота (равно как и при их соблюдении). Моделирование реализовано на конкретном примере хозяйно-паразитной системы: сахарная свёкла-свекловичная цистообразующая нематода.

Хозяйственная самостоятельность субъектов природопользования – в первую очередь, сельхозпредприятий неминуемо предполагает поиск компромисса между экономической рентабельностью и экологическими ограничениями. Со времён древнейших земледельческих культур, пожалуй, первые антропогенно детерминированные экологические катастрофы были связаны с деградацией почв (в т.ч. падением почвенного плодородия). Простейшим, но эффективным агротехническим приёмом, препятствующим истощению почв, являются севообороты С античных времён до Средневековья в европейской аграрной традиции практиковалось, как минимум трёхполье.

Интенсификация земледелия вплоть до «зелёной революции» явила разнообразие многозвенных севооборотов. В какой-то мере это условное биоразнообразие (набора возделываемых культур) в соответствии с информационным принципом К.Шеннона характеризует устойчивость агроэкосистемы. Крайне важна роль севооборотов в предотвращении эпифитотий. Именно «биологический порядок» (сдерживание вредных организмов) Д.Н. Прянишников ставил первой причиной необходимости чередования сельхозкультур. Рассмотрение севооборота, как краеугольного камня, основы, базиса земледелия является, и по сей день, классическим. Исключение – высокотехнологичные монокультуры с балансом по выносу биофильных элементов за счёт удобрений и применением других средств агротехники с контролем множества параметров, не допускающих деградации агробиоценоза. Однако на практике нередки примеры примитивной монокультуры, когда целевая функция – прибыль намеренно не связывается экологическими ограничениями. Хрестоматийным примером агроэкологической катастрофы является феномен «свеклоутомления (Zuckerrubenmudigkeit)» в Германии в последней четверти 19 века, когда бессменное возделывание рентабельнейшей сахарной свёклы вокруг сахарных заводов привело к нематодному заражению почв и закрытию этих самых заводов. В текущем году Россия впервые в своей истории стала экспортёром сахара. Этому способствует экономическая конъюнктура (слабый рубль), что делает свекловодство крайне рентабельным.

Сиюминутные экономические соображения подвигают ряд хозяйственников к принятию невалидных агрономических решений с игнорированием проверенных временем научных рекомендаций. Имеются даже «теоретические» обоснования отказа от севооборота – «укороченные звенья», «динамическое планирование выбора культуры», за которыми легко угадывается стремление к монокультуре.

Чтобы не повторить ошибок «свеклоутомления» предлагается модель, позволяющая агрономам (менеджерам хозяйств) оценить последствия принимаемых ими решений на сколько угодно лет вперёд.



Собственно, модель базируется на двух зависимостях:

$Y(P_i)$  – выход урожая в зависимости от допосевной плотности популяции нематод;

$P_f(P_i)$  – зависимость послеуборочной плотности нематод от допосевной.

Важным допущением является равенство послеуборочной плотности допосевной на следующий год.

Выражение для первой зависимости, известной за рубежом, как critical point model

$$Y(P_i) = m + (1 - m) \times Z^{(P_i - T)}; \text{ для } P_i > T, \quad (1)$$

где параметры имеют биологический смысл -  $m$  минимальный урожай ниже которого  $Y$  не опускается даже при максимальных инвазионных нагрузках  $P_i$ ;  $T$  – порог толерантности tolerance limit -- плотность нематод ниже которой потерь урожая не происходит,  $Z$  – параметр меньше 1, характеризующий конкретную систему паразит-хозяин.

Достаточно частым заблуждением среди практиков является неполное представление о природе  $P_f(P_i)$ . Скорость размножения  $a$  связывает допосевную и послеуборочные плотности  $P_f = a \times P_i$ . Если  $a > 1$ , то растение является хозяином для данного паразита, если  $a < 1$ , то культура хозяином не является. При этом упускается простой факт, что  $a$  не может быть независимым от  $P_i$ . Основное уравнение динамики популяции нематод было рассмотрено еще Сейнхорстом (Seinhorst, 1972):

$$\frac{dP}{dt} = rP - \frac{P}{E}. \quad (2)$$

Полученные решения достаточно известны. В нашей модели мы использовали линейную аппроксимацию кривой вполне адекватно описывающей систему до сверхвысоких инвазионных нагрузок. Что касается зависимостей для «нехозяев», то они по определению линейны и лежат ниже линии равновесной плотности ( $P_f = P_i$ ). Фактографический материал (параметры урожайной экспоненты и линейных регрессий для непоражаемых культур) взят

нами из совместных работ с нематологами Казахстана и Германии. Разумеется, адаптация параметров к конкретным условиям, например, Черноземья очень желательна, но принципиальной разницы нет. На рисунке 1 приведено графическое изображение принципа работы модели.

Нижняя часть графика имитирует посев свёклы или непоражаемых культур с дискретизацией по годам. Из набора культур можно легко составить любую схему севооборота на сколько угодно лет. Верхняя часть графика – зависимость выхода урожая от плотности нематоды. Заметим, что вместо  $Y$  используется функция условного дохода  $D = Y_k Z_k$ , путем умножения урожая каждой культуры на её закупочную цену  $Z_k$ . Имитация севооборотов позволяет использовать не только простые звенья – картофель, овёс, подсолнечник, но например трёхлетнее звено люцерны с подсевом ячменя. Пар на нижнем графике также выглядит, как непоражаемая культура, но в экономический блок войдёт с отрицательным значением по затратам.

Таким образом, предложенная модель

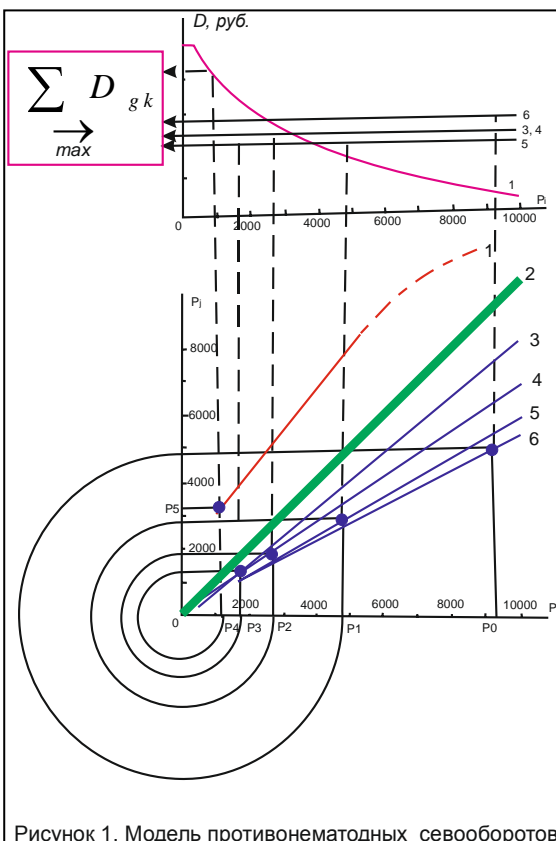


Рисунок 1. Модель противонематодных севооборотов

адекватно оценивает последствия любых агрономических решений и даёт их экономическую оценку по условному доходу, а также экологическую характеристику заражённости почв.

## **НЕКОТОРЫЕ ПРИКЛАДНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА СООТНОШЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ**

Петропавловский Б.С.

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия*

[Petrop5@mail.ru](mailto:Petrop5@mail.ru)

**Аннотация:** Приведены результаты эколого-географического анализа растительного покрова Земли на основе использования метода многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами. Показаны методические аспекты составления карты эколого-растительных комплексов с оценкой уровня экологического соответствия типов растительности, составления карт-схем восстановленной растительности, что позволяет определить особенности динамики структуры и продуктивности растительного покрова.

В настоящее время возрастает актуальность разработки и методологического обоснования научных основ охраны природы, в т.ч. растительного покрова, оптимизации природопользования. При этом особое значение приобретают вопросы обеспечения устойчивости природных компонентов, прогнозирование динамики растительности в связи с изменением климата и все возрастающим антропогенным прессом на природную среду. Для ряда задач в области эколого-географического анализа растительности разного типологического уровня (от ландшафтного до планетарного) эффективным является использование метода многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами (Семкин, Петропавловский и др., 1986), во многом основанного на информационной статистике. В частности, это подтверждается при эколого-географическом анализе растительного покрова Земли. Основным источником исходной информации послужили карты из Физико-географического атласа мира (1964). Был применен сопряженный картографический анализ (Берлянд, 1978). Карта растительности мира в масштабе 1:60 000 000, составленная В.Б. Сочавой (1979), была выбрана в качестве основной. Использовались карты факторов среды из этого же атласа. Материал собирался с помощью биогеографической сетки (Петропавловский, 1982), обеспечивающей съём информации на основе регулярной сети точек, образующих углы квадратов, соизмеримых с площадью выявления данного типа растительности.

Эколого-географический анализ растительного покрова показал, что распределение зональных типов растительности обусловлено определенными сочетаниями тепла и влаги. Наиболее удобной формой отражения зависимости распределения растительности от ведущих факторов среды является прямая ординация растительности. На планетарном уровне использовались радиационный баланс годовой и радиационный индекс сухости. Выделено 18 эколого-растительных комплексов (Петропавловский, 2011).

Ординация растительности Земли схожа с таблицей географической зональности, на которой на качественном уровне прослеживается тесная связь географических зон, биомов с радиационным балансом земной поверхности и радиационным индексом сухости (Григорьев, Будыко, 1956). На ординации растительности показаны оптимумы и пессимальные условия типов растительности, что отражается показателями экологического соответствия, определенные на основе коэффициентов Дайса (Петропавловский, 2004 и др.).

Ординация растительности с определением уровня экологического соответствия является основой для составления корреляционной эколого-фитоценотической карты Земли (Петропавловский, 1983) и карты эколого-растительных комплексов Земли (Петропавловский, 2011). Растительность с высоким уровнем экологического соответствия занимает экологические оптимумы, в которых наиболее экологически устойчива. Наиболее вероятны трансформации растительного покрова в экотонных районах. Здесь растительность наиболее чувствительна к происходящим экологическим изменениям. В связи с этим, такие

участки являются наиболее уязвимы, отличаются повышенными индикационными свойствами. Поэтому организация биосферных станций для задач мониторинга природной среды в этих местах наиболее предпочтительна.

Для изучения динамики растительного покрова составлялись ЭВМ-карты современной и восстановленной структуры растительного покрова (Петропавловский, 2001). Результаты сопоставления современной и восстановленной растительности отражают существенное изменение площади основных типов растительности, в результате потери площади преобладающих типов растительности, за исключением тундровой, кустарниково-древесной субтропической и внетропических пустынь северного и южного полушария, которые увеличили площадь, соответственно, от расчетной (восстановленной) на 5.6%, 34.5% и 16.4%. Наибольшая потеря площади, в %, от расчетной отмечается для влажных тропических лесов – 52.5%. Большие потери площади отмечены для неморальной (43.4%) и бореальной (49.3%) лесной растительности северного полушария. Существенные изменения произошли и в отношении продуктивности растительности, для оценки которых использовались карты продуктивности природных растительных покровов континентов Н.А. Ефимовой (1976).

Не менее содержательные результаты получены с применением указанного метода и на региональном и ландшафтном уровнях структурно-функциональной организации растительности (Петропавловский, 2004, Майорова, Петропавловский, 2017).

## Литература

- Берлянт А.М., Картографический метод исследования, М.: Изд-во МГУ, 1978, 255 с.
- Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110, № 1. С. 129–132.
- Ефимова Н.А. Карты продуктивности природных растительных покровов континентов // Ботан. журнал. 1976. № 12. Том 61. С. 1641- 1657.
- Майорова Л.А., Петропавловский Б.С. Пихтово-еловые леса Приморского края (Эколого-географический анализ). Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 2017. 164 с.
- Петропавловский Б.С. Некоторые подходы к разработке биогеографической сетки для задач мониторинга растительного покрова // Локальный мониторинг растительного покрова. Владивосток. 1982. С. 5-10.
- Петропавловский Б.С. Принципы составления корреляционной эколого-фитоценотической карты мира и ее использование с целью оптимального размещения биосферных станций мониторинга окружающей среды // Разработка и внедрение на комплексных станциях методов биологического мониторинга: Материалы первой междунар. школы биол. мониторинга. (Рига, 9-12 декабря 1980 г). Т. I. Рига: Зинатне, 1983. С. 99-104.
- Петропавловский Б.С. Опыт математико–картографического моделирования структуры и продуктивности растительности для задач мониторинга окружающей среды // Картография XXI века: теория, методы, практика: Вторая Всерос. науч. конф. по картографии. Москва, 2001. С. 105-110.
- Петропавловский Б.С., Леса Приморского края: (Эколого-географический анализ), Владивосток, Дальнаука, 2004, 317.
- Петропавловский Б.С. Эколого-растительные комплексы мира //Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Том 2. Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. «Бостон-спектр», Санкт-Петербург, 2011 С. 397- 400.
- Семкин Б.И., Петропавловский Б.С., Кошкарев А.В., Варченко Л.П., Усольцева Л.А. О методе многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами // Ботан. журн., 1986, Том 71, № 9. С. 1167-1181.
- Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
- Физико-географический атлас мира. М., 1964. 298 с.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОДНО- И ДВУВИДОВОЙ ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ ДИСКРЕТНЫХ ПО ВРЕМЕНИ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ БОБРОВ (*CASTOR FIBER*, *C. CANADENSIS*) НА ПРИМЕРЕ ООПТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Петросян В.Г.<sup>1</sup>, Голубков В.В.<sup>2</sup>, Завьялов Н.А.<sup>3</sup>, Горяйнова З.И.<sup>1</sup>, Осипов Ф.А.<sup>1</sup>, Дергунова Н.Н.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия  
[petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

<sup>2</sup> ФИЦ «Информатика и управление» РАН, Москва, Россия  
[golvic@isa.ru](mailto:golvic@isa.ru)

<sup>3</sup> Государственный природный заповедник «Рдейский», Холм, Новгородская область, Россия  
[zavyalov\\_n@mail.ru](mailto:zavyalov_n@mail.ru)

**Аннотация:** Представлен комплекс дискретных по времени моделей (одно- и двувидовой), предназначенных для анализа конкурентных отношений двух видов на территории ООПТ европейской части России. Показано, что длительности вытеснения евроазиатского бобра *C. fiber* канадским *C. canadensis* различаются для разных экологических условий и зависят от начальной численности, демографических параметров видов и условий среды.

### Введение

Появление канадских бобров *C. Canadensis* (*Cc*) на территории Финляндии в 1937 г. было связано с преднамеренной интродукцией семи особей этого вида с целью восстановления почти исчезнувшего евразийского бобра *C. fiber* (*Cf*). В эти годы многие зоологи признавали только один вид. Однако, в 1973 году кариологические исследования (Лавров, Орлов, 1973) показали видовую самостоятельность бобров Нового (*Cc*=40 хромосом) и Старого Света (*Cf*=48 хромосом), и *Cc* стал чужеродным видом в Евразии. В 50-е годы XX века после интродукции *Cc* на территории Финляндии (1937 г.) канадские бобры беспрепятственно проникли на территорию России и продолжали расширять свой ареал (Данилов и др., 2015). В Финляндии и Карелии, начальное время от интродукции *Cc* до смещения двух видов *Cc* и *Cf* охватывает приблизительно 80 и 50 лет, когда *Cc* стал конкурировать с *Cf*. Предполагается, что идет процесс взаимопроникновения и замещения одного вида бобров другим на Карельском перешейке Ленинградской обл., а также в Архангельской области. В последние годы вопрос конкурентного отношения двух видов обсуждается как отечественными, а также зарубежными специалистами. Анализ литературных данных показывает, что не существует единое мнение относительно конкурентного отношения двух видов в будущем. Для ответа на этот вопрос нами разработана двувидовая модель после модификации одновидовой модели (Petrosyan et al., 2013), которая показала высокую эффективность для изучения закономерностей восстановления численности *Cf* после его вселения в ООПТ европейской части России (Petrosyan et al., 2016).

Основная цель работы – модельные оценки конкурентных отношений двух видов *Cf*, *Cc* и прогноз динамики численности этих видов на примере ООПТ Европейской части России при вселении *Cc* на территории этих заповедников.

### Методика исследований

Построена параметрическая дискретная по времени модель, описывающая динамику численности бобров двух видов и объемов ресурсов (см. система уравнений 1).

$$\begin{cases} P_{k+1}^{(1)} = P_k^{(1)} + F(R_k^{(a)}/P_k, Q^{(1)})P_k^{(1)} \\ P_{k+1}^{(2)} = P_k^{(2)} + F(R_k^{(a)}/P_k, Q^{(2)})P_k^{(2)} \\ R_{k+1}^{(a)} = R_k^{(a)} - q_6^{(1)}P_k^{(1)} - q_6^{(2)}P_k^{(2)} + q_5R_k^{(p)} \\ R_{k+1}^{(p)} = R_k^{(p)} - q_5R_k^{(p)} + q_7R_k^{(d)}, R_k^{(d)} = 1 - R_k^{(a)} - R_k^{(p)} \end{cases} \quad (1)$$

$$P_k^{(1)} = P^{(1)}(t_k), P_k^{(2)} = P^{(2)}(t_k), P_k = P_k^{(1)} + P_k^{(2)}$$

$$R_k^{(a)} = R^{(a)}(t_k), R_k^{(p)} = R^{(p)}(t_k), R_k^{(d)} = R^{(d)}(t_k)$$

$$t_{k+1} = t_k + \Delta t, k = 0, 1, 2, \dots; \Delta t = 1$$

$$Q^{(1)} = (q_1^{(1)} q_2^{(1)} q_3^{(1)} q_4^{(1)})^T, Q^{(2)} = (q_1^{(2)} q_2^{(2)} q_3^{(2)} q_4^{(2)})^T, Q = (q_1 q_2 q_3 q_4)^T$$

$$F(x, Q) = D(x, q_1, q_2, q_3, q_4) = q_2 + (q_1 - q_2) \frac{x - q_3}{\sqrt{q_4^2 + (x - q_3)^2}}$$

где  $P_k^{(1)}$ ,  $P_k^{(2)}$ ,  $R_k^{(a)}$ ,  $R_k^{(p)}$  и  $R_k^{(d)}$  суть соответственно численности бобров 1-го и 2-го вида, уровни активного, потенциального и деградированного ресурсов в момент времени  $t_k$ .  $F(x, Q) = F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$  – параметрическая модель коэффициента прироста численности бобров в зависимости от уровня активного ресурса  $x = R^{(a)}/P$ , приходящегося на одного бобра, а  $Q = (q_1 q_2 q_3 q_4)^T$  – вектор параметров модели  $q_1, q_2, q_3, q_4$ .

**Результаты.** Показано, что эта система (1) может иметь 4 стационарных (постоянных во времени) решения  $P_c^{(1)}$ ,  $P_c^{(2)}$ ,  $R_c^{(a)}$ ,  $R_c^{(p)}$  ( $R_c^{(d)} = 1 - R_c^{(a)} - R_c^{(p)}$ ). **Случай 1.**  $P_c^{(1)} = 0$ ;  $P_c^{(2)} = 0$ . Показано, что такое стационарное решение является неустойчивым, и следовательно популяции двух видов бобров одновременно погибнуть не могут. **Случай 2.**  $P_c^{(1)} > 0$ ;  $P_c^{(2)} > 0$ . Показано, что если коэффициенты смертности у обоих видов бобров одинаковы, то стационарное решение системы уравнений (1) с положительными значениями численностей бобров обоих видов не существует. **Случай 3.**  $P_c^{(1)} > 0$ ;  $P_c^{(2)} = 0$ . Если два вида бобров имеют одинаковые смертности, то положительное стационарное значение численности бобров с меньшей, чем у другого вида бобров плодовитостью, реализоваться не может. **Случай 4.**  $P_c^{(1)} = 0$ ;  $P_c^{(2)} > 0$ . Показано, что стационарное значение численности 1-го вида  $P_c^{(1)} = 0$  является асимптотически устойчивым, т.е. второй вид вытесняет популяцию первого вида.

Проведенный анализ показал справедливость выполнения принципа конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе, т.е. популяция  $Cc$  при совместном использовании пространственных и кормовых ресурсов растет быстрее и ограничивает численность популяции  $Cf$ , поэтому при неизменности внешних условий со временем может происходить вымирание популяции  $Cf$ .

Численный эксперимент показал, что для различных экологических условий Лапландского, Дарвинского, Приокско-Тerrasного, Центрально-Лесного, Окского (ОЗ) и Хопёрского заповедников время начала замены варьируется от 50 до 245 лет.

*Сбор данных на территории заповедников поддержан грантом РФФИ 15-04-06423 и программой ОБН РАН «Рациональное использование биологических ресурсов России». Анализ данных с помощью двувидовой модели реализован при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-14-10323.*

## Литература

- Данилов П. И., Фёдоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на европейском севере России. Экология, 2015, № 3, с. 212–218.
- Лавров Л.С., Орлов В.И. Кариотипы и таксономия современных бобров (*Castor*, *Castoridae*). Зоологический журн. 1973. Том 52, №5. С. 734–742.

Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A., Goryainova Z.I., Dergunova N.N., Omelchenko A.V., Bessonov S.A., Albov S.A., Marchenko N.F., Khlyap L.A. Patterns of population dynamics of Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) after reintroduction into nature reserves of European part of Russia. Russian Journal of Biological Invasions, 2016, Vol. 7, No. 4, pp. 355—373.

Petrosyan V. G., Golubkov V. V., Goryainova Z. I., Zav'yalov N. A., Al'bov S. A., Khlyap L. A., Dgebuadze Yu. Yu. Modeling of the Eurasian Beaver (*Castor fiber* L.) Population Dynamics in the Basin of a Small Oka River Tributary, the Tadenka River (Prioksko Terrasnyi Nature Reserve). Russian Journal of Biological Invasions 2013, 4 (1) PP. 45 – 53.

## **МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВЗВЕШЕННОГО ВЕЩЕСТВА В МОРСКИХ ПРИБРЕЖНЫХ АКВАТОРИЯХ ДЛЯ ОЦЕНКИ ПОСЛЕДСТВИЙ РАБОТ ПО ДНОУГЛУБЛЕНИЮ И ДАМПИНГУ ГРУНТОВ**

Подгорный К.А.

*Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Калининград, Россия*  
[kapborok@mail.ru](mailto:kapborok@mail.ru)

**Аннотация:** В данной работе рассмотрена методика разработки математической модели, которая может быть практически использована для описания распределения концентраций взвешенного вещества в прибрежных морских акваториях. Такие ситуации особенно актуальны при проведении дноуглубительных работ, после завершения которых требуется количественно оценить последствия таких работ – возможного нарушения естественного состояния условий морской среды для водных биоресурсов.

Распространение взвешенного вещества (ВВ) в морских прибрежных мелководных акваториях, морских заливах и устьевых участках рек в естественных условиях, а также при выполнении разных видов работ, в которых предполагается то или иное внешнее механическое воздействие на донные отложения (например, работы по байпасингу или дампингу), – сложный, многомерный и многомасштабный динамический процесс. В современных условиях весь комплекс проблем формирования и распространения ВВ особенно актуален и обязателен для рассмотрения при экологическом обосновании всех без исключения проектов, в рамках которых осуществляется какое-либо воздействие на водную среду и нарушаются условия обитания водных биоресурсов. Без применения имитационного моделирования невозможно ответить на все вопросы, которые касаются проблемы состояния морской среды и ущерба водным биоресурсам при составлении экспертного заключения для ОВОС по конкретному проекту. При решении практической задачи моделирования распространения ВВ в водной среде проводят численное интегрирование системы уравнений гидродинамики (двух- или трехмерной) и системы уравнений турбулентной диффузии, в которой могут учитываться разные процессы и условия: разномасштабность процесса турбулентного обмена, который определяет параметры смешения ВВ для различных моментов времени; седиментации ВВ и взмучивания донных отложений (ДО), (в ряде случаев) условия сцепления для частиц ВВ на границе раздела «вода–ДО»; струйные эффекты, включая и такой важный эффект как ускоренное начальное погружение «тяжелой» струи (или залповый сброс грунта); эффект флокуляции, связанный со слипанием частиц ВВ и, как следствие, – его более быстрым осаждением; поступление в воду ВВ из распределенных (точечных) источников. В зимний период требуется учитывать процесс формирования и/или наличие ледового покрова в пределах всей акватории, или же на ее части. В ряде случаев необходимо учитывать влияние плотностной стратификации воды.

В данной работе разработана математическая модель для изучения процессов распространения взвешенного вещества в морских прибрежных акваториях и экосистемах морских заливов, лагун и устьевых участках рек в естественных условиях. Она может быть использована также и для количественного описания формирования пятен дополнительной мутности воды при проведении дноуглубительных и любых других видов работ, в которых предполагается то или иное внешнее механическое воздействие на донные отложения. В этом случае зоны дополнительной мутности воды образуются в результате формирования ВВ на участках таких работ и последующего их распространения по акватории на этом и соседнем участках. С помощью разработанной модели можно рассчитывать разные показатели, которые количественно оценивают те или иные структурно-функциональные особенности состояния водных экосистем и их пространственно-временную динамику, а также отражают степень нарушения естественного состояния морской среды как среды



обитания водных биоресурсов. Такие данные необходимо предоставлять разным контролирующим органам при прохождении экспертизы для ОВОС.

В зависимости от выполняемой задачи в данной модели могут использоваться дополнительные блоки. В частности, для модельного исследования процессов биогидрохимической трансформации взвешенных и растворенных органических веществ потребуются биохимический блок имитационной модели водной экосистемы. Однако если требуется решать более простую задачу количественного описания формирования зон дополнительной мутности воды при проведении дноуглубительных работ, то в этом случае достаточно использовать только блок, который предназначен для описания распространения консервативного ВВ в воде. При этом должна быть учтена конкретная технологическая схема проведения дноуглубительных и иных видов работ. Как правило, в водной среде ВВ представлено органической и минеральной фракциями. В таком случае надо учитывать все наиболее важные источники поступления как минеральной (сестон), так и органической составляющей ВВ, корректно математически формализовать внутриводоемные процессы трансформации веществ, учесть возможную внешнюю нагрузку на водную среду, ветровые и гидродинамические воздействия на ДО, процессы осаждения ВВ и взмучивания ДО, а также процессы флокуляции. В каждом конкретном случае значимость тех или иных процессов будет своя и ее можно оценить как при формировании структуры дополнительных блоков модели, так и по результатам модельных расчетов.

Предлагаемая численная модель на первом этапе рассматривает модифицированную систему уравнений Сен-Венана (теория мелкой воды) – для описания процессов гидродинамики и циркуляции водных потоков с заданными граничными условиями. Для численного решения модифицированной системы уравнений Сен-Венана использована неявная разностная схема с применением переменных направлений.

На втором этапе рассматриваются уравнения адвекции и турбулентной диффузии при моделировании процессов образования и распространения ВВ в рассматриваемом прибрежном районе. Граничные и начальные условия формулируются в зависимости от особенностей водного объекта, задач и наличия данных наблюдений. Схема численного интегрирования исходной системы уравнений адвекции и турбулентной диффузии строится на основе метода расщепления по физическим процессам и пространственным координатам и включает в себя 4 этапа – с последовательным решением уравнений адвекции, гравитационного осаждения ВВ, турбулентного обмена ВВ и локальные процессы седиментации ВВ, взмучивания ДО и поступления ВВ из точечных и иных источников.

В модели формализован ряд эмпирических функций, которые определяют в зависимости от условий среды влияние важных факторов и доминирование развития отдельных процессов, связанных с перераспределением ВВ между водной средой и ДО. Поскольку универсальных расчетных зависимостей для вычисления ряда параметров до сих пор не существует, то в модели для их вычисления предусмотрено использование разных эмпирических формул. Всестороннее рассмотрение этого круга вопросов требует дальнейшего исследования.

Для оценки коэффициента горизонтального турбулентного обмена и коэффициента турбулентной диффузии в модели использована параметризация Смагоринского. Преимущество параметризации Смагоринского состоит в том, что в ней используется только один настраиваемый эмпирический параметр. В других моделях таких эмпирических параметров значительно больше. Кроме того, для расчета характеристик турбулентности (например, кинетической энергии турбулентности и скорости ее диссипации) требуется решать соответствующую нелинейную систему дифференциальных уравнений. Тем не менее, нельзя не сказать о том, что задача сравнения разных моделей турбулентного обмена и получаемых результатов моделирования между собой и с данными натурных наблюдений весьма актуальна и ее решение требует дополнительных исследований.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕТЫРЕХКОМПОНЕНТНОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ПЛАНКТОННОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ МЕЛКОМАСШТАБНОЙ ТУРБУЛЕНТНОСТИ НА ПРОЦЕСС ПОТРЕБЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТНОМ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ВЫЕДАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ДЕТРИТА ЗООПЛАНКТНОМ

Подгорный К.А., Дмитриева О.А.

*Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Калининград, Россия  
karborok@mail.ru*

**Аннотация:** В данной работе рассмотрены некоторые подходы к моделированию влияния мелкомасштабного турбулентного обмена в водной среде на скорости биогидрохимических процессов потребления биогенных элементов фитопланктоном и интенсивность потребления фитопланктона и планктонного детрита зоопланктонными организмами.

В процессах функционирования водных экосистем важную роль играют процессы турбулентного обмена (ТО). Мелкомасштабная турбулентность существенным образом влияет на скорости биогидрохимических процессов и в частности – на процесс потребления биогенных элементов клетками фитопланктона, интенсивность выедания фитопланктона и детрита зоопланктоном.

Рассматривается планктонная пищевая цепь, в которой описывается временная динамика концентраций биогенных элементов ( $N$ ),  $n$  размерных классов (групп) (РК или РГ) фитопланктона ( $P_i$ ,  $i = \overline{1, n}$ ),  $m$  РГ зоопланктона ( $Z_j$ ,  $j = \overline{1, m}$ ) и планктонного детрита ( $D$ ). Биогенные элементы расходуются на рост каждого из  $n$  рассматриваемых РК фитопланктона, что при модельном описании может быть задано суммой

$$\sum_{i=1}^n \left( \frac{N}{e_i(V_i^p) + N} \cdot \varphi(P_i, V_i^p, T_w, I_w) \right). \quad (1)$$

В каждом слагаемом (1) множитель  $N/(e_i(V_i^p) + N)$  задает биогенное лимитирование роста, а множитель  $\varphi(P_i, V_i^p, T_w, I_w)$  учитывает текущие концентрации  $P_i$  фитопланктона в каждом РК, объемы  $V_i^p$  клеток  $i$ -ой РГ фитопланктона ( $i = \overline{1, n}$ ), а также задает лимитирование роста фитопланктона, которое обусловлено изменением температурных и световых условий в воде. В формуле (1)  $e_i(V_i^p)$  – константа полунасыщения для  $i$ -го РК фитопланктона.

Если  $N \gg e_i(V_i^p)$  ( $i = \overline{1, n}$ ), то при прочих равных условиях скорость  $V_i$  потребления биогенных веществ (БВ) будет стремиться к  $V_i^{max}$  – максимальной скорости роста для  $i$ -го РК фитопланктона. Величины  $V_i^{max}$  не зависят от интенсивности ТО в водной среде, поскольку их значения определяются физиологическими свойствами клеток фитопланктона (Armstrong, 2008; Fiksen et al., 2014; Lindemann et al., 2016). При достаточно высоких концентрациях  $N$  в водной среде скорость их потребления клетками фитопланктона будет ограничиваться скоростью трансмембранного переноса соответствующими ферментными системами, а не интенсивностью потока биогенных элементов по направлению к клетке. Поэтому в такой ситуации ТО не оказывает влияния на величину  $V_i$ .

Если  $N \ll e_i(V_i^p)$  ( $i = \overline{1, n}$ ), то при прочих равных условиях  $V_i \approx V_i^{max} N / e_i(V_i^p) = \alpha_i N$ , где  $\alpha_i = V_i^{max} / e_i(V_i^p)$  – сродство по ресурсу (resource affinity) для каждого из  $n$  РК фитопланктона. Таким образом, при относительно низком содержании БВ в водной среде

скорость их потребления клетками фитопланктона растет пропорционально возрастанию концентрации  $N$  с коэффициентом пропорциональности, равным  $\alpha_i$  – сродству по ресурсу ( $i = \overline{1, n}$ ). В этом случае для всех (кроме самых мелких) клеток фитопланктона скорость потребления ими БВ будет зависеть от интенсивности диффузионного потока питательных веществ из водной среды по направлению к клетке. Интенсивность мелкомасштабной турбулентности увеличивает этот диффузионный поток и, соответственно, происходит увеличение сродства по ресурсу  $\alpha_i$  ( $i = \overline{1, n}$ ). Поскольку величины  $V_i^{max}$  не зависят от интенсивности ТО в водной среде, то возрастание  $\alpha_i$  может иметь место только при уменьшении соответствующих значений констант полунасыщения  $e_i(V_i^p)$  для  $i$ -го РК фитопланктона.

Для параметризации влияния мелкомасштабной турбулентности на интенсивность потребления БВ фитопланктоном вместо констант полунасыщения  $e_i(V_i^p)$  для  $i$ -го РК фитопланктона будем рассматривать скорректированные – «турбулентные» константы полунасыщения  $e_i^T(V_i^p)$  (Barton et al., 2014):

$$e_i^T(V_i^p) = e_i(V_i^p) / Sh_i, \quad (i = \overline{1, n}), \quad (2)$$

где  $Sh_i$  – безразмерное число Шервуда для  $i$ -го РК фитопланктона, которое представляет собой отношение полного потока БВ, достигающих поверхности клетки  $i$ -го РК в подвижной водной среде, к потоку вещества, обусловленного только процессом молекулярного диффузионного переноса. В соответствии с формулой (2), при увеличении интенсивности турбулентного обмена в водной среде будет возрастать число  $Sh_i$  и, соответственно, уменьшаться константа полунасыщения, что, в свою очередь, при прочих равных условиях будет приводить к возрастанию сродства по ресурсу  $\alpha_i$  для каждого из  $n$  РК фитопланктона.

Скорость изменения концентрации зоопланктона определяется процессами его роста за счет питания фитопланктонными организмами разных РК и планктонным детритом. Она рассчитывается в зависимости от максимальной скорости роста  $j$ -го РК зоопланктона  $\lambda_j(V_j^z)$  ( $j = \overline{1, m}$ ) и константы полунасыщения  $\mu_j(V_j^z)$ . Для параметризации влияния ТО на интенсивность потребления фитопланктона и планктонного детрита зоопланктонными организмами вместо констант полунасыщения  $\mu_j(V_j^z)$  для каждого из РК зоопланктона следует рассматривать скорректированные – «турбулентные» константы полунасыщения  $\mu_j^T(V_j^z)$ :

$$\mu_j^T(V_j^z) = \mu_j(V_j^z) / \xi_j, \quad (j = \overline{1, m}). \quad (3)$$

В формуле (3)  $\xi_j$  – безразмерный параметр, который представляет собой отношение объема осветленной в единицу времени воды при питании зоопланктона  $j$ -го РК в условиях турбулентного перемешивания к объему осветленной за тот же период времени воды при питании зоопланктона в условиях отсутствия турбулентного перемешивания.

## Литература

- Armstrong R.A. Nutrient uptake rate as a function of cell size and surface transporter density: A Michaelis-like approximation to the model of Pasciak and Gavis // Deep-Sea Res. I. 2008. V. 55. P. 1311–1317.
- Fiksen Ø., Follows M.J., Aksnes D.L. Trait-based models of nutrient uptake in microbes extend the Michaelis-Menten framework // Limnol. Oceanogr. 2013. V. 58. P. 193–202.
- Lindemann C., Fiksen Ø., Andersen K.H., Aksnes D.L. Scaling laws in phytoplankton nutrient uptake affinity // Frontiers in Marine Science. 2016. V. 3. P. 1–6.

Barton A.D., Ward B.A., Williams R.G., Follows M.J. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure // *Limnol. Oceanogr.: Fluids and Environments*. 2014. V. 4. P. 34–49.

## ДИНАМИКА БИОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ С РЕГУЛЯРНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ В ИМИТАЦИОННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СИСТЕМЫ МОДЕЛЕЙ EFIMOD

Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Быховец С.С., Грабарник П.Я.

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*  
[irina.priputina@gmail.com](mailto:irina.priputina@gmail.com)

**Аннотация:** Проанализированы результаты имитационных экспериментов, в которых моделировался рост посадок березы с начальной густотой древостоя  $2500 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$  и регулярным размещением деревьев, соответствующим схемам посадки саженцев  $2 \times 2$  и  $1 \times 4$  м. Рассмотрено влияние на динамику показателей биомассы древостоя реализованных в EFIMOD-fbr процедур описания роста отдельного дерева, конкуренции за ресурсы между соседними деревьями, их отмирания при недостатке ресурсов и случайной гибели от внешних факторов.

Моделирование динамики роста древостоев с целью прогноза их продуктивности в зависимости от условий произрастания и лесохозяйственных мероприятий входит в число важных научно-теоретических и практических задач лесной экологии. В литературе представлен модели, использующие разные подходы к математическому описанию процессов, определяющих рост отдельного дерева и динамику древостоев (Березовская, Карев, 2015; Kolobov, Frisman, 2016; и др.). Модель EFIMOD-fbr (Шанин и др., 2017), разработанная на базе системы моделей EFIMOD (Komarov et al., 2003), имитирует процессы биогенного масс-баланса углерода и азота в системе «дерево – древостой – почва» с использованием лесотаксационных характеристик и видоспецифичных показателей лесообразующих пород Европейской России. Ранее нами были выполнены компьютерные эксперименты по оценке продуктивности посадок лесных культур в нескольких регионах РФ, в которых показана чувствительность EFIMOD-fbr к начальным почвенным условиям и пространственному размещению деревьев (Комаров и др., 2015; Припутина и др., 2016). В настоящей работе более детально рассмотрены данные одного из экспериментов с целью проверки правильности предсказаний модели для решения задач моделирования динамики древостоев с регулярной пространственной структурой.

### 1. Методические подходы и имитационный сценарий

Важным параметром модели роста дерева, использованным в EFIMOD-fbr (аналогично EFIMOD), является *максимальная биологическая продуктивность листвы*,  $\alpha_{max}$ , которая отражает величину ежегодного прироста суммарной биомассы на 1 г листвы, что определяет потенциальную нетто-продуктивность фотосинтеза древесной породы для заданных климатических условий. Приросты биомассы распределяются в модели между пятью компонентами дерева, которые соответствуют стволу, ветвям, листве, структурным корням и тонким корням. *Редукция потенциальных приростов биомассы* происходит в соответствии с правилом минимума Либиха в зависимости от двух факторов: затенения и доступности азота почвы. Эти факторы определяют конкуренцию между соседними деревьями за ресурсы, интенсивность которой в EFIMOD-fbr зависит от расстояния между деревьями, возраста дерева и количества соседей. *Процедура самоизреживания древостоя* (отмирания деревьев при недостатке ресурсов) основана на идее порога смертности; соответствующие ему значения показателя  $dA$  видоспецифичны и характеризуют отношение годового прироста биомассы  $I_p$  к общей биомассе дерева  $B_T$  на текущий момент. Постулируется, что если в течение  $k$  лет подряд данное отношение ниже  $dA$ , то дерево погибает.

В рассматриваемом компьютерном эксперименте использованы *данные почвенно-климатических условий* подзоны хвойно-широколиственных лесов Республики Марий Эл. Их характеристика приведена в работе (Припутина и др., 2016).

*Лесохозяйственный сценарий* имитировал рост плантаций березы с коротким (30 лет) оборотом рубки, без промежуточных рубок ухода и внесения удобрений. Но в модели учтено фоновое поступление в экосистемы азота атмосферных выпадений  $4.8 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$  (Национальный Атлас, 2007). Начальная высота саженцев березы –  $0.45 \pm 0.15 \text{ м}$ , густота посадок –  $2500 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$ . Рассмотрены два варианта пространственного размещения деревьев на модельной решетке:  $2 \times 2 \text{ м}$  и  $1 \times 4 \text{ м}$ . Величина гибели деревьев от случайных факторов, не учитываемых в модели, принята постоянной (1.3% в год согласно (Liesebach et al., 1999)). Сплошная рубка главного пользования имитировалась после 30 лет роста плантации с изъятием с участка всей стволовой древесины и 50% фитомассы ветвей.

## 2. Обсуждение результатов

На рисунке приведены графики изменения густоты древостоя и динамики биомассы в ходе роста имитируемых посадок березы. Расчеты показывают примерно двукратное сокращение числа деревьев в варианте  $2 \times 2 \text{ м}$  (более 60% по сравнению с 35% в варианте  $1 \times 4 \text{ м}$ ), которое объясняется «гибелью» деревьев на временном отрезке 18-20 лет. Подобное массовое отмирание деревьев в молодых одновозрастных древостоях высокой густоты известно лесоведам и связано с конкуренцией за ресурсы после смыкания древесного полога (Собачкии и др., 2009). Возникает вопрос, почему при одинаковой густоте древостоя в модельных экспериментах эффект самоизреживания наблюдается только в варианте начального пространственного размещения деревьев по схеме  $2 \times 2 \text{ м}$ ?

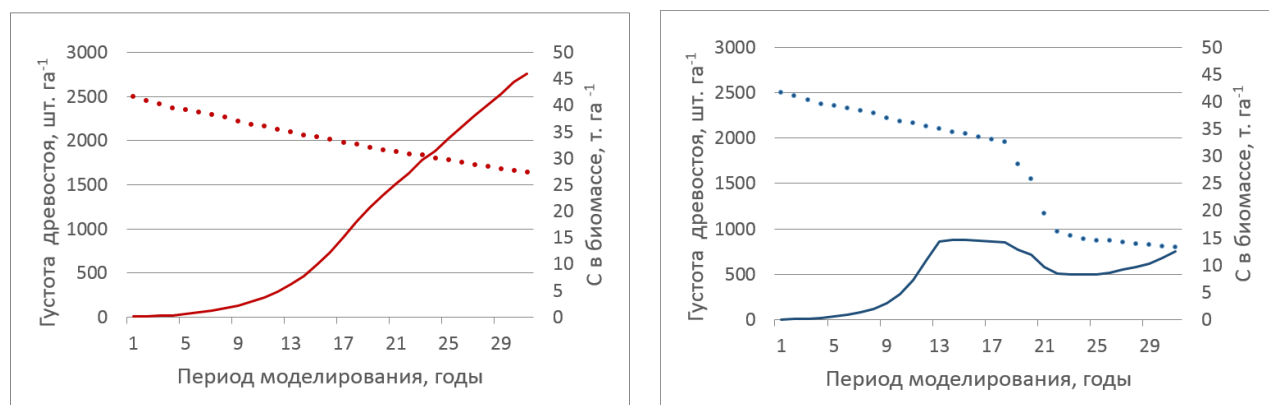


Рисунок – Результаты оценки динамики показателей численности древостоев (пунктиром) и биомассы (сплошные линии) для вариантов пространственного размещения деревьев  $1 \times 4 \text{ м}$  (левый график) и  $2 \times 2 \text{ м}$  (правый график)

Как видно из графиков, кривые динамики биомассы в обоих вариантах пространственного размещения деревьев имеют схожий характер на временном отрезке 1-9 лет. В 9-13 лет показатели биомассы заметно выше в варианте  $2 \times 2 \text{ м}$ , из чего можно сделать вывод, что в варианте посадки  $1 \times 4 \text{ м}$  примерно в 9 лет происходит смыкание полога и/или корневых систем деревьев в рядах, обусловившее некоторую редукцию потенциальных приростов их биомассы за счет конкуренции по сравнению с вариантом посадки  $2 \times 2 \text{ м}$ . Смыкание полога в варианте  $2 \times 2 \text{ м}$ , судя по графику, происходит в возрасте посадки 13-14 лет. Исходя из схемы эксперимента и логики модели, это происходит одновременно в ряду и между рядами, что и определяет более интенсивную редукцию значений годичного прироста биомассы  $I_p$ . С учетом характерных для этого варианта более высоких значений показателя общей биомассы деревьев  $B_T$ , рассчитанное на этом временном интервале отношение  $I_p/B_T$  для многих деревьев становится ниже принятой в модели величины порога смертности ( $I_p/B_T < dA$ ). Как следствие, для варианта  $2 \times 2 \text{ м}$  модель показывает интенсивное самоизреживание древостоя в возрасте посадки 17-18 лет.

Продуктивность реальных древостоев после самоизреживания возрастает относительно быстро. Но в модели, сильно редуцированный годовой прирост определяет низкую фитомассу листвы у деревьев, продолжающих рост. При сохранении прежних коэффициентов аллокации, это ведет к тому, что пониженные показатели массы листьев воспроизводятся довольно длительный отрезок времени, несмотря на достаточные ресурсы ФАР и почвенного питания. Т.е., суммарный прирост биомассы моделируемого древостоя после его интенсивного самоизреживания определяется низкими показателями ежегодной продукции листвы. Напротив, в варианте посадки 1×4 м поэтапное смыкание корневых систем и крон соседних деревьев (первоначально в рядах, затем в междурядьях) смягчает эффекты от конкуренции за ресурсы, способствуя сохранению показателей роста древостоя.

Выявленный эффект сильной зависимости показателей продукционного процесса (приростов биомассы древостоев) от пространственного размещения деревьев в модели EFIMOD-fbr требует уточнения алгоритма и показателей, используемых при описании роста деревьев после снижения конкуренции между ними за ресурсы, что особенно актуально для моделирования динамики древостоев с регулярной пространственной структурой.

*Работа выполнена в рамках исследований по проекту № 17-45-500038 при финансовой поддержке РФФИ и Министерства инвестиций и инноваций Московской области.*

## Литература

- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Моделирование динамики древостоев. Сибирский лесной журнал. 2015. №3. С.7-19. doi: 10.15372/SJF20150302.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С., Припутина И.В., Шанин В.Н., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Воздействие осинового плантация с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент. Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т.10. № 2. С. 398–415. doi: 10.17537/2015.10.398.
- Национальный Атлас России. Т. 2. Природа и экология. М.: ГУГК. 2007.
- Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н. Выбор оптимальных схем посадки лесных культур: компьютерный эксперимент с использованием системы моделей EFIMOD // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т.8. №2. С.333–343.
- Припутина И.В., Фролова Г.Г., Быховец С.С., Шанин В.Н., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Моделирование продуктивности лесных плантаций при разных схемах пространственного размещения деревьев. Математическая биология и биоинформатика. 2016. Т.11. № 2. С. 245–262. doi: 10.17537/2016.11.245.
- Собачкин Д.С., Бенькова В.Е., Собачкин Р.С., Бузыкин А.И. Влияние густоты на таксационные показатели сосновых молодняков естественного и искусственного происхождения. Лесоведение. 2009. №2. С.73–79.
- Шанин В.Н., Быховец С.С., Фролов П.В., Припутина И.В., Фролова Г.Г., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2017612595 EFIMOD-fbr - имитационная модель прогнозирования экологических эффектов лесных плантаций на основе деревьев с заданными характеристиками (биотехнологических форм березы и осины).
- Kolobov A.N., Frisman E.Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // Ecological Complexity. 2016. V.27. P.29–39.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. Ecological Modelling. 2003. V. 70. P. 373–392. doi: 10.1016/S0304-3800(03)00240-0.
- Lieseback M., von Wuechlich G., Muhs H.J. Aspen for short-rotation coppice plantations on agricultural sites in Germany: Effects of spacing and rotation time on growth and biomass production of aspen progenies. Forest Ecology & Management. 1999. V. 121. P. 25–39. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00554-4.

## ПРИЛОЖЕНИЯ НЕЭКСТЕНСИВНОЙ СТАТИСТИЧЕСКОЙ МЕХАНИКИ ТСАЛЛИСА В ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ

Пузаченко Ю.Г.<sup>1</sup>, Кренке А.Н.<sup>2</sup>, Пузаченко М.Ю.<sup>2</sup>, Сандлерский Р.Б.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*  
[jpuzak@gmail.com](mailto:jpuzak@gmail.com)

<sup>2</sup>*Институт географии РАН, Москва, Россия*  
[Krenke-igras@yandex.ru](mailto:Krenke-igras@yandex.ru)

**Аннотация:** Рассматриваются общие теоретические основания неэкстенсивной статистической механики, методы оценки термодинамических переменных для реальных исследуемых эколого-географических систем трактуемых как статистический ансамбль. В докладе рассматриваются результаты их оценок для широкого класса эколого-географических систем. Отмечается, что применяемые методы существенно усиливают понимание процессов самоорганизации.

Термодинамику и статистическую механику можно рассматривать как модель макроскопического поведения сложной системы. Мы представляем объект любой природы как макроскопическую систему, состоящую из множества элементов, которые определяются импульсом и координатами, или массой и скоростью и, соответственно, действием или энергией ( $\epsilon_i$ ). В другой трактовке (Трайбус, 1970) мысленно разбиваем пространство (фазовое пространство), занятое системой, на равные ячейки. В каждой  $i$ -ячейке могут находиться  $n_i$  элементов. Нас интересует, какова вероятность обнаружить в системе элемент с уровнем энергии  $\epsilon_i$  ( $i=1,2,3,\dots,n$ ) или с средним для ячейки  $\langle E_i \rangle$ . Предполагается, что наши элементы находятся в движении и сталкиваются друг с другом перераспределяясь по ячейкам и передают друг другу импульс и энергию. Обратим внимание на то, что это очень общая модель, в рамках которой при некотором воображении интерпретируема система любой природы. Теория термодинамики и статистической механики Гиббса положены В.И.Вернадским в основу модели биосферы и живого вещества (Пузаченко, 2013). В соответствии с общими представлениями, экстенсивные переменные это – общее число элементов  $N$  и масса  $M$ , объем  $V$ , энергия  $U$ , энтропия  $S$ , теплоемкость  $C$ , а интенсивные переменные – это температура  $T$ , давление  $P$  и химический потенциал  $\mu$ . Для разных типов систем их физический смысл может быть несколько отличаться, однако в большинстве случаев удастся найти их удовлетворительную трактовку. Соотношение между энергией и энтропией наиболее удачно определил Тсаллис (Tsallis, 2009) “Энергия имеет дело с возможностями системы; энтропия – с вероятностями этих возможностей” (стр. 15). Еще на заре становления кибернетики фон Фёрстер (1964) сформулировал представления о трех типах макроскопических систем, выделяемых на основе знака производной энтропии во

времени:  $\frac{dS}{dt} = 0$  - механическая система,  $\frac{dS}{dt} > 0$  - термодинамическая,  $\frac{dS}{dt} < 0$  -

самоорганизующаяся. Им была введена мера организации  $R = 1 - \frac{S}{S_{\max}}$ ,  $S_{\max} = \ln(k)$ , где  $k$  –

число состояний (энергетических уровней) системы. В экологии несколько позже Pielou была введена мера выравнивания рангового распределения (evenness)  $E = \frac{S}{S_{\max}}$ . Очевидно,

что оба индекса имеют одну и ту же логическую основу, но смысловое содержание индекса организации существенно богаче. Если предположить, что наша система – самоорганизующаяся, то  $\frac{dR}{dt} = -\frac{S_{\max}(dS/dt) - S(dS_{\max}/dt)}{S_{\max}^2}$  и  $S \frac{dS_{\max}}{dt} > S_{\max} \frac{dS}{dt}$ . Отсюда

следует, что существует два пути самоорганизации: в результате снижения энтропии  $S$  и/или увеличения  $S_{\max}$ , то есть – числа классов. Так как число классов есть функция числа



элементов  $N$  и  $S_{max} = a + b \log_2 N$ , то самоорганизация может наблюдаться при «размножении» системы, при поддержании соответствующего уровня энтропии  $S$ . Теория самоорганизации и диссипативных систем в рамках термодинамики несколько позже была развита Николисом и Пригожиным (Nicolis, Prigogine, 1977). В соответствие с этими представлениями в общем случае устойчивость возникающих структур поддерживается постоянной диссипацией энергии. Ёргенсен и Свирежев (Jorgensen, Svirezhev, 2004) рассмотрели общий подход термодинамики Больцмана-Гиббса к макроскопическому описанию термодинамики биосферы и вслед за Стратоновичем (1985) рассмотрели информацию Кульбака как переменную, отражающую расстояние исследуемой системы от равновесного или стационарного состояния с ее использованием разработали оценку полезной работы (эксергия) в области далекой от равновесия. Несмотря на то, что статистическая механика Больцмана-Гиббса описывает макроскопическую систему с линейными слабыми взаимодействиями элементов, было показано, что пространственно-временная динамика термодинамических переменных биосферы, оцениваемых на основе мультиспектральной дистанционной информации, хорошо отражает теоретические представления о динамике неравновесных термодинамических систем (Puzachenko и др. 2011, 2013, 2016)

Теорию неаддитивной статистической механики можно рассматривать как следующий шаг в построении термодинамической макроскопической модели системы далекой от равновесия (Зарипов, 2002, Tsallis, 2009). Постулируются, что отношения между

элементами описываются как  $\frac{dy}{dx} = y^q$ . Постулируется, что интеграл от этого выражения

соответственно  $y = [1 + (1 - q)x]^{\frac{1}{1-q}} \equiv e_q^x$  и обратное отношение  $y = \frac{x^{1-q} - 1}{1 - q} \equiv \ln_q x$ . Отношения

между элементами в системе Больцмана-Гиббса есть частный случай при  $q=1$ . Наиболее полной формой рангового распределения для наиболее общей формы действия на микроскопическом уровне будет (Tsallis, 2009), для которого распределения Гиббса есть частный случай при  $q=1$  :

$$p_i = \frac{[1 - (1 - q)\beta_q(\varepsilon_i - E_q)]^{\frac{1}{1-q}}}{Z_q}, \quad E_q = \frac{\sum_{i=1}^n \varepsilon_i p_i^q}{\sum_{i=1}^n p_i^q} \text{ средняя, температура распределения Гиббса}$$

$\beta = \beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q$ , статистическая сумма  $Z_q = \sum_{i=1}^n e_q^{-\beta_q(\varepsilon_i - E_q)}$ . Соответственно,  $q$ -энтропия системы

есть  $S_q = \frac{1 - \sum_{i=1}^n p_i^q}{q-1}$  и  $S_q^{\max} = \ln_q n$ , - максимум энтропии при  $p_i = \frac{1}{n}$ . При  $q=1$   $q$ -энтропия

тождественна энтропии Гиббса. При  $q>1$  системе реализуются внутренние корреляции и чем больше  $q$ , тем больше их вклад в организацию системы. Соответственно, при прочих равных условиях, чем больше  $q$ , тем меньше  $q$ -энтропия. Совместная энтропия объединения двух независимых неэкстенсивных систем будет  $S_q(A, B) = S_q(A) + S_q(B) - (1 - q)S_q(A)S_q(B)$ . Если  $q=1$  то система соответствует известному утверждению BGS модели, что совместная энтропия двух независимых систем равна сумме их энтропий. В модели Тсаллиса энтропии независимых систем неаддитивны. Если  $q>1$  систему называют субаддитивной, а  $q<1$  супераддитивной. Для неэкстенсивной энтропии информация Кульбака, оценивающая «расстояние» между двумя системами, есть

$$I_q(A/B) = \sum_{i=1}^k p_i \frac{[p_i/p_g]^{q-1} - 1}{q-1} \quad \text{при } q=1, \text{ тождественно информации в термостатике ВГ.}$$

Информация в системе Тсаллиса, так же как и энтропия неаддитивны, но общая схема взаимодействия систем остается той же.

Как и в случае модели Больцмана Гиббса имеем следующее соотношение основных

термодинамических переменных  $F_q = U_q - TS_q = -\frac{1}{\beta} \ln_q Z_q = -T \frac{\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q}{1-q}$ . Для неэкстенсивной

(неаддитивной) энтропии Тсаллиса сохраняется второе начало термодинамики, приращение

$$q \frac{dS_q}{dt} \geq 0 \text{ и ноль достигается в условиях равновесия при максимуме энтропии и минимуме}$$

информации Кульбака. Чем больше  $I_q$ , тем дальше система от равновесия и больше свободная энергия (эксергия). С другой стороны эксергия оценивается по справочному равновесному состоянию системы (Jorgensen, Svirezhev, 2004). Соответственно

$$Ex_q = RT(AI_q + A \frac{(A/A_0)^{q-1} - 1}{q-1} - (A - A_0)), \text{ где } R - \text{газовая постоянная, } T - \text{температура среды,}$$

$A$ - масса вещества в системе,  $A_0$ - масса вещества в равновесной системе.

Для неэкстенсивной системы величина  $q$ -индекса зависит от оцениваемых свойств динамики и фазового пространства системы. Для динамических систем оценивается  $q$  – триплет отражающих три свойства системы. Индекс  $q_{\text{stat}}$  оценивается на основе равновесной модели рангового распределения с использованием методов нелинейного оценивания. Метод его расчета для экологических систем подробно описан ранее (Пузаченко, 2016). Этот индекс является параметром области притяжения системы. Индекс  $q_{\text{sen}}$  отражает чувствительность системы к начальным условиям и производство энтропии и определяется по мультифрактальному спектру. Релаксационный индекс  $q_{\text{rel}}$  оценивается на основе автокорреляции и характеризует процессы диффузии. Для экологических и географических систем целесообразно оценивать  $q$ -индекс организации ( $q_{\text{org}}$ ). При его вычислении мы допускаем, что оцениваемая система в данный момент времени находится на максимальном возможном для нее уровне организации. Мендес с соавторами (Mendes и др., 2008) показали, что значения индекса выравненности (Evenness indices) есть вогнутая функция от значения  $q$  с одним минимумом. Соответственно значение организации Фёрстера будет выпуклой функцией от индекса  $q$ . Простая программа рассчитывает значения организации для ряда  $q$  от нуля до  $q \gg 1$ . В качестве индекса  $q_{\text{org}}$  принимается значения индекса, для которого  $R_q = \max$ . Полученное значение индекса используется для расчета термодинамических переменных.

Первый, относительно небольшой, метод оценки термодинамических переменных в рамках неэкстенсивной статистической механики для экологических и географических систем в том числе с использованием мультиспектральной дистанционной информации показал, что изменения  $q$ -индексов в пространстве и времени хорошо соответствуют априорным представления об их положении на шкале ожидаемого уровня самоорганизации, а значения термодинамических переменных позволяют оценить положение неравновесных реальных систем относительно идеальной линейной модели Больцмана-Гиббса. В докладе приводятся примеры использования рассмотренного подхода при исследовании сложных эколого-географических систем.

*Работа выполнена при поддержке гранта РГО-РФФИ 17-05-41069.*

## Литература

Зарипов Р.Г. Самоорганизация и необратимость в неэкстенсивных системах. // Казань: Изд-во «Фэн», 2002., 251

- Фёрстер Г. О самоорганизующихся системах и их окружении // В сб. Самоорганизующиеся системы. Изд. Мир, М. 1964 стр. 113-140.
- Пузаченко Ю.Г. Термодинамическая основа учения о биосфере-ноосфере В.И.Вернадского (к 150-летию академика В.И. Вернадского) // Изв. РАН, Сер. Географическая, 2013, № 4, с. 5-19
- Пузаченко Ю.Г. Ранговые распределения в экологии и неэстенсионная статистическая механика. // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, М. 2006. Т.54, стр. 42-71,
- Стратонович Р. Л., Нелинейная неравновесная термодинамика, М.: Наука, 1985, 478 с.
- Nicolis G. and I.Prigogine, Self-organization in Non-equilibrium Systems, // John Wiley, New York, 1977, 512 pp
- Трайбус М. Термостатика и термодинамика. // М.:Энергия, 1970. 504 с.
- Mendes Renio S., Luiz R. Evangelista, Sidinei M. Thomaz, Angelo A. Agostinho and Luiz C. Gomes. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. // *Ecography*, 2008 31: 450\_456.
- Jorgensen S.E., Svirezhev Y.M. Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems // 2004. Elsevier, Oxford.
- Puzachenko Y.G., Sandlerky R.B., Svirejeva-Hopkins A. Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing // *Ecological Modelling*. 2011. Volume 222(16), pp. 2913-2923,
- Puzachenko Y.G, Sandlerky R.B. and Sankovski A.G. Methods of Evaluating Thermodynamic Properties of Landscape Cover Using Multispectral Reflected Radiation Measurements by the Landsat Satellite // *Entropy* 2013, 15(9) , 3970-3982,
- Puzachenko, Y.G.;Sandlerky, R.B.;Sankovski, A.G.; Analysis of spatial and temporal organization of biosphere using solar reflectance data from MODIS satellite // *Ecological Modelling*. 2016, 341: 27-36.
- Tsallis C., Introduction to Nonextensive Statistical Mechanics // Springer Science+Business Media, LLC 2009 p.382.
- Tsallis C. Introduction to Nonextensive Statistical Mechanics // Springer Science+Business Media, LLC. 2009., DOI 10.1007/978-0-387-85359-8 3. 382 p.

## МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРОЙ

Ревуцкая О.Л.<sup>1</sup>, Кулаков М.П.<sup>1</sup>, Неверова Г.П.<sup>1</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия  
[oksana-rev@mail.ru](mailto:oksana-rev@mail.ru); [k\\_matvey@mail.ru](mailto:k_matvey@mail.ru); [galina.nev@gmail.com](mailto:galina.nev@gmail.com)

<sup>2</sup>Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия  
[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** исследуется динамика численности лимитированной популяции с возрастной и половой структурами. Подробно изучены механизмы потери устойчивости в рассматриваемой модели. Показано, что в параметрическом пространстве возникают области мультистабильности. В результате даже небольшая вариация текущей численности, изменяющая соотношение полов, может привести к кардинальной смене наблюдаемого динамического режима.

### 1. Описание модели

В данном сообщении приводятся результаты, полученные в ходе развития предложенной ранее модели динамики численности популяции с возрастной и половой структурой (Фрисман и др., 2010):

$$\begin{cases} P_{n+1} = a \cdot c(F_n, M_n) \\ F_{n+1} = \delta w_1 P_n + s F_n \\ M_{n+1} = (1 - \delta) w_2 P_n + v M_n \end{cases} \quad (1)$$

где  $n$  – номер сезона размножения;  $P$  – численность особей в младшем возрастном классе;  $F, M$  – численности половозрелых самок и самцов;  $a$  – коэффициент рождаемости;  $c(F, M)$  – функция образования пар;  $\delta$  – доля самок среди новорожденных;  $w_1$  и  $w_2$  – выживаемости неполовозрелых, а  $s$  и  $v$  – выживаемости половозрелых самок и самцов, соответственно.

Предполагается, что число образованных пар  $c$  зависит от соотношения численностей самок и самцов в популяции. Кроме того, учитывается, что самки способны давать потомство лишь однажды за сезон размножения. Тогда функция образования пар может быть записана в виде:  $c(F_n, M_n) = \min(F_n, 2F_n M_n / (F_n / h + M_n))$ , где  $h$  характеризует тип брачных отношений в популяции и соответствует среднему размеру гарема. Условие переключения соответствует балансу полов и имеет вид:  $F = hM$ .

Полагаем, что выживаемости неполовозрелых самок и самцов не различаются и являются популяционными параметрами, наиболее чувствительными к плотности населения, – они линейно убывают с ростом численностей младшего и старшего возрастных классов, причем влияние половозрелых самок и самцов полагается одинаковым:  $w_1 = w_2 = 1 - \alpha P - \beta(F + M)$ , где  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, описывающие интенсивность внутривидовой конкуренции. В случае отрицательных значений функция выживаемости молодежи обнуляется.

Учитывая предложенные функции образования пар и выживаемости молодежи и переходя к новым безразмерным переменным  $p = \alpha P$ ,  $f = \alpha F$ ,  $m = \alpha M$  – относительным численностям, – модель (1) можно записать в виде:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n)) p_n + s f_n \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n)) p_n + v m_n \end{cases}, \quad (2)$$

где  $\rho = \beta/\alpha$ .

## 2. Результаты исследования модели

Проведено исследование структуры популяции в равновесном состоянии. Показано, что потеря устойчивости равновесия может происходить по двум сценариям: Неймарка–Сакера (динамика численности возрастных классов переходит в квазипериодический режим) и Фейгенбаума (в системе возникают устойчивые колебания численности, сопровождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода). Подробно исследованы сложные сценарии переходов между различными режимами динамики численности популяции, которые обусловлены не только изменениями популяционных параметров, определяющих интенсивность воспроизводства, выживаемости и саморегуляции, но и особенностями процесса образования брачных пар.

Исследуемая модель (2) демонстрирует весьма сложное динамическое поведение в зависимости от начальных значений численности и способа образования пар (рисунок 1). Например, в области переключения, где динамика численности формируется путем чередования значений функций образования пар, возможно сосуществование четырех динамических режимов: неподвижной точки (число образованных пар соответствует числу самок), 3-, 6- и 12-циклов (количество пар меняется).

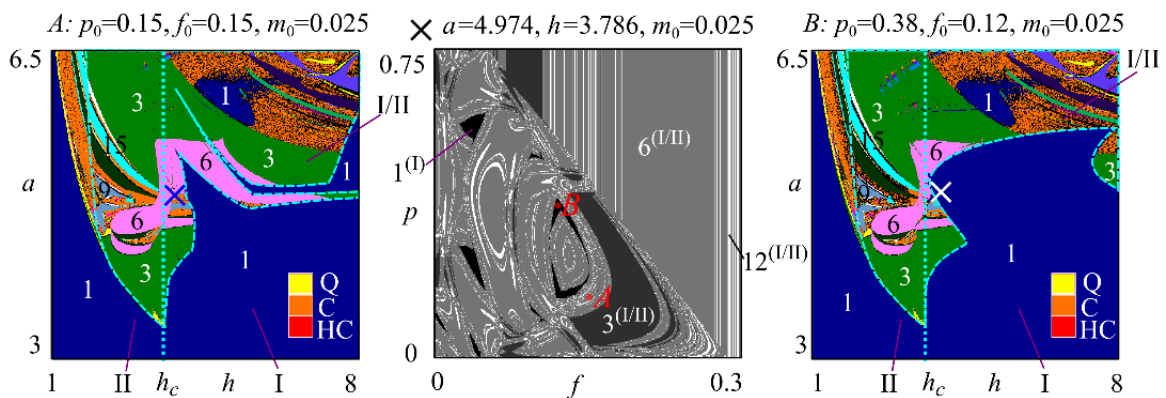


Рисунок 1 – Карты динамических режимов модели (2) при  $\delta = 0.5$ ,  $s = 0.75$ ,  $v = 0.1$ ,  $\rho = 3.2$  и бассейны притяжения. Бассейны притяжения построены при параметрах  $h$  и  $a$ , значения которых обозначены крестиками на картах динамических режимов. В области I количество новорожденных определяется числом половозрелых самок, II – средним гармоническим числом самок и самцов, I/II – их чередованием.

Таким образом, обнаружено, что в параметрическом пространстве модели возникают области мультистабильности, в которых вариация начального условия может привести к реализации того или иного динамического режима. При этом сосуществующие режимы возникают не только в результате бифуркаций, характерных для нелинейных динамических систем, но и в результате переключения функции образования пар. Следовательно, даже небольшая вариация текущей численности, изменяющая соотношение полов, усложняет поведение популяции и может привести к кардинальной смене наблюдаемого динамического режима (Ревуцкая и др., 2017).

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-31-00218 мол\_а), а также комплексной программы фундаментальных исследований "Дальний Восток".*

## Литература

- Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Моделирование динамики лимитированной популяции с возрастной и половой структурой // Математическое моделирование. 2010. Т. 22. № 11. С. 65–78.  
 Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние соотношения полов на динамику численности двухвозрастной популяции // Математическая биология и биоинформатика. 2017. Т. 12. № 2. С. 237–255. doi: 10.17537/2017.12.237.

## ОПТИМАЛЬНЫЙ ПРОМЫСЕЛ И УСТОЙЧИВОСТЬ СТРУКТУРИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я.

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[oksana-rev@mail.ru](mailto:oksana-rev@mail.ru), [frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** Показано, что равновесный промысел из двухвозрастной популяции с постоянной «оптимальной» - обеспечивающей максимум равновесного урожая - долей изъятия может приводить к колебаниям численности. Стабилизация динамики системы происходит при стратегии промысла, основанной в регулярном изъятии излишка численности над значением, обеспечивающим максимальный прирост популяции.

### 1. Введение

Одним из важных вопросов при исследовании динамики численности популяции является проблема стабилизации численности при промысловом изъятии. Хорошо известно, что ведение промысла с оптимальной долей изъятия, обеспечивающей максимум равновесного урожая в однородной популяции (т.е. без учета возрастной структуры), снимает популяционные колебания и приводит к стабилизации ее численности (Фрисман и др., 2003). В связи с этим, весьма актуально определить, может ли промысел с постоянной оптимальной долей изъятия стабилизировать динамику численности лимитированной популяции с возрастной структурой.

### 2. Промысловое воздействие на структурированную популяцию

Рассмотрим популяцию, динамика численности которой может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Пусть в результате промысла из каждой возрастной группы после периода размножения изымается некоторая постоянная доля особей. Динамика численности такой популяции может быть описана при помощи следующих уравнений

$$\begin{cases} X_{n+1} = (aY_n)(1 - u_1) \\ Y_{n+1} = (1 - \alpha X_n - \beta Y_n)X_n + vY_n(1 - u_2) \end{cases} \quad (1)$$

где  $n$  – номер сезона размножения,  $X$  – численность младшего возрастного класса,  $Y$  – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции,  $a$  ( $a > 0$ ) – репродуктивный потенциал популяции,  $v$  ( $0 < v \leq 1$ ) – коэффициент выживаемости взрослых особей,  $\alpha$  ( $\alpha \geq 0$ ) и  $\beta$  ( $\beta \geq 0$ ) – коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей, соответственно,  $u_1$  ( $0 \leq u_1 \leq 1$ ) и  $u_2$  ( $0 \leq u_2 \leq 1$ ) – доли изъятия молодежи и взрослых особей, соответственно. В случае отрицательных значений функция выживаемости молодежи (т.е.  $s = 1 - \alpha X - \beta Y$ ) обнуляется. Исследование системы (1) упрощается, если ввести новый параметр  $\rho = \beta/\alpha$ .

Задача оптимизации заключается в определении оптимальных долей изъятия и равновесных численностей, обеспечивающих такой равновесный промысел, который с учетом цен дает максимальный доход от его реализации. Показано, что любая стратегия промысла, при которой одновременно изымаются особи из двух возрастных классов, не может быть оптимальной. Оптимальным является изъятие фиксированной доли от численности особей только одной из возрастных групп. Аналогичные результаты были также получены в работе (Жданова, Фрисман, 2014).

В результате исследования устойчивости равновесного состояния популяции (в нашем случае, нетривиального стационарного решения системы (1)), существующего при оптимальном промысле одного из возрастного класса, оказалось, что динамика эксплуатируемой системы усложняется, если принимать в рассмотрение тот факт, что особи

разного возраста с различной степенью интенсивности оказывают влияние на процессы выживаемости молоди. Продемонстрировано, что равновесный промысел из двухвозрастной популяции с постоянной оптимальной долей изъятия возможен в ограниченной области параметрического пространства (рисунок 1, а, б).

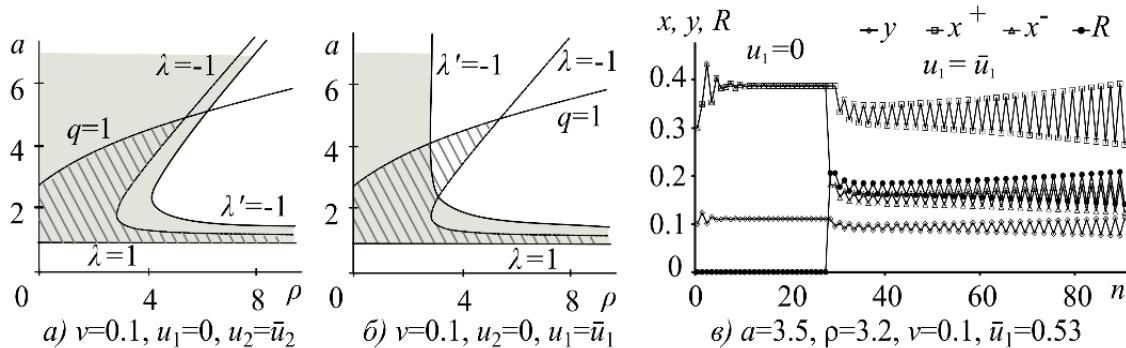


Рисунок 1 – а, б) Области устойчивости равновесных решений эксплуатируемой (выделена заливкой) и свободной от промысла (выделена штриховкой) систем.  $\bar{u}_1$  и  $\bar{u}_2$  – оптимальные доли изъятия молоди и взрослых, соответственно. в) Изменение численностей ( $y$  – численность взрослых,  $x^+$  и  $x^-$  – численности молоди до и после промысла, соответственно), и объемов промысла ( $R$  – число изъятых особей) при изъятии молоди.

В случае потери устойчивости равновесного решения эксплуатируемой популяционной системы сохранение используемой стратегии приводит к колебаниям численности. При этом промысловое воздействие на старший возрастной класс приводит к периодической динамике лишь в той области значений параметров, где подобная динамика наблюдается и для неэксплуатируемой популяции (рисунок 1, а). Вместе с тем, изъятие молоди может изменить тип динамического поведения, характерного для свободной популяции, и даже вызывать регулярные колебания численности при значениях параметров, обеспечивающих устойчивое равновесие в отсутствие промысла (рисунок 1, б, в). Заметим, что интервал значений параметра  $\rho$ , при котором введение промысла с оптимальной долей изъятия молоди стабилизирует численность популяции, вне зависимости от характера динамики неэксплуатируемой популяции, существенно меньше, чем в случае оптимального изъятия из старшего возрастного класса.

Таким образом, оптимальный промысел из двухвозрастной популяции, основанный на стратегии постоянной оптимальной доли изъятия, возможен в ограниченной области параметрического пространства, где стационарные решения модели устойчивы. В случае потери устойчивости равновесной численности эксплуатируемой популяции эта стратегия приводит к колебаниям численности и перестает быть как равновесной, так и оптимальной. Стабилизация динамики системы происходит при стратегии промысла, основанной в регулярном изъятии излишка численности над значением, соответствующего величине максимального воспроизводства популяции.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекта 15-29-02658 офу\_м), а также комплексной программы фундаментальных исследований "Дальний Восток".*

## Литература

- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Сычева Э.В. Динамическая неустойчивость в математических моделях динамики численности промысловых видов рыб. Препринт. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2003. 54 с.  
 Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. 2014. №2(40). С. 12-21.

## **ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА РАСЧЕТА ЛОКАЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НОРМ ДЛЯ ОЦЕНКИ И НОРМИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ**

Рисник Д.В., Фурсова П.В.

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия*  
[biant3@mail.ru](mailto:biant3@mail.ru)

**Аннотация:** Метод расчета локальных экологических норм апробирован на данных по состоянию фитопланктонных сообществ Рыбинского водохранилища и состоянию микробиоты почв провинции Павия (Италия). Проведенный анализ позволил выявить факторы, оказывающие негативное действие на состояние экосистем, найти границы областей норм и упорядочить факторы по степени их вклада в неблагополучие.

### **1. Проблемы анализа натуральных экологических данных**

В контролируемых условиях лабораторных экспериментов «хорошо организованные» зависимости между биологическими и физико-химическими характеристиками функциональны, т.е. могут быть описаны однозначными функциями, для которых каждому значению физико-химического аргумента соответствует единственное значение функции – биологической характеристики. В природных экосистемах на биоту одновременно действует множество изменчивых факторов среды (среди которых только часть представлена в программах натуральных наблюдений). Биологические характеристики становятся функциями многих физико-химических переменных. Зависимость биологической характеристики от фактора становится нефункциональной, т.е. неоднозначной («плохо организованной», «размытой»).

Совместный анализ биологических и физико-химических данных об экосистемах оказывается необходимым для решения как фундаментальных задач экологии (например, для выяснения наличия и силы влияния среды на биоту), так и прикладных задач (например, в вопросах нормирования, т.е. установления границ между экологически допустимыми и недопустимыми значениями факторов среды). Необходимость анализа натуральных, а не лабораторных данных вскрывает проблему отсутствия для биоиндикаторов представлений об экологической норме. Принятые подходы или недостаточно объективны, или экологически неэффективны, или методологически необоснованны. Экологическая неэффективность существующих подходов требует поиска новых методов, способных строго отыскивать экологически обоснованные границы нормы для характеристик экосистем.

### **2. Материалы**

Материалом для анализа послужили данные: по количественному видовому составу фитопланктона Рыбинского водохранилища, содержанию пигментов в пробах, показателям быстрой флуоресценции фитопланктона, а также физико-химическим характеристикам воды. Материалы были получены в 2010-2011 гг. совместно с исследователями ФГБУН Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН [Бикбулатов и др., 2014]. Другим материалом, используемым в работе, были данные по микробиологическому состоянию и содержанию тяжелых металлов (ТМ) в почвах, полученные итальянскими учеными в 2004-2005 гг. при оценке экологического состояния почв в итальянской провинции Павия.

### **3. Метод расчета локальных экологических норм (метод ЛЭН)**

В работе использован метод локальных экологических норм (метод ЛЭН) [Левич и др., 2013; Рисник и др., 2016], который позволяет: выявлять существенные для экологического неблагополучия факторы среды; ранжировать их по вкладу в частоту случаев неблагополучия; рассчитать величины границ нормы индикаторов (ГНИ, разделяющие



классы качества среды по уровню благополучия значений индикационных показателей) и границ нормы факторов (ГНФ, разделяющие классы качества среды по степени допустимости значений факторов); оценивать достаточность программ наблюдения за потенциально опасными факторами среды; сопоставлять индикационный потенциал различных биологических характеристик.

Метод ЛЭН основан на компьютерном анализе взаимного распределения биологических и физико-химических характеристик, а именно на поиске таких ГНФ и ГНИ, при которых благополучные значения индикатора соответствуют допустимым значениям фактора, а недопустимые значения фактора – неблагоприятным значениям индикатора.

Помимо установления границ нормы метод ЛЭН позволяет определить частоту сопряженности неблагоприятных наблюдений индикатора с негативными значениями фактора (критерий полноты) и достаточность программы наблюдений для описания причин неблагополучия исследуемых индикаторов.

#### 4. Результаты и обсуждение

В работе апробирован метод локальных экологических норм, позволяющий устанавливать количественные границы классов качества для индикаторов и факторов по "размытым" экологическим данным. Найденные связи "индикатор-фактор" свидетельствуют о широком спектре факторов, действующих на показатели флуоресценции фитопланктона. В целом наибольшее влияние на неблагополучие экосистемы Рыбинского водохранилища оказывали такие факторы, как температура воды, содержание кальция, магния и нитрат-ионов. Причины неблагополучия в состоянии экосистемы Рыбинского водохранилища наиболее полно отражают содержание хлорофилла "а" и максимальный уровень флуоресценции фитопланктона. Были найдены как верхние, так и нижние границы нормы факторов.

Для индикаторов микробиологического состояния почв также были определены существенные факторы. По содержанию ТМ были установлены нижние границы нормы (т.е. негативное действие на микробиоту оказывала скорее нехватка ТМ, чем их избыток). Такая ситуация может быть обусловлена как тем, что ТМ в данном случае выступали в роли микроэлементов, так и тем, что в качестве удобрения в провинции Павия практикуют применение осадков сточных вод (ОСВ). Т.е. внесение осадков повышало содержание доступных органических веществ, благоприятно повлиявших на микробиоту, и пропорционально повышало содержание тяжелых металлов, что могло привести к ситуации когда более высоким концентрациям ТМ соответствуют более благополучные условия среды. Установленные границы нормы не противоречили российским и итальянским нормативам, т.е. метод ЛЭН позволил дополнить нормативы нижней границей зоны толерантности. Использование метода ЛЭН помогает преодолевать некоторые недостатки концепции ПДК и традиционных методов статистического анализа.

*Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проекты № 16-04-01024, 15-04-02601).*

#### Литература

- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Бобырев П.А. и др. 2014. Данные совместных измерений биологических и физико-химических характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища. Часть 2 Борок-Москва: МАКС-Пресс: 85 с.
- Левич А.П., Булгаков Н.Г., Рисник Д.В. и др. Поиск связей между биологическими и физико-химическими характеристиками экосистемы Рыбинского водохранилища. Часть 3. Расчет границ классов качества вод // Компьютерные исследования и моделирование, 2013. Т. 5. № 3. С. 451–471.
- Рисник Д.В., Левич А.П., Фурсова П.В., Гончаров И.А. Алгоритм метода по расчету границ качественных классов для количественных характеристик систем и по установлению взаимосвязей между

характеристиками. Часть 1. Расчеты для двух качественных классов // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8, № 1. С. 19–36.

## ОРДИНАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЗАРАСТАНИЯ СЕЛЬХОЗУГОДИЙ

Романов М.С.<sup>1</sup>, Архипов В.Ю.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>*Институт математических проблем биологии РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*  
[romanov.eagle@gmail.com](mailto:romanov.eagle@gmail.com)

<sup>2</sup>*Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино, Россия*

<sup>3</sup>*Государственный природный заповедник «Рдейский», Холм, Новгородская обл., Россия*  
[arkhivov@gmail.com](mailto:arkhivov@gmail.com)

**Аннотация:** Ординация населения птиц в биотопах, находящихся на разных стадиях зарастания залежей лесом, выявила наличие двух осей вариации, первая из которых связана с типом биотопа, а также с возрастом, высотой и сомкнутостью древостоя. При этом биотопы расположились в ординационном пространстве в порядке, соответствующем последовательности зарастания (возрасту древесного яруса). Вторая ось практически не зависит от биотопа и возраста древостоя, но связана с его пространственными характеристиками (высотой и сомкнутостью).

### 1. Введение

Целью исследования было выявление общих закономерностей в биотопическом распределении населения птиц в местообитаниях, представляющих собой различные варианты зарастания бывших сельскохозяйственных угодий (залежей), с помощью ординационного анализа.

### 2. Методы и материалы

Полевые данные были собраны с 30 апреля по 3 июля 2016 г. в окрестностях г. Пущино и д. Семеновское и в окрестностях д. Каргашино (Серпуховский р-н Московской области). В районе исследований мы выделили 6 биотопов, различающихся наличием и характером древесной растительности: 1) окашиваемое поле (*Field*), 2) залежь с одиночными деревьями и небольшими куртинами деревьев и кустарников (*Open*), 3) мозаичное сообщество, представляющее собой куртины древесной растительности, чередующиеся с полянами, прогалинами и внутренними опушками (*Sparse*), 4) молодой полностью сомкнувшийся лес (*Dense*), 5) массивы средневозрастного и стровозрастного смешанного леса (*Forest*), 6) участки древесно-кустарниковой растительности, примыкающие к руслу ручья (*Creek*). При этом степень сомкнутости и пространственная структура биотопов 2, 3 и 4 определяется в основном пирогенным фактором, т. е. частотой и пространственным распределением палов.

Для учета населения птиц использовали упрощенный метод маршрутного учета птиц на линейных трансектах с пересчетом данных на площадь. Учетные маршруты были поделены на 20 отрезков, различающихся по биотопической принадлежности и количественным характеристикам (высоте, сомкнутости и возрасту древостоя). Маршруты были пройдены учетами с 5-кратной повторностью, так что для каждого из отрезков получены 5 единичных учетов (фрагментов), представляющих собой данные о плотности различных видов птиц в определенный день, что дало в сумме 100 фрагментов. Биотопическую приуроченность видов и отношение их к факторам среды (параметрам древостоя) анализировали с помощью ординационного анализа учетных фрагментов. Ординацию выполнили методом неметрического шкалирования в среде R (R Core Team, 2016) с помощью пакета *vegan* (Oksanen *et al.*, 2016).

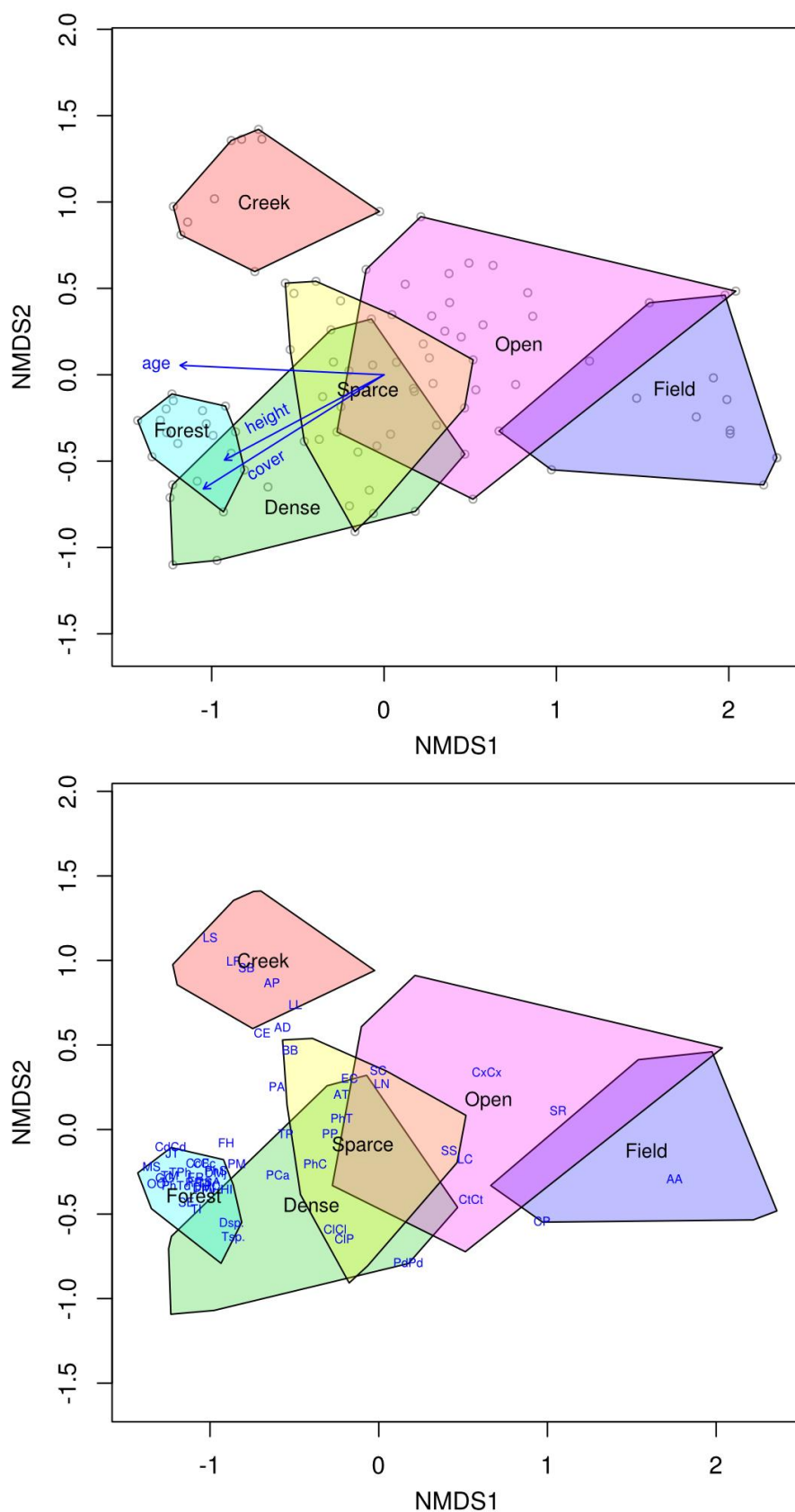


Рисунок 1 – Результаты неметрического шкалирования учетов орнитофауны. Вверху — единичные учеты (серые кружки), внизу — виды птиц (буквенные сокращения). Биотопы обозначены цветными полигонами. Вектора показывают направление и силу линейной корреляции единичных учетов с характеристиками древостоя: age — возраст, height — высота, cover — сомкнутость.

### 3. Результаты

Всего учтено 1806 особей, принадлежащих к 57 видам птиц. Ординация населения птиц выявила наличие двух основных осей вариации, связанных как с качественными переменными (биотопы), так и с количественными (высота, сомкнутость и возраст древостоя). При этом биотопы расположились вдоль градиента открытости-закрытости биотопов, на одном конце которого находится окашиваемое поле, полностью лишенное древесной растительности, а на другой — средне/старовозрастное лесное сообщество. Между ними находятся различные варианты зарастающих залежей — открытые, разреженные и сомкнутые. Особняком стоит приручьевой биотоп, орнитофауна которого отличается от всех остальных биотопов (рис. 1). Помимо типов биотопов, первая ось сильно скоррелирована со всеми тремя количественными переменными: сильнее всего с возрастом древостоя (коэффициент корреляции  $r = -0.99$ ), но также с высотой ( $r = -0.87$ ) и сомкнутостью древостоя ( $r = -0.84$ ). Вторая ось практически не скоррелирована с возрастом древостоя, но при этом имеется корреляция средней силы с пространственными характеристиками древостоя — сомкнутостью ( $r = -0.54$ ) и высотой ( $r = -0.48$ ).

Таким образом, исследованные биотопы расположились в ординационном пространстве в порядке, соответствующем последовательности зарастания. Однако при этом примерно одновозрастные сомкнутые и разреженные местообитания разделились, тяготея к лесу и полю соответственно. Это означает, что в одновозрастных (по времени зарастания) биотопах население птиц определяется пространственной структурой местообитания, то есть оно связано с демулационной сукцессией лесных биоценозов не только через возраст древостоя, но и опосредованно, через открытость-сомкнутость биотопа.

*Работа выполнена в рамках исследований по проектам 17-44-500297 и 14-44-03666 при финансовой поддержке РФФИ и Министерства инвестиций и инноваций Московской области.*

### Литература

- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H., Szoecs E., Wagner Y. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5. 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016. URL: <http://www.R-project.org>.

## **ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ РЕГУЛИРУЮЩЕГО СЕРВИСА ГОРОДСКИХ ПОЧВ В РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЗОНАХ Г. МОСКВЫ**

Ромзайкина О. Н.

*Департамент ландшафтного проектирования и устойчивых экосистем Российского  
университета дружбы народов, Москва, Россия*  
[olrom92@mail.ru](mailto:olrom92@mail.ru)

**Аннотация:** Исследование сфокусировано на оценке эффективности регулирующего сервиса городских почв города Москвы на нескольких глубинах. В отобранных образцах были определены рНКС1 и концентрация тяжелых металлов. На основе полученных значений были смоделированы картосхемы суммарного показателя загрязнения (Zс) и регулирующего сервиса, а также оценена его эффективность по отношению к близости транспортных магистралей.

### **1. Введение**

Ключевые компоненты, свойства и функции городских экосистем значительно отличаются от характеристик природных экосистем. Тем не менее, одним из ключевых компонентов урбанизированной среды остается почва. Городские почвы выполняют важные экологические функции (очистка воздуха и поверхностных вод, нейтрализация вредных веществ и сохранение зеленых насаждений) и обеспечивают экосистемные сервисы окружающей среды. Одним из ключевых регулирующих сервисов городских почв является – поглощение и нейтрализация загрязняющих веществ, к которым относятся тяжёлые металлы, нефтепродукты и ароматические соединения. В условиях города такие вещества могут иметь различные пути попадания в почву: промышленность, транспорт и бытовые отходы.

Дискретность и разнообразие функциональных зон в городе обуславливают высокое пространственное разнообразие городских почв, их функций и сервисов, а высокий процент запечатанности таких территорий и повышенная транспортная нагрузка вносит дополнительные сложности в оценку эффективности сервисов и функций.

### **2. Объекты и методы**

В ходе исследования были проанализированы результаты отбора городских почв на территории города Москвы в различных функциональных зонах, включающих рекреационные, селитебные и строительные объекты. Отбор образцов проходил в 2015-2016 годах на глубину 0,0-0,2м; 0,2-1,0м и 1,0-2,0м. В отобранных образцах были определены химические свойства почв (рНКС1 по методу ЦИНАО, массовая доля тяжелых металлов (Ni, Cu, Zn, Pb, Cd, As, Cr, Mn, Co) методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектроскопии и общей ртути на анализаторе ртути РА-915+ с приставкой РП-91С) и гранулометрический состав. Результаты лабораторных исследований были обработаны с использованием ГИС-ПО QGIS 2.14 методом обратных взвешенных расстояний для составления карт загрязнения почв тяжелыми металлами. Для анализа воздействия транспортной нагрузки и запечатанности на эффективность сервиса были посчитаны закрытые пространства и буферные зоны влияния транспортной сети города на основе открытых векторных данных с помощью методов геостатистики ГИС-ПО QGIS 2.14.

### **3. Результаты и обсуждения**

Сравнительный анализ содержания загрязнителей в верхнем горизонте почв был проведен в различных функциональных зонах после составления единой базы. Превышение ОДК рассчитывалось исходя из гранулометрического состава и кислотности почв. Для исследуемых объектов отмечено преобладание нейтральной и слабощелочной среды, кислая среда отмечена для лесопарковых зон. Выявлено общее облегчение гранулометрического

состава вниз по профилю. Более тяжелый гранулометрический состав отмечен в рекреационных зонах (табл. 1).

Таблица 1 – Гранулометрический состав и кислотность в верхнем горизонте

Функциональная зона	Газон	Парк	Лесопарк	Селитебная зона	Строительные объекты
Кислотность	6.72	6.97	4.30	7.11	7.53
Гранулометрический состав	супесь	суглинок	суглинок	супесь	супесь

В ходе анализа было отмечено, что в почвах газонов концентрация всех загрязнителей выше ОДК для супесчаных почв. А наибольшие превышения ОДК отмечены для территорий строительных объектов. Например, превышение содержания цинка и свинца достигает 5 раз, а превышение меди и мышьяка – двух раз. На территории лесопарков превышение ОДК выявлено только для мышьяка для территорий с кислотностью меньше 5.5.

Оценка экосистемных сервисов для городских почв была проведена умножением растров и гармонизацией шкалы суммарного показателя загрязнения ( $Z_c$ ), кислотности и гранулометрического состава, поскольку эти свойства непосредственно влияют на накопление тяжелых металлов и их высвобождение (рис. 1).

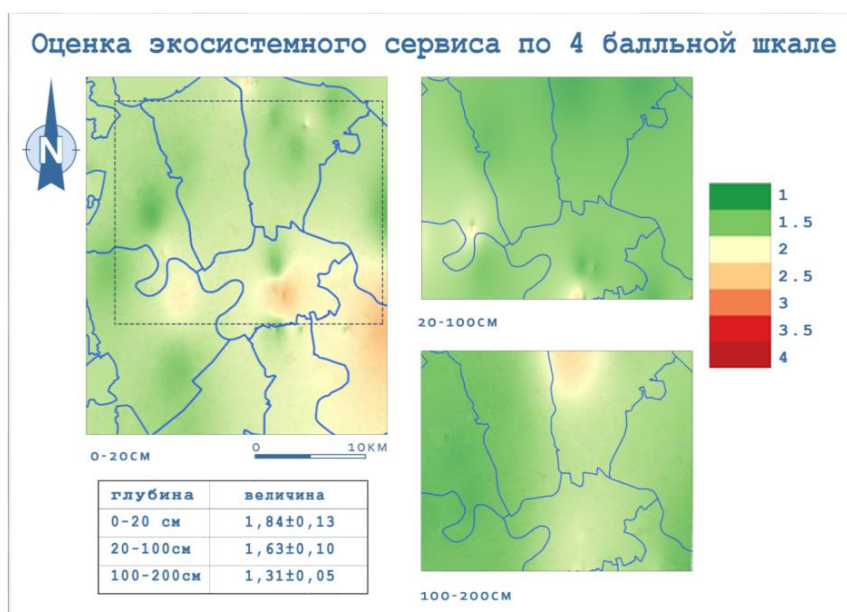


Рисунок 1 – Картограмма эффективности экосистемного сервиса по 4 балльной шкале

Оценка работы регулирующего сервиса была проведена для обследуемых административных округов города вместе с оценкой запечатанности территории и анализом близости транспортных магистралей для выявления зон повышенного риска и благоприятных территорий.

#### 4. Заключение

Представленный метод оценки эффективности регулирующего сервиса, основанный на анализе картограмм распределения тяжёлых металлов в сравнении с нормативными значениями (ОДК) для почв различной кислотности и гранулометрического состава

позволил оценить реализацию регулирующего сервиса почв в различных функциональных зонах города Москвы, а также выявить зависимость эффективности сервиса от загруженности транспортных магистралей.

*Работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ № НК 15-34-70003 мол мос.  
Публикация подготовлена при финансовой поддержке Минобрнауки России (соглашение № 02.A07.21.0008).*



## ОБРАТНЫЕ СВЯЗИ В СИСТЕМЕ ПОЧВА-РАСТИТЕЛЬНОСТЬ: СРАВНЕНИЕ МИНИМАЛЬНЫХ МОДЕЛЕЙ КРУГОВОРОТА УГЛЕРОДА

Рыжова И.М.

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*  
[iryzhoval@mail.ru](mailto:iryzhoval@mail.ru)

**Аннотация:** Обсуждаются результаты сравнения трех минимальных моделей круговорота углерода, различающихся видом нелинейных функций зависимости продуктивности от содержания гумуса в почве. Найден универсальный эффективный параметр системы почва-растительность, определяющий ее качественное поведение. Показано, что ведущую роль на начальном этапе развитии экосистемы играет отклик продуктивности на увеличение содержания гумуса в почве.

В последние два десятилетия активно развиваются нелинейные динамические модели биогеохимических циклов. В их основе лежат представления о почве, как сложной системе, устойчивость и гибкая реакция которой на внешние воздействия определяется нелинейными обратными связями между ее компонентами и окружающей средой (Phillips, 1998; Ryzhova, 1998; Смагин и др.2001; Manzoni et al., 2004). В большинстве этих моделей нелинейные функции использовались при описании разложения органического вещества почв для представления субстрат-микробных взаимодействий, что повысило гибкость моделей в результате учета прайминг-эффекта и механизмов адаптации микроорганизмов к условиям среды. Результаты сравнительного анализа моделей выявили качественные различия в долговременной динамике органического вещества почв в зависимости от выбора описания субстрат-микробных взаимодействий (Wutzler, Reichstein, 2008). Значительно меньше моделей, рассматривающих нелинейные обратные связи в системе почва-растительность (Смагин и др., 2001; Рыжова, 2003). Эти связи играют ведущую роль в динамике наземных экосистем. В процессе формирования системы с ростом продуктивности увеличивается количество поступающих в почву растительных остатков, служащих источником образования гумуса. В свою очередь, гумус оптимизирует среду обитания растений и способствует росту продуктивности растительного покрова. Однако если содержание органического вещества в почве превысит оптимальное, продуктивность начнет снижаться за счет угнетения роста растений, в некоторых случаях до нуля. Таким образом, в ходе развития системы положительная обратная связь может перейти в отрицательную.

Целью нашей работы является сравнительное исследование качественного поведения системы почва-растительность в зависимости от выбора вида функции, описывающей зависимость продуктивности от содержания органического вещества в почве.

Проведено сравнение трех минимальных моделей круговорота углерода вида (1), различающихся только выбором формулировки, отражающей нелинейную обратную связь между почвой и фитоценозом:

$$\frac{dx_1}{dt} = k_{21}x_2 - k_1x_1 \tag{1}$$

$$\frac{dx_2}{dt} = k_0f^i(x_1) - (k_2 + k_{21})x_2$$

где  $x_1$  - углерод гумуса;  $x_2$  - углерод детрита;  $k_1$  - константа скорости минерализации гумуса;  $k_2$  - константа скорости минерализации растительных остатков;  $k_{21}$  - константа скорости гумификации растительных остатков,  $k_0$  - безразмерный параметр, представляющий долю чистой первичной продукции, которая ежегодно включается в деструкционный цикл,  $f^i(x_1)$ - функция, описывающая зависимость продуктивности от содержания гумуса в почве.

Функция  $f^1(x_1)$  отражает существенную зависимость продуктивности от гумусированности почвы на ранних стадиях почвообразования и ее ослабление с ростом содержания гумуса по мере приближения системы к стационарному состоянию, когда продуктивность максимальна. Функция  $f^2(x_1)$  описывает уменьшение продуктивности при увеличении содержания органического вещества в почве выше оптимального значения. Функция  $f^3(x_1)$  характеризуют вариант, когда содержание органического вещества в почве может достигать критического значения, при котором продуктивность падает до нуля. Рассматриваемые функции имеют следующий вид:

$$f^1(x_1) = \frac{p_0 x_1}{a + x_1}, \quad (2)$$

$$f^2(x_1) = \frac{p_0 x_1}{c + x_1^2}, \quad (3)$$

$$f^3(x_1) = p_0 x_1 (b - x_1), \quad (4)$$

где  $p_0$ ,  $a$ ,  $b$  и  $c$  – параметры моделей.

Проведенное исследование показало, что каждая из моделей имеет два стационарных значения типа устойчивый узел: тривиальное  $x_1^i = x_2^i = 0$  и нетривиальное  $x_1^i > 0$  и  $x_2^i > 0$ . Эффективный параметр системы, определяющий переход из одного стационарного состояния в другое, для всех рассмотренных моделей имеет следующий универсальный вид:

$$q = \frac{f_d^i k_{21}}{k_1(k_{21} + k_2)} - 1, \quad (5)$$

где  $f_d$  – производная функции  $f^i(x_1)$  при  $x_1 = 0$ .

При  $q < 0$  устойчиво тривиальное стационарное состояние,  $q = 0$  – точка бифуркации, при  $q > 0$  устойчивым становится состояние  $x_1^i > 0$ ,  $x_2^i > 0$ .

Отсюда следует, что область устойчивого функционирования системы почва растительность определяется неравенством  $q > 0$ .

Как видно из уравнения (5), в развитии системы ведущую роль играет величина производной  $f_d$ , представляющая собой скорость роста продуктивности с увеличением содержания гумуса в почве на начальном этапе формирования биогеоценоза. В работе получены аналитические выражения для  $x_1^i$  и  $x_2^i$  как функции эффективного параметра и проведено сравнение поведения системы в зависимости от вида функций  $f^i(x_1)$ .

## Литература

- Рыжова И.М. Анализ устойчивости почв на основе теории нелинейных динамических систем // Почвоведение. 2003. №5. С. 583-590.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М., Хайдапова Д.Д., Губер А.К. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2001. 120 с.
- Manzoni S., Porporato A., D'Odorico P., Laio F., Rodriguez-Iturbe I. Soil nutrient cycles as a nonlinear dynamical system. // Nonlinear Processes in Geophysics, European Geosciences Union (EGU). 2004. V. 11. № 5/6. P. 589-598.
- Phillips J.D. On the relations between complex systems and the factorial model of soil formation (with discussion and response) // Geoderma. 1998. V. 86. P. 1-43.
- Ryzhova I.M. Analysis of soil-vegetation systems' sensitivity to changes of climate-dependent carbon turnover parameters // Biology and Fertility of Soils. 1998. V.27. P. 263-266.
- Wutzler T., Reichstein M. Colimitation of decomposition by substrate and decomposers a comparison of model formulations // Biogeosciences. 2008. V. 5. P. 749-759.

## ОБРАТНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ КАК МЕТОД ИЗМЕРЕНИЯ ЭМИССИИ МЕТАНА ИЗ ПОЛИГОНОВ ТБО: СРАВНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПОДХОДОВ

Сабреков А.Ф.<sup>1,2</sup>, Терентьева И.Е.<sup>1</sup>, Глаголев М.В.<sup>1,2,3,4</sup>, Коцюрбенко О.Р.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>*Томский государственный университет, Томск, Россия*  
[sabrekovaf@gmail.com](mailto:sabrekovaf@gmail.com)

<sup>2</sup>*Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия*

<sup>3</sup>*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

<sup>4</sup>*Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Россия*

**Аннотация:** Сравняются два подхода к реализации метода обратной задачи для измерения удельного потока метана из полигонов ТБО: лагранжевы и эйлеровы. Сопоставление осуществляется по данным, полученным в мае 2017 года на полигонах ТБО Ханты-Мансийска и Сургута. Установлено, что подходы приводят к разным величинам удельного потока и имеют разную чувствительность к входным данным.

### 1. Введение

Полигоны захоронения отходов (ПЗО) выделяют в атмосферу значительные количества метана ( $\text{CH}_4$ ), важного парникового газа для климатической системы Земли. При расчете для отрезка 100 лет потенциал глобального потепления для метана в 28 раз больше, чем для углекислого газа. Общий вклад ПЗО оценивается в первые десятки процентов от всего антропогенного выделения  $\text{CH}_4$  в атмосферу. В связи с этим МГЭИК рекомендует всем странам провести оценку эмиссии метана из ПЗО, обращая особое внимание на полигоны захоронения твердых бытовых отходов (ТБО), как основной источник метана (IPCC, 2013).

В подавляющем большинстве стран мира эмиссия  $\text{CH}_4$  из полигонов ТБО вычисляется на основе моделей, учитывающих такие характеристики поступающих отходов как масса, плотность, время захоронения, состав и т.д. Однако эти модели зачастую являются эмпирическими, откалиброванными по весьма ограниченному набору данных и/или не подвергаются валидации (Mønster et al., 2015). Помимо этого, модели не отражают того, что выход газа из тела полигона неоднороден в пространстве и времени: наибольшие количества метана выходят через трещины, борта, системы сбора жидких стоков и т.п. (Scheutz et al., 2011). В связи с этим измерение эмиссии метана из полигонов ТБО становится не только насущной, но и весьма сложной задачей. Неоднородность выделения  $\text{CH}_4$  ограничивает применение традиционно используемого для оценки удельного потока (УП) газов из экосистем камерного метода, поскольку для надёжных оценок требуется очень большое количество измерений. На активно заполняемых свежими ТБО полигонах установка камер крайне затруднена или невозможна (см., например, (Terent'eva et al., 2017) и ссылки там). В связи с этим на полигонах ТБО разумнее применять микрометеорологические методы, с помощью которых УП газа вычисляется по данным о его концентрации в приземном слое воздуха над полигоном и о характеристиках циркуляции атмосферы в этом слое. Такой подход позволяет получить релевантную оценку УП с полигона, отражающую неоднородность выделения газа из различных его частей (Terent'eva et al., 2017).

Существует несколько видов микрометеорологических методов, из них на полигонах ТБО использовались метод турбулентных пульсаций (Lohila et al., 2007), метод распространения примеси (Mønster et al., 2015), метод вертикального зондирования шлейфа (Goldsmith et al., 2012) и ряд других методов. Все они характеризуются различными недостатками, среди которых основными считаются ограниченная применимость, высокая стоимость оборудования, отсутствие четких границ области, для которой ведется измерение и т.д. Альтернативой этим методам может быть метод обратной задачи (МОЗ). Общая суть этого микрометеорологического метода состоит в вычислении УП исходя из более подробного (чем в вышеупомянутых методах) описания транспорта газа в приземном слое атмосферы, точного указания области измерения и условий на её границе и т.д. Реализован

МОЗ может быть в двух видах, в зависимости от постановки задачи: в лагранжевом (когда характеристики транспорта привязываются к частице примеси в данный момент времени) и в эйлеровом (когда характеристики транспорта привязываются к точке пространства, в которой в данный момент находится частица). Задачей настоящей работы было сопоставить эти два вида МОЗ: оценить, насколько сопоставимы полученные с помощью них величины УП, и проанализировать, насколько каждый из методов чувствителен к входным данным.

## 2. Использованные модели, результаты и чувствительность

Структура входных данных (полученных в мае 2017 года) и реализация эйлеровой модели аналогичны описанным в (Sabrekov et al., 2017). Структура лагранжевой модели задана согласно (Flesch et al., 2004), сама модель реализована в программной среде MATLAB 7.8 (MathWorks, США). Концентрация метана измерялась каждые 5 минут, затем усреднялась за 15-ти минутные отрезки, для которых затем вычислялись параметры турбулентности. Каждая из восьми проведённых серий измерений (по две на двух картах полигонов ТБО в двух городах) включала 10-11 таких отрезков. УП, определяемый с помощью лагранжева подхода, вычислялся как среднее удельного потока по всем отрезкам серии. В рамках эйлерова подхода все отрезки объединяются и рассматриваются, как единый массив данных, для которого вычисляется одно значение удельного потока.

Сопоставление двух массивов УП, полученных с помощью разных подходов, показало, что использование эйлерова подхода приводит к величинам УП на 20% меньшим, чем значения, полученные посредством лагранжева подхода. Оба подхода максимально чувствительны к входным данным о концентрации, однако чувствительность УП, вычисленного с помощью эйлерова подхода, к изменению единичного значения концентрации в серии в два раза выше, чем для лагранжева подхода. Чувствительность обоих подходов к данным о турбулентности пренебрежимо мала.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Ханты-Мансийского автономного округа – Югры в рамках научного проекта № 15-45-00101 «р\_урал\_a». Полевые работы частично профинансированы грантом Российского Научного Фонда (проект № 17-17-01204).*

## Литература

- Flesch T.K., Wilson J.D., Harper L.A., Crenna B.P., Sharpe R.R. Deducing ground-to-air emissions from observed trace gas concentrations: a field trial // *Journal of Applied Meteorology*. 2004. V. 43. P. 487-502.
- Goldsmith Jr. C. D., Chanton J., Abichou T., Swan N., Green R., Hater, G. Methane emissions from 20 landfills across the United States using vertical radial plume mapping // *Journal of the Air & Waste Management Association*. 2012. V. 62. P. 183-197.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. In: Stocker T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Naues, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds.), *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Lohila A., Laurila T., Tuovinen J.-P., Aurela M., Hatakka J., Thum T., Pihlatie M., Rinne J., Vesala T. Micrometeorological measurements of methane and carbon dioxide fluxes at a municipal landfill // *Environmental science & technology*. 2007. V. 41. P. 2717-2722.
- Mønster J., Samuelsson J., Kjeldsen P., Scheutz C. Quantification of methane emissions from 15 Danish landfills using the mobile tracer dispersion method // *Waste Management*. 2015. V. 35. P. 177-186.
- Sabrekov A.F., Glagolev M.V., Terentieva I.E., Kotsyurbenko O.R. 2017. Methane emission from landfills of Khanty-Mansiysk region // *Углеродный баланс болот Западной Сибири в контексте изменения климата: материалы междунар. конф. (Ханты-Мансийск, 19-29 июня 2017 г.)*. Томск: Издательский Дом Томского государственного университета. С. 25-28.
- Scheutz C., Fredenslund A.M., Chanton J., Pedersen G.B., Kjeldsen P. Mitigation of methane emission from Fakse landfill using a biowindow system // *Waste Management*. 2011. V. 31. P. 1018-1028.
- Terent'eva I.E., Sabrekov A.F., Glagolev M.V., Kotsyurbenko O.R. Methane emission from municipal solid waste landfills // *Russian Meteorology and Hydrology*. 2017. V. 42. P. 327-334.

## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕЗОННО-ВЛАЖНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ

Сандлерский Р.Б.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*  
[srobert\\_landy@mail.ru](mailto:srobert_landy@mail.ru)

**Аннотация:** По четырем сценам мультиспектральной съемки Landsat 8, для территории национального парка Кат Тьен рассчитаны основные характеристики преобразования солнечной энергии ландшафтным покровом. Рассматривается пространственное варьирование переменных и их зависимость от характеристик экосистем, измеренных на трансекте (110 точек, через 20 м): сумма площадей сечений древостоя (ВА) и индекс листовой поверхности (LAI).

### 1. Введение

Мультиспектральные данные дистанционного зондирования позволяют получить оценки основных параметров преобразования солнечной энергии экосистемы на момент съемки: поглощение солнечной радиации, эксергию солнечной радиации (затраты энергии на эвапотранспирацию), связанная энергия (рассеяние энергии с теплом и энтропией), приращение внутренней энергии (накопление энергии), затраты энергии на образование биологической продуктивности. Пространственно-временное варьирование параметров преобразования солнечной энергии (термодинамических переменных) обусловлено в первую очередь свойствами и состоянием растительного покрова, погодными условиями и рельефом и достаточно полно исследовано для экосистем южной тайги (Сандлерский, 2013). В настоящем сообщении демонстрируются первые таких оценок для тропических муссонных сезонно-влажных лесов Южного Вьетнама (национальный парк Кат Тиен).

### 2. Объекты и методы

Исследование выполнено в юго-восточной части в национальном парке Кат Тьен (11.44о С.Ш., 107.40 В.Д.). Рельеф территории представляет собой низкие, пологие холмы, с большим количеством каменистых гряд и низин, заливаемых в период влажного сезона. Растительность представлена нарушенными диптерокарповыми лесами, с участием Lagerstroemia, Ebenaceae, Annonaceae, Sapindaceae, Myrtaceae. По мультиспектральной съемке Landsat 8 OLI/TIRS (разрешение 30x30 м в пикселе) для четырех сроков сухого сезона (27 марта 2017 г., 6 января 2017 г., 3 декабря 2015 г, 14 ноября 2015 г.) рассчитаны следующие термодинамические характеристики преобразования солнечной энергии: приходящая солнечная энергия (Вт/м<sup>2</sup>), отраженная солнечная энергия (Вт/м<sup>2</sup>), поглощенная энергия (Вт/м<sup>2</sup>), приращение информации по Кульбаку (нат), энтропия потока отраженной энергии (нат), эксергия солнечной радиации (затраты поглощенной энергии на эвапотранспирацию, Вт/м<sup>2</sup>), приращение внутренней энергии (аккумуляция поглощенной энергии, в т.ч. с накоплением углерода, Вт/м<sup>2</sup>), тепловой поток от деятельной поверхности (Вт/м<sup>2</sup>), T – температура деятельной поверхности (оС), связанная энергия, отражающая переход поступающей энергии в тепловой поток и энтропию (Вт/м<sup>2</sup>), FAR – индекс фотосинтетически активной радиации, альbedo в съемочных каналах. В период с 21 февраля по 11 апреля 2017 года был заложен трансект длиной 2200 м с регулярным шагом описаний – 20 м (110 точек) и шагом нивелировки 5 метров. На трансекте были выполнены следующие измерения: суммы площадей сечений релаксометром Биттерлиха с определением породного состава древостоя, измерение высот древостоя по ярусам с помощью лазерного высотомера, измерение индекса листовой поверхности (LAI) с цифровым фотоаппаратом с объективом Fish-eye, измерение LAI прибором CI-110 Plant Canopy Imager, проведены измерения температуры и влажности почвы на глубине 5 см.

### 3. Результаты

В таблице 1 приведены средние термодинамические характеристики для четырех сроков сухого сезона. Ход приходящей солнечной радиации соответствует сезонному. Соответственно этому варьируют и составляющие энергетического баланса. Максимумы вегетационного индекса соответствуют приходящей радиации, а так же началу (ноябрь) и концу сухого сезона (март). Энтропия отраженной солнечной радиации практически не варьирует, в то время как приращение информации (как и температура), уменьшаются в течение сухого сезона.

Таблица 1 – Средние термодинамические характеристики для четырех сроков съемки

Термодинамические переменные	14 ноября	3 декабря	6 января	27 марта
	2015 г.	2015 г.	2017 г.	2017 г.
Приходящая энергия, Вт/м <sup>2</sup>	97.46	93.02	89.73	105.11
Поглощение, %	87.89	84.05	81.03	93.13
Эксергия, %	67.49	64.82	62.36	68.84
Связанная энергия, %	14.14	13.88	13.39	13.58
Приращение внутренней энергии, %	6.27	5.35	5.28	10.70
Температура, °С	24.52	23.68	21.13	20.76
Энтропия отраженной солнечной энергии, нат	1.52	1.52	1.52	1.55
Приращение информации по Кульбаку, нат	0.19	0.19	0.18	0.14
Вегетационный индекс, Вт/м <sup>2</sup>	2.12	2.02	1.91	2.22

Корреляционный анализ термодинамических переменных и полевых измерений (сумма площадей сечений, запас древостоя, высоты и диаметры ярусов, листовой индекс, 110 точек) показал, что линейные зависимости между ними весьма слабы – абсолютные значения корреляции не превышают 0.5. В течение сухого сезона все показатели биомассы – сумма площадей сечений, количество видов деревьев на точке, запас, листовой индекс отрицательно связаны с эксергией. Также отрицательно связана со свойствами сообществ температура деятельной поверхности, во все сроки, кроме марта. Однако, температура, как и связанная энергия положительно связана с объемной влажностью почвы, во все сроки кроме марта. Связанная энергия также положительно связана с суммой площадей сечений и запасом. Приращение внутренней энергии положительно связано с суммой площадей сечений и запасом во все сроки кроме марта. Вегетационный индекс и приращение информации по Кульбаку положительно связаны с запасом, суммой площадей сечений и количеством видов на точке во все строки кроме марта. Таким образом, если трактовать полученные результаты, опираясь на представления о преобразовании энергии южно-таежными экосистемами, можно говорить о том, что исследуемые экосистемы находятся в процессе восстановления.

### Благодарности

*Руководству и сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра: А.Н. Кузнецову, В.К. Авилкову и И.И. Семенюк. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ № 17-77-10135.*

## **Литература**

Сандлерский Р.Б. Термодинамические характеристики южно-таежных биогеоценозов на основе дистанционной информации (юг Валдайской возвышенности, Центрально-Лесной заповедник). Автореф. дис. канд. биол. наук. Москва: 2013. 26 с.

## КАК КРОЕД ВЫБИРАЕТ МЕСТО ДЛЯ ГНЕЗДА НА СТВОЛЕ ПИХТЫ: АНАЛИЗ РАЗМЕЩЕНИЯ ВХОДНЫХ ОТВЕРСТИЙ МЕТОДАМИ СЛУЧАЙНЫХ ТОЧЕЧНЫХ ПОЛЕЙ

Секретенко О.П., Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Петько В.М., Овчинникова Т.М.

*Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[sekretenko@ksc.krasn.ru](mailto:sekretenko@ksc.krasn.ru)

**Аннотация:** Методами случайных точечных полей выявлены закономерности пространственного распределения входных отверстий короеда-инвайдера полиграфа уссурийского при выборе мест для основания гнезда на поверхности ствола пихты сибирской. Результаты позволяют говорить о наличии внутривидовой коммуникации при заселении дерева. Экспериментальные данные получены на модельных бревнах пихты, размещенных в действующем очаге массового размножения вредителя.

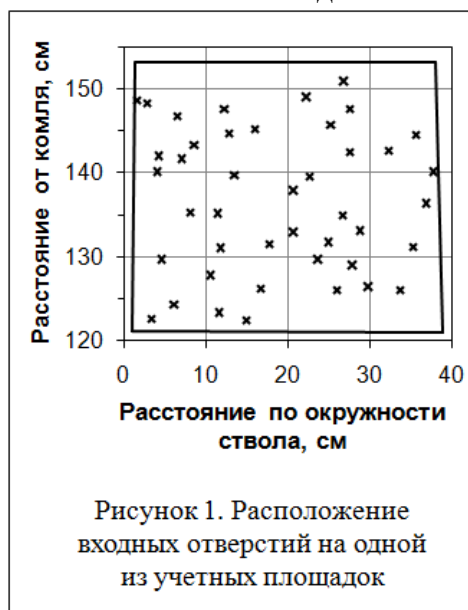
### 1. Введение

В последние десятилетия инвазивный вид насекомых полиграф уссурийский (*Polygraphus proximus* Blandford), непреднамеренно завезенный по Транссибирской магистрали железнодорожными составами с древесной продукцией, образует многочисленные очаги массового размножения в пихтарниках Южной Сибири (Кривец и др., 2015). В рамках изучения разных сторон и механизмов феромонной коммуникации данного вида нами выполнена представленная работа, посвященная выявлению механизмов межсемейной коммуникации при заселении ствола пихты.

### 2. Объекты, материалы и методы

При основании гнезда короедной семьи самец втачивается в ствол дерева, образуя входное отверстие в коре и брачную камеру под корой, от которой самка прокладывает в лубе от одной до трех маточных галерей длиной 1 – 3 см. Яйца располагаются вдоль галерей, появившиеся личинки и отродившиеся затем молодые жуки питаются под корой в некоторой близости от гнезда (Керчев, 2014). Поскольку личинкам и молодым жукам необходим определенный запас корма, следует ожидать, что гнезда расположены так, чтобы уменьшить возможность перекрытия зон питания соседствующих короедных семей.

Весной 2017 года в пихтарнике в пределах действующего очага были размещены



свежевырубленные модельные бревна пихты, которые стали интенсивно заселяться полиграфом. В начале июля кору из междоузлий отделили от древесины и на полученных плоских развертках поверхности ствола (учетных площадках) зарегистрировали координаты всех входных отверстий (рисунок 1). В исследовании использованы данные по одному стволу, всего учетных площадок 28, входных отверстий 1025.

Размещение входных отверстий описано с использованием модели случайного точечного поля с негативным взаимодействием между его элементами, позволяющей определить в качестве параметров радиус и интенсивность взаимодействия. Расчеты выполнены в среде статистических вычислений R (<https://www.r-project.org>) с использованием пакета spatstat (<https://CRAN.R-project.org/package=spatstat>).



### 3. Результаты

Для анализа размещения гнезд рассчитана эмпирическая парная корреляционная функция, характеризующая, как меняется с увеличением расстояния от входного отверстия встречаемость других входных отверстий. Гипотеза согласия модели с натурными данными тестировалась методом стохастического моделирования путем статистического сравнения эмпирической парной корреляционной функции и парных корреляционных функций реализаций моделей с рассчитанными параметрами. Модель Пуассона, описывающая ситуацию независимости в расположении гнезд, не соответствует экспериментальным данным, так как парная корреляционная функция находится за пределами области соответствия модели и данных для расстояний до 5 см (рисунок 2,А). Модель Гиббса со ступенчатой функцией взаимодействия, параметры которой оценены по имеющимся натурным данным (рисунок 2,Б), демонстрирует согласие с наблюдаемым распределением, так как парная корреляционная функция расположена в области соответствия модели и данных (рисунок 2,В).

### 4. Заключение

Расположение входного отверстия, которое полиграф уссурийский проделывает при проникновении под кору пихты на начальном этапе устройства гнезда, существенно зависит от расположения уже имеющихся входных отверстий жуков этого же вида. В данной работе количественно показано, что в окрестности размером до 5 см встречаемость других входных отверстий значимо меньше чем это было бы при их независимом размещении. То есть при выборе места для гнезда жуки должны быть информированы о расположении гнезд других жуков на расстояниях, в 10 – 15 раз превосходящих длину их тела. Вопрос о том, какие из механизмов внутривидовой коммуникации используются (биохимические или акустические сигналы), остается открытым.

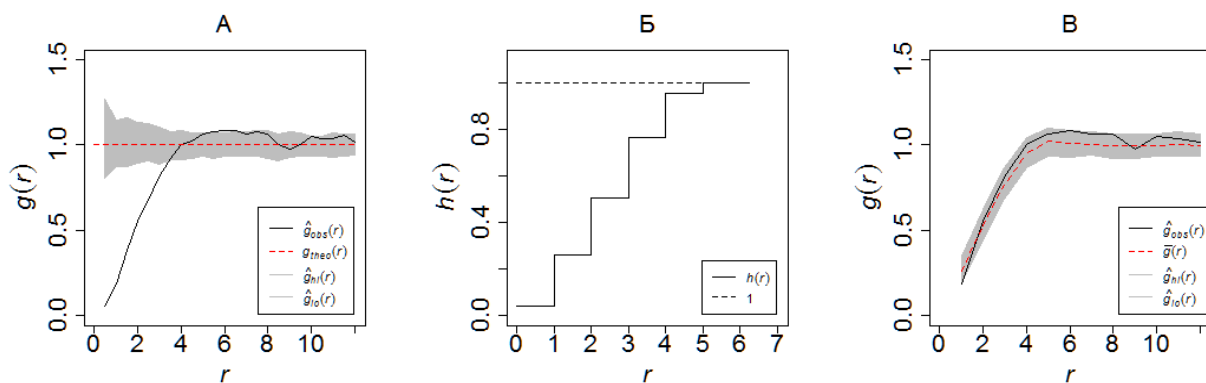


Рисунок 2. Закономерности распределение входных отверстий по коре дерева. А и В - парная корреляционная функция  $g(r)$  (сплошная линия) и области соответствия (серая заливка) модели Пуассона без взаимодействия (А) и модели Гиббса (В) со ступенчатой функцией взаимодействия  $h(r)$  (Б).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 17-04-01765).

### Литература

- Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 80–95.
- Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. № 211. С. 33–45.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ВЕТРОВОЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ АЛЬПИЙСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ НА ПРИМЕРЕ РОСТА КЕДРА СИБИРСКОГО В ГОРАХ АЛТАЯ

Секретенко О.П.<sup>1</sup>, Им С.Т.<sup>1</sup>, Двинская М.Л.<sup>1</sup>, Двинский А.Л.<sup>2</sup>, Харук В.И.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[sekretenko@ksc.krasn.ru](mailto:sekretenko@ksc.krasn.ru)

<sup>2</sup>*Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

**Аннотация:** Модель динамики древесной растительности в условиях ветровой границы альпийского экотона применена для описания заселения лесом территории, занятой тундрой, при изменении климатических условий. Параметры модели оценены по полевым данным и серии космоснимков на участке Красная Гора (Алтай). Показано, что модель адекватно воспроизводит характер и темп продвижения древесной растительности в область тундры.

Модели динамики древесной растительности на верхнем пределе ее существования объясняют пространственную структуру переходной зоны лес-тундра как исключительно эндогенными факторами (Smith-McKenna et al., 2014), так и широким набором экзогенных и эндогенных воздействий (Martinez et al., 2011; Wallentin et al., 2008). Цель нашей работы состояла в создании простого варианта модели распространения кедра в зону альпийской тундры с небольшим числом параметров, с тем чтобы их можно было оценить по данным однократно проведенных полевых работ. Имеющиеся материалы содержат высоты и возраста подроста и деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) (рисунок 1 А). Измерения сделаны в 2011 году на пробной площади на участке Красная Гора, 50° 04' с. ш., 85° 15' в. д., 2273 м в.н.у.м. Выполнена также классификация территории на лесные участки и тундру (рисунок 1 В–D) по серии спутниковых изображений, включающих пробную площадь (Kharuk et al., 2017). Предполагается, что здесь сильные ветры постоянного направления существенно влияют на выживаемость и рост древесной растительности, которая при заселении территории образует специфические паттерны - полосы.

Модель описывает процессы воспроизводства, расселения, роста, отмирания древесных растений. Область моделирования разделена на ячейки в соответствии с разрешением снимков. Состояние древесной растительности в ячейке характеризуется возрастом и высотой. Позитивное влияние соседних деревьев состоит в создании зоны укрытия от ветра, в которой происходит быстрый рост и понижается вероятность отмирания по сравнению с открытыми участками. Количественная характеристика укрытия определяется расположением соседних лесных ячеек, расстоянием до них и высотой деревьев в них. Световая и корневая конкуренция считается незначительной по сравнению с ветровым воздействием и не учитывается. По данным наземных исследований, все пространство между полосами семеносящих кедров заполнено подростом, поэтому семеношение и распространение семян не учитываются. На каждом шаге моделирования для подроста и деревьев рассчитывается годичный прирост в высоту, коэффициенты уравнений при этом зависят от показателей изменения климата и микроусловий роста (в укрытии или без укрытия). Параметры базовых уравнений роста определены по данным (ри. 1А). Параметры укрытий получены путем одновременной оптимизации по трем критериям - достижению удовлетворительного совпадения длины и ширины пятен и доли занятой лесными ячейками территории со спутниковыми данными за соответствующий интервал времени. Иллюстрацией адекватности поведения модели может служить результат ее применение для описания заселения зоны тундры древесной растительностью в стационарных и улучшающихся климатических условиях (рисунок 2).

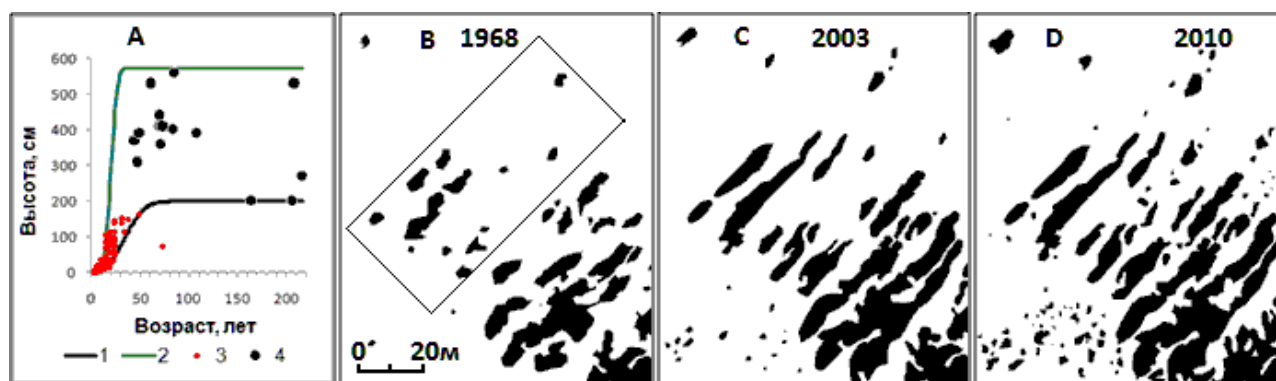


Рисунок 1. А - рост кедра в высоту без укрытий (1) и в укрытиях (2), связь высоты и возраста по данным для подроста (3) и деревьев (4); В–С - классы "деревья" (черным) и "тундра" (белым) по спутниковым снимкам 1968 - 2010 гг. Прямоугольник - пробная площадь (В).

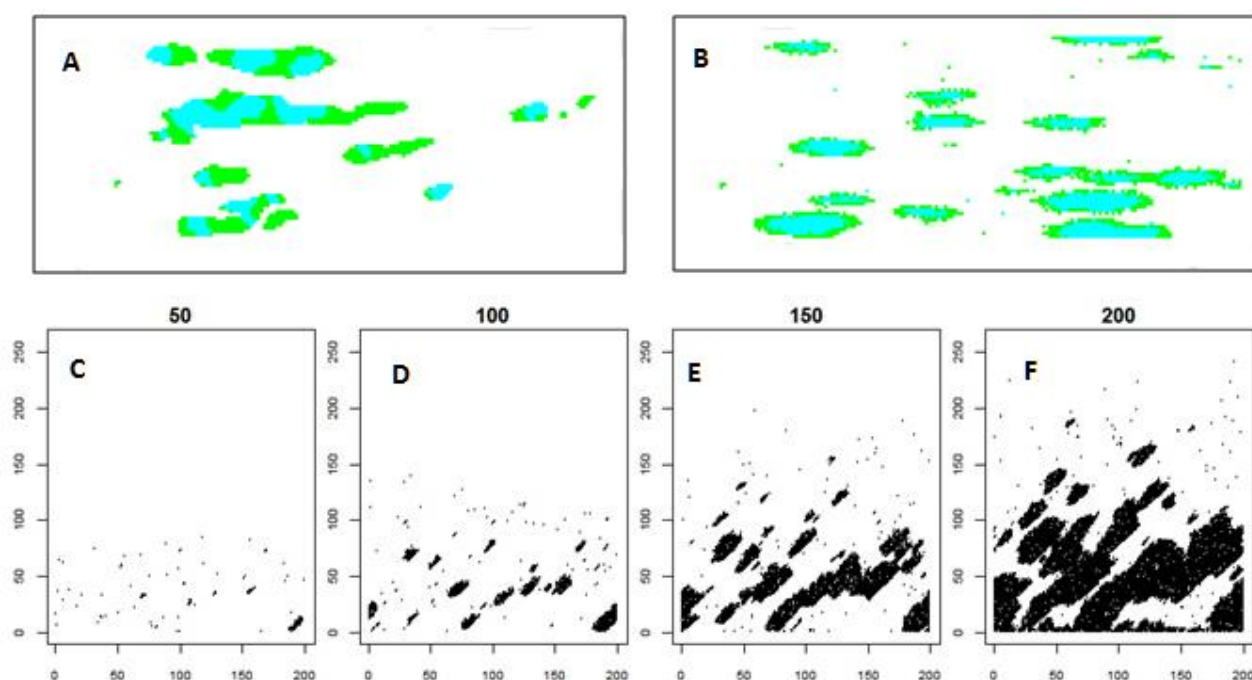


Рисунок 2. А - наблюдаемый рост пятен леса на пробной площади от 1968 г. (синим) до 2003г. (зеленым); примеры реализации модели с оцененными параметрами в стационарных условиях спустя 160 лет (синим) и 195 лет (зеленым) от начала заселения (В), и при постепенном улучшении условий роста на участке с увеличением высоты склона в северо-западном направлении спустя 50, 100, 150, 200 лет от начала заселения (С–F).

*Работа поддержана Российским Научным Фондом (проект 14-24-00112).*

## Литература

- Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Petrov I.A. Tree wave migration across an elevation gradient in the Altai Mountains, Siberia // *Journal of Mountain Science*. 2017. V. 14. № 3. P. 442–452.
- Martinez I., Wiegand T., Camarero J.J., Batllori E., Gutierrez E. Disentangling the formation of contrasting tree-line physiognomies combining model selection and Bayesian parameterization for simulation models // *The American Naturalist*. 2011. V. 177. №. 5. P. E136–E152.
- Smith-McKenna E.K., Malanson G.P., Resler L.M., Carstensen L.W., Prisley S.P., Tomback D.F. Cascading effects of feedbacks, disease, and climate change on alpine treeline dynamics // *Environmental Modelling & Software*. 2014. V. 62. P. 85–96.

Wallentin G., Tappeiner U., Strobl J., Tasser E. Understanding alpine tree line dynamics: An individual-based model // Ecological Modelling. 2008. V. 218. P. 235–246.

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РИСКА ЗАМОРНЫХ ЯВЛЕНИЙ В ВОДОЁМАХ, ПОДВЕРГАЮЩИХСЯ ЭВТРОФИРОВАНИЮ

Селютин В.В.<sup>1</sup>, Шабас И.Н.<sup>1</sup>, Кулыгин В.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия  
[yvs1812@gmail.com](mailto:yvs1812@gmail.com); [shabas@sfedu.ru](mailto:shabas@sfedu.ru)

<sup>2</sup>Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия  
[kulygin@ssc-ras.ru](mailto:kulygin@ssc-ras.ru)

**Аннотация:** Рассматривается проблема моделирования кислородного режима мелководных водоёмов. Обращается внимание на имеющиеся здесь принципиальные трудности и предлагается способ их преодоления в виде построения системы редуцированных моделей. Излагается подход к оценке риска гипоксии, основанный на сценарных расчётах.

Концентрация растворённого кислорода (РК) является одной из важнейших характеристик качества вод, так как от неё зависит жизнь практически всей гидрофауны, а также направление и скорость большинства биохимических процессов. По этой причине мониторинг и исследование особенностей кислородного режима являются одним из важных направлений гидроэкологических исследований. Особую актуальность моделирование и прогнозирование кислородного режима играет в подвергающихся антропогенному эвтрофированию относительно мелководных водоёмах и на морском шельфе, где нередко возникают явления гипоксии и аноксии, вызывающие заморы.

Несмотря на то, что основные принципы и закономерности формирования кислородного режима хорошо известны, его моделирование и прогнозирование представляет серьёзную трудность. Это связано с тем, что кислородный режим есть результат совместного действия разнообразных биологических, физических и химических процессов, а концентрация РК весьма изменчива как во времени, так и в пространстве.

Основными из этих процессов являются газообмен с атмосферой; первичная продукция автотрофов (фотосинтез); гетеротрофное дыхание, включая бактериальную деструкцию органического вещества; биохимическое потребление кислорода илами, включая окисление восстановленных форм углерода, азота и серы; перенос и диффузия растворённых и взвешенных веществ. При этом указанные процессы зависят от множества экзогенных физикохимических факторов, таких как ветровая активность, солнечная радиация и температура вводы, общая минерализация, пресный сток, внутренний водообмен, наличие ледяного покрова и поверхностных плёнок и пр.

Насыщение (временами - пересыщение) воды кислородом происходит в поверхностном слое, а его потребление – в толще вод и в придонном слое. В результате, распределение концентрации РК по вертикали имеет выраженный отрицательный градиент, если отсчёт глубины вести от поверхности водоёма. Основным уравнением, описывающим вертикальное распределение РК, является

$$\frac{\partial q}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left( D(t, z) \frac{\partial q}{\partial z} \right) + p(t, z) - k(\theta, q)Y, \quad 0 < z < H; \quad (1)$$

где  $q(t, z)$  - концентрация РК;  $Y(t, z)$  - концентрация лабильного органического вещества (ЛОВ), выраженная в единицах кислорода;  $p(t, z)$  - вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза;  $D(t, z)$  - коэффициент вертикальной диффузии;  $k(\theta, q)$  - скорость окисления ЛОВ, зависящая от температуры  $\theta(t)$  и концентрации кислорода  $q(t, z)$ ;  $H$  - глубина рассматриваемого участка водоёма.

При этом дополнительные уравнения к модели (1), описывающие динамику первичной продукции, биогенных элементов, растворённого и взвешенного органического вещества, а также соответствующие граничные условия, могут задаваться различными способами в зависимости от целей исследования и возможностей информационного

обеспечения модели. От этого же, а также от особенностей конкретного водоёма, зависит и то, в какой постановке конструировать модель – в одномерной, 2-х мерной или 3-х мерной.

Для оценочных расчётов в случае мелководных водоёмов может использоваться простое аналитическое решение модели (1), которое имеет вид

$$q(t, z) = q_s(\theta(t)) - \eta(H) \frac{P(t - \tau)z^2}{2D(W(t))H} \quad (2)$$

где управляющими функциями являются первичная продукция на единицу площади  $P(t)$ , температура воды в поверхностном слое  $\theta(t)$  и скорость ветра над поверхностью воды  $W(t)$ .  $\eta(H)$ - доля первичной продукции, поступающая в донные отложения при осаждении взвешенного органического вещества, а  $\tau$  отражает эффект запаздывания.

При выводе формулы (2) предполагаются однородность вертикального распределения первичной продукции  $p(z)$  и квазистационарность экзогенных факторов.

Исходя из того, что в водных экосистемах протекают процессы с широким спектром характерных времён (от нескольких часов до нескольких лет) и при моделировании неизбежно либо агрегирование компонентов, либо редукция, либо и то, и другое вместе, можно выделить малые безразмерные параметры, что позволяет в первом приближении расщепить исходную общую модель на систему более простых, редуцированных моделей, идентифицировать, исследовать и интерпретировать которые значительно легче.

Если зафиксировать некоторый уровень воды  $h$ , то по результатам сценарных расчётов на выходе модели мы получаем значения концентраций  $q(t, z; H(h))$  для точек с разными глубинами дна  $H$  (зависящими от уровня воды  $h$ ) в разных районах водоёма и на различных горизонтах  $0 \leq z \leq H$ . Аналогично можно получать и другие условные распределения, а также безусловные распределение (предполагая, что уровень воды также изменяется в расчётный период).

Задавая, в частности, определённый район, период времени, горизонт, уровень воды и расстояние до дна в контрольном пункте (или локальное распределение глубин в районе), в результате расчётов получаем множество значений концентраций РК. Ранжированная по возрастанию последовательность этих значений является модельной функцией распределения  $P(O_2 \leq q | h, z) = F_h(q)$  (для района) или  $P(O_2 \leq q | H, z) = F_H(q)$  (для пункта с глубиной  $H$ ), где  $P(O_2 \leq q | h, z)$  – вероятность (частота) того, что концентрация кислорода  $O_2$  не будет превышать величину  $q$  на горизонте  $z$  при некотором уровне воды  $h$  в выделенном районе в заданный период времени,  $P(O_2 \leq q | H, z)$  – вероятность (частота) того, что концентрация кислорода  $O_2$  не будет превышать величину  $q$  на горизонте  $z$  в пункте с глубиной  $H$  в заданный период времени,  $F_h(q)$ ,  $F_H(q)$  – соответствующие условные функции распределения концентрации кислорода.

Модельные функции распределения позволяют рассчитать различные показатели риска. Риск гипоксии может оцениваться либо как частота (вероятность)  $\psi$  возникновения ситуаций снижения концентрации кислорода на определённых глубинах  $z$  ниже некоторого установленного критического порога  $P(O_2(z) \leq O_{2кр}) = \psi$ , либо как произведение вероятности гипоксии на среднее значение дефицита, то есть ожидаемый дефицит кислорода  $E\{D\} = MD \times \psi$ , где  $D = \max\{0, O_{2кр} - O_2(z)\}$  – случайная величина дефицита кислорода,  $MD = E\{O_{2кр} - O_2(z) | O_2(z) \leq O_{2кр}\}$  – средний дефицит РК.

*Работа выполнена в рамках проекта № 1.5169.2017/8.9 "Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования" базовой части государственного задания Министерства образования и науки РФ.*

## ОПЫТ ИНВЕРТИРОВАННОЙ КАНОНИЧЕСКОЙ ОРДИНАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ)

Смирнов В.Э.<sup>1,2</sup>, Кораблёв А.П.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*

<sup>2</sup>*Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН*

[vesmirnov@gmail.com](mailto:vesmirnov@gmail.com)

<sup>3</sup>*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

[akorablev@binran.ru](mailto:akorablev@binran.ru)

**Аннотация:** Инвертированный канонический анализ представляет определенный интерес в качестве дополнения к статистическому арсеналу эколога, однако примеры его применения в литературе практически отсутствуют. В работе демонстрируются некоторые особенности и возможности такого анализа, выполненного на данных по жизненным формам растений.

### 1. Введение

Каноническая ординация – стандартный подход в современной экологии для исследования связей между компонентами экосистем. В качестве входных данных в каноническом анализе выступают две матрицы – матрица откликов (например, составленная из обилий видов) и матрица предикторов (например, составленная из измерений средовых характеристик). Однако в ряде задач интерес представляет инвертированная форма анализа, в которой предикторы и отклики меняются местами (Legendre, Legendre, 2012). Инвертированный вариант, в частности, имеет смысл тогда, когда в качестве откликов – характеристик среды выступают типологии (или классификации) местообитаний (или условий среды), т.е. качественные переменные, а в качестве предикторов – виды (или группы видов), представленных обилиями, – т.е., количественные переменные. Примером данных такого рода и решаемых с их помощью задач служит проведенное нами следующее исследование, основной целью которого было выяснение того, насколько хорошо жизненные формы (ЖФ) растений (по системе советского ботаника И.Г. Серебрякова) могут отражать условия первичных местообитаний, и какие факторы экотопического отбора оказывают на них наибольшее влияние. Предпосылками к проведению инвертированного канонического анализа этих данных послужили следующие обстоятельства: 1) в задачи работы входило не только выяснение того, как влияют экотопические условия на жизненные формы растений (ЖФ), но и обратная задача – в какой степени ЖФ являются индикаторами этих условий, в какой степени способны их предсказать; 2) большинство характеристик среды оказалось возможным выразить в номинальной шкале; 3) именно качественные переменные (и их категории) вызвали наибольшие проблемы при интерпретации результатов прямого анализа, в котором предикторами явились характеристики среды, откликами – ЖФ (Кораблёв и др., на рецензировании); 4) в случае видовых данных инвертированному анализу, даже когда он желателен, обычно препятствует статистическая проблема – предикторов больше, чем объектов, на которых они измерены. В нашем случае (небольшое число ЖФ) эта проблема отсутствовала.

### 2. Объекты и методы

Подробное описание района исследования, сбора данных, характеристик ЖФ трав и экологических факторов дано в статье Кораблёва и др. (на рецензировании). Для настоящей работы было отобрано 41 геоботаническое описание, сделанное на начальных стадиях первичных вулканогенных сукцессий на п-ове Камчатка (плато Толбачинский дол). Выбраны были только ЖФ поликарпических трав, разделенные в соответствии с особенностями морфологии подземных органов. По геоботаническим описаниям суммировали проективное

покрытие видов каждой из следующих ЖФ: 1) дерновинные (обозначение Т-Д), 2) длиннокорневищные (Т-ДК), 3) короткорневищные кистекорневые (Т-КК), 4) стержнекорневые (Т-С), 5) длиннокорневищно-стержнекорневые (Т-СД). Эти ЖФ были использованы как наиболее представленные в данных.

В качестве зависимых переменных (откликов) выступили характеристики экотопов – качественные переменные, либо преобразованные из количественных (например, расстояние до леса, мощность тефры, высота над ур. моря и т.п.), либо изначально представляющие собой типологии (например, наличие или отсутствие выходов лавы, типы древесных остатков, степени подвижности грунта и т.п.)

Все расчеты выполняли в среде статистического программирования R (R Core Team, 2016). Предварительный (разведочный) анализ матрицы откликов выполняли с помощью множественного анализа соответствий (Multiple Correspondence Analysis, MCA) и других методов пакета FactoMineR (Husson et al., 2017) для R. По результатам этого анализа был сформирован окончательный список из 10 переменных-откликов, представленных 2 – 3 категориями (таблица 1).

Таблица 1 – Зависимые переменные

Сокр. название	Полное название	Категории
ВУМ	Высота над у. м.	0 – лесной пояс (до 799 м), 1 – верхняя граница леса (от 800 м)
ВЯ	Наличие или отсутствие деревьев и кустарников (т.е., верхнего яруса)	0 – отсутствуют, 1 – есть
ГМТ	Группы мощности тефры	1 – <31 см; 2 – 31–100 см; 3 – >100 см
ДО	Наличие древесных остатков на поверхности почвы	0 – нет, 1 – мелкие ветви, 2 – крупные стволы деревьев
МиТ	Микротопография	1 – выпукло или ровно, 2 – волнисто, 3 – вогнуто
НЛ	Наличие или отсутствие лавы	0 – отсутствует, 1 – есть
ППМ	Превышение поверхности микрорельефа	0 – 0-15 см, 1 – >15 см
РЛ	Расстояние до леса	1 – <1499 м; 2 – 1500-3999 м; 3 – >4000 м
РЧТ	Размер частиц тефры	0 – мелкий (0-2 мм), 1 – средний и крупный (> 2 мм)
СПГ	Степень подвижности грунта	1 – грунт слабо подвижен, 2 – грунт подвижен локально, 3 – грунт подвижен по всей площади

Канонический анализ проводили методом RDA (Redundancy Analysis); модель RDA строили и оценивали с помощью ряда функций пакета vegan (Oksanen et al., 2016). Перед расчетом модели исходные зависимые переменные превращали в бинарные фиктивные (т.н. тип «dummy»). Независимые переменные – ЖФ – преобразовывали по методу, предложенному Anderson et al. (2006). Значимость результатов моделирования оценивали пермутационным способом (число пермутаций – 9999).

### 3. Результаты

Графические результаты канонической ординации представлены на рисунке 1. Значимы ( $p = 0.0001$ ) две первые оси, они объясняют около 30 % дисперсии откликов. С первой осью отрицательно коррелируют Т-Д, Т-КК, из откликов наибольшие отрицательные корреляции показывают ДО-2 и ВЯ-1, положительные – ДО-0, РЛ-3, МиТ-1. Со второй осью



положительно коррелируют остальные ЖФ, из откликов – ДО-1, СПГ-2, ГМТ-1; отрицательно связаны с осью СПГ-1 и РЛ-2.

#### 4. Обсуждение результатов

На диаграмме отчетливо выделились две группы ЖФ (предикторов) и три группы характеристик местообитаний. Первая группа предикторов Т-КК и Т-Д положительно связана с группой откликов, которые отражают благоприятные условия для развития растительности (верхняя левая часть диаграммы) – малую мощность тefры, наличие разреженного верхнего яруса, древесных остатков и выходов лав на поверхности почвы, небольшое расстояние до леса. Эти предикторы отрицательно связаны с наиболее экстремальными характеристиками среды – группой факторов в правой части диаграммы. Другая группа предикторов (Т-С, Т-ДК и Т-СД) отрицательно связана с наиболее благоприятными условиями экотопов (группа откликов в нижней левой части диаграммы) и относительно индифферентна к экстремальным характеристикам среды. Подобное разделение ЖФ на две группы – видов благоприятных условий и пионерных видов, устойчивых к нарушениям, – находит подтверждение в литературе. В частности, стержнекорневые и длиннокорневищные растения часто выступают в роли доминантов пионерных сообществ на молодых вулканических субстратах Камчатки, Японии и США (Tsuyuzaki, del Moral, 1995; Воронкова и др., 2008).

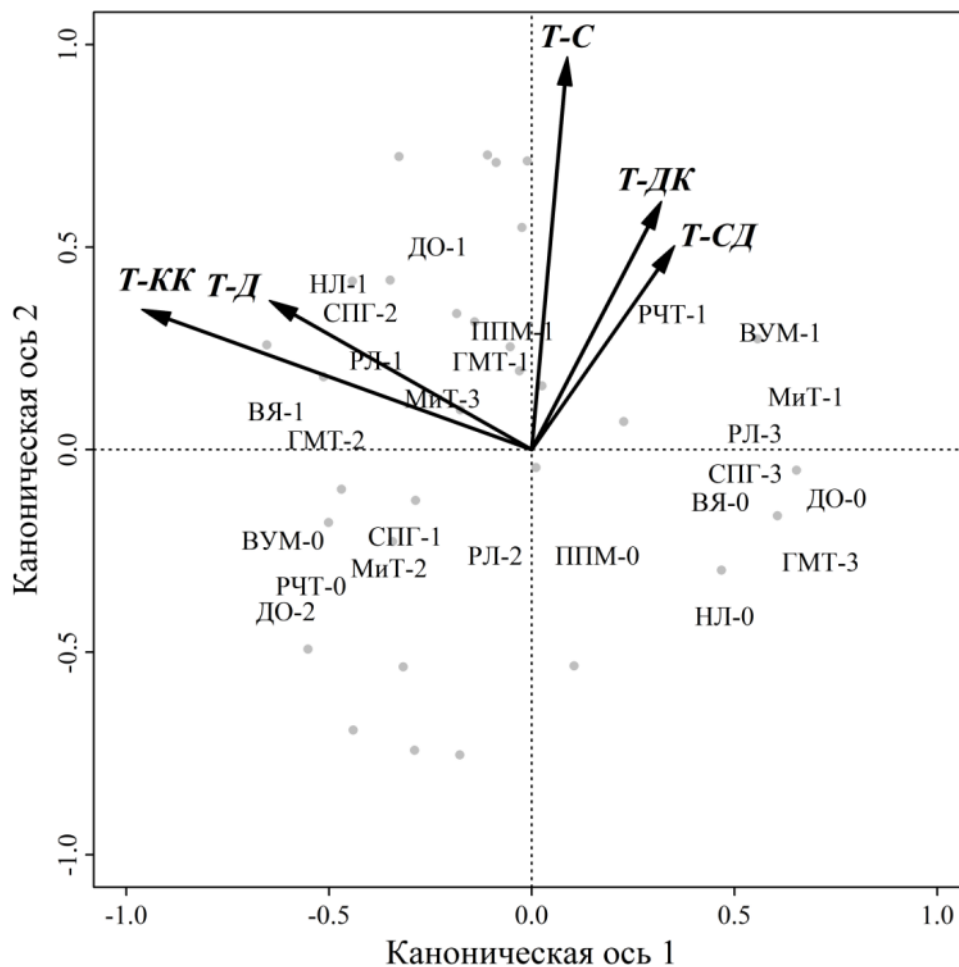


Рисунок 1 – Ординационная диаграмма инвертированного RDA. Стрелки и текст курсивом – ЖФ трав, обычный текст – положение категорий откликов, точки – позиции геоботанических описаний.

В прямом варианте анализа (Кораблев и др., на рецензировании) были получены похожие результаты: две значимые оси RDA, объясняющие около 52 % дисперсии откликов (т.е., ЖФ). Первую ось интерпретировали как составной сукцессионный градиент: с осью положительно коррелировал комплекс факторов, связанный с мощностью тефры (расстояние до леса, высота над у. м. и т.д.) и отрицательно – наличие лавы. Вторая ось четкой интерпретации не получила. ЖФ коррелировали с осями примерно так же, как и в инвертированном анализе.

Таким образом, результаты обоих вариантов канонического анализа оказались схожи; при этом инвертированный вариант оказался проще как в построении модели, так и в ее интерпретации.

## 5. Выводы

Проведенный анализ подтвердил перспективность данного подхода при моделировании связей между компонентами экосистем, а также позволил уточнить его специфику. Хотя формально нет препятствий для использования в качестве откликов любых измеренных характеристик среды, наиболее логичным инвертированный вариант выглядит в задачах, предполагающих объяснение и диагностику выделенных а priori экологических типологий. В современной экологии предпочтение отдается измерению и анализу количественных переменных, но у качественных переменных, представляющих типологии, есть свое преимущество: они могут отражать такие свойства экосистем, прямое измерение которых сложно или невозможно. Отметим, что в качестве предикторов могут выступать любые видовые группировки, и особый интерес представляет в этом смысле концепция функциональных групп видов: меняя функциональные классификации, возможно проанализировать типологии с разных сторон. Это представляет, в частности, дополнительные возможности при оценке функционального разнообразия экосистем. Кроме того, и сами функциональные признаки, положенные в основу той или иной функциональной классификации, в инвертированном анализе получают оценку с точки зрения их «диагностических качеств». В нашем исследовании тип корневой системы проявился как информативный функциональный признак для начальных этапов первичной сукцессии, «объясняющий» не менее 30 % варьирования экологических условий, заданных в виде набора типологий.

Резюмируя результаты настоящего исследования, можно сказать, что инвертированная каноническая ординация не заменяет и не подменяет «обычный» вариант подобного анализа, но оказывается в некоторых случаях полезным дополнением к нему.

*Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01754-а.*

## Литература

- Воронкова Н.М., Холина А.Б., Верхолат В.П. Биоморфология растений и прорастание семян пионерных видов вулканов Камчатки. Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 6. С. 696–702.
- Кораблёв А.П., Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Нешатаева В.Ю. Жизненные формы растений и экологический отбор в ходе первичной сукцессии на вулканических субстратах (Камчатка, Россия). Изв. РАН. Сер. биол. На рецензировании.
- Anderson M.J., Ellingsen K.E., McArdle B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecology Letters. 2006. V. 9. P. 683–693.
- Husson F., Le S., Pagès J. Exploratory multivariate analysis by example using R, 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 2017. 248 pp.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology, 3rd English edition. Developments in Environmental Modelling, Vol. 24. Elsevier Science BV, Amsterdam. 2012. xiv + 990 pp.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. vegan: Community Ecology Package. 2016. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL: <http://www.R-project.org/>.

Tsuyuzaki S., del Moral R. Species attributes in early primary succession on volcanoes. *Journal of Vegetation Science*. 1995. V. 6. P. 517–522.

## ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ СЕВЕРОТАЖНЫХ ЛЕСОВ

Ставрова Н.И.<sup>1</sup>, Горшков В.В.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия  
[NStavrova@binran.ru](mailto:NStavrova@binran.ru)

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,  
Санкт-Петербург, Россия  
[VGorshkov@binran.ru](mailto:VGorshkov@binran.ru)

**Аннотация:** Исследование выполнено на территории Кольского полуострова в северотаежных лесных сообществах с давностью пожара от 45 до 500 лет, сформировавшихся в однотипных условиях местообитания на месте ельников кустарничково-зеленомошных. Охарактеризованы основные закономерности динамики возрастной, онтогенетической, размерной, виталитетной и пространственной структуры ценопопуляций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в процессе послепожарной сукцессии.

В конце прошлого века Т.А. Работнов (1995) писал о необходимости перехода от изучения популяций видов в конкретных фитоценозах к анализу объектов более крупного ранга – комплексов популяций, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях. Мы попытались решить эту задачу для одного из основных лесобразующих видов европейского Севера – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Исследование выполнено в северотаежных кустарничково-зеленомошных еловых лесах с давностью пожара от 45 до 500 лет на территории Кольского полуострова. Материал собран на 15 постоянных пробных площадях размером от 0.1 до 0.5 га.

Исследование возрастной структуры ценопопуляций ели сибирской показало, что для периода до 50 лет после пожара характерны левосторонне асимметричные возрастные распределения с доминированием особей низших возрастных градаций (до 10–20 лет), отражающие благоприятные для семенного возобновления условия. В дальнейшем они сменяются бимодальными распределениями с пониженной долей особей средних возрастных градаций. Это связано с началом конкурентного воздействия первых послепожарных поколений ели на последующие. Для интервала от 120 до 200 лет после пожара типичными являются правосторонне асимметричные возрастные распределения с доминированием особей старших возрастных градаций, являющиеся результатом конкурентного подавления одновозрастным послепожарным еловым древостоем роста и выживаемости последующих поколений при крайне низкой активности возобновления. Через 220–300 лет после пожара вновь формируются возрастные распределения с чертами бимодальности, отражающие начало вегетативного возобновления ели, постепенный распад послепожарного древостоя и повышение степени его разновозрастности. На заключительных стадиях сукцессии при давности пожара более 300 лет восстанавливается доминирование младших возрастных групп и постепенно выравнивается распределение остальной части особей по градациям возраста. Этому способствуют процессы «оконной» динамики, обеспечивающие высокую активность возобновления и условия для непрерывного включения части подростка в состав древостоя. Полное восстановление и стабилизация (при усреднении во времени и пространстве) возрастной структуры ценопопуляций ели сибирской в северотаежных лесах происходит в период от 400 до 500 лет после пожара. Для стационарных ценопопуляций характерно доминирование особей в возрасте до 20 лет (55–70%), т.е. постоянное пополнение новыми поколениями, непрерывность и максимальный диапазон возрастного ряда, абсолютная разновозрастность древостоя (хаотичность распределения особей по градациям возраста).

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций ели показал, что для ранней стадии восстановления (до 10–15 лет после пожара) характерно преобладание проростков и ювенильных растений. В дальнейшем до 80–100 лет после пожара доминируют иматурные

особи. Доля виргинильных растений ели к концу первого столетия после пожара достигает 25–30%, генеративных – 15%. Средняя стадия сукцессии отличается минимальным участием в составе ценопопуляции растений прегенеративного периода (не более 15%). Только в этот период преобладающими по числу являются генеративные особи, доля которых возрастает до 50%, участие виргинильных достигает 35–40%. В конце сукцессии при давности пожара >300 лет в составе ценопопуляций ели вновь доминируют (75–80%) особи имматурного состояния, а доля виргинильных и генеративных снижается до минимума – соответственно 6 и 14%. Выявлены существенные различия скорости развития одновозрастных особей на протяжении всей сукцессии. В частности, в сообществе с давностью пожара 85 лет особи ели в возрасте 55–60 лет могут находиться на поздней имматурной, начальной, средней и поздней виргинильной стадиях, а также на начальной генеративной стадии; при этом особи четырех последних онтогенетических групп имеют одинаковый диапазон возраста – 55–75 лет. На поздней стадии сукцессии особи в возрасте 150–170 лет могут находиться на средней и поздней виргинильной стадиях, начальной и зрелой генеративной стадиях.

Характер динамики размерной структуры ценопопуляций ели сибирской связан с динамикой возрастной и онтогенетической структуры, но имеет ряд особенностей. Форма возрастных и размерных распределений сходна с формой возрастных распределений лишь на начальных (до 50–60 лет) и заключительных (> 300 лет) этапах сукцессии: доминирование малоразмерных особей младших возрастных поколений. В период от 100 до 200 лет после пожара для северотаежных ценопопуляций ели сибирской при высокой упорядоченности возрастных распределений характерна значительная размерная хаотичность, проявляющаяся в высокой выровненности размерных распределений.

Сукцессионная динамика виталитетной структуры господствующего компонента ценопопуляций ели сибирской (древостоя) отличается разнонаправленным характером. Наиболее высокий уровень жизненного состояния древостоев (величина индекса состояния  $L_n = 0.75–0.85$ ) регистрируется при давности пожара менее 100 лет, наиболее низкий ( $L_n = 0.50$ ) – в период распада первого послепожарного древостоя, т.е. через 250–350 лет после пожара. В конце сукцессии в сообществах с давностью пожара более 500 лет уровень жизненного состояния еловых древостоев вновь повышается ( $L_n = 0.65$ ). Аналогичный общий характер имеет кривая индекса жизненного состояния мелкого подроста ели: соответственно  $L_n = 0.55, 0.05, 0.35$ . Минимальный уровень наблюдается в период от 150 до 250 лет после пожара.

Характер пространственной структуры ценопопуляций ели сибирской (оцененный по характеру распределения особей по квадратам, размером 5 × 5 м) изменяется от умеренно контактиозного в начале сукцессии до слабо контактиозного и случайного в период от 80–100 до 250–300 лет после пожара и резко контактиозного в конце сукцессии при давности пожара более 350 лет. В древостоях ели сибирской распределение особей является случайным на протяжении всей сукцессии вплоть до заключительных стадий, когда под влиянием процессов вегетативного возобновления оно становится слабо или умеренно контактиозным.

*Исследование выполнено в рамках Госзадания (тема № 01201458800) при финансовой поддержке экспедиционных исследований грантом РФФИ (проект № 14-04-10112-к).*

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность сотруднику Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН к.б.н. П.Н. Катютину на помощь в сборе и обработке данных.

### Литература

Работнов Т.А. О ценологических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях// Бот. журнал. 1995. № 7. С. 67–72.

## **ВОЗМОЖНОСТИ МОДЕЛИРОВАНИЯ АРХИТЕКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ НА ПРИМЕРЕ ОПИСАНИЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО *QUERCUS ROBUR* L. В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ**

Стаменов М.Н.

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*  
[mshv-eiksb@inbox.ru](mailto:mshv-eiksb@inbox.ru)

**Аннотация:** Обобщены результаты исследования побеговых систем различных иерархических уровней у *Quercus robur* L. в сообществах Центральной России и рассмотрены возможности моделирования онтоморфогенеза древесного растения на примере данного вида.

Крона дерева является одним из наиболее сложных и комплексных проявлений модульной природы растений. Исследования крон с биоморфологических и архитектурных позиций к настоящему времени достаточно многочисленны (Серебряков, 1962; Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Maillette, 1987; Edelin, 1991; Антонова, Фатьянова, 2014). В них рассматриваются качественные и количественные особенности организации побеговых систем различных иерархических уровней. Тем не менее, строение кроны даже у основных лесообразующих видов исследовано далеко не полно, особенно с учетом поливариантности онтогенеза в различных эколого-фитоценологических условиях. Очевидно, что вариабельность строения кроны и пути трансформации ее структурных элементов в онтогенезе определяются соотношением между действием эндо- и экзогенных факторов. Моделирование процессов нарастания и ветвления осей разных порядков в кроне позволяет прогнозировать адаптивные реакции видов на изменения факторов среды в зависимости от биологического возраста и жизненности особи. Поэтому цель данной работы – обобщение авторских исследований по онтоморфогенезу одного из видов-эдификаторов лесов Европейской России, дуба черешчатого *Quercus robur* L., и анализ возможностей моделирования архитектуры кроны и путей онтогенеза у данного вида.

Исследования проводили в 2011–2017 гг. в широколиственных лесах, сосняках, березняках и на зарастающих лугах в Южном Подмосковье и в заповеднике «Калужские Засеки». В первых трех формациях исследовали сообщества с различиями в вертикальной и горизонтальной структуре: с редким или средним подлеском и/или подъярусом А2 древостоя, наличием ветровальных окон. Морфогенез побеговых систем описывали на уровне элементарного и годичного побегов, двухлетней побеговой системы (ДПС), ветви от ствола и ствола как организатора кроны в ряду онтогенетических состояний от имматурного до старшего генеративного для категорий нормальной и пониженной жизненности. Рассматривали особи древовидной, переходной от древовидной к стланику и стланиковой биоморф. Для элементарных и годичных побегов, а также ДПС измеряли значения количественных признаков, у побеговых систем более высокого иерархического уровня исследовали преимущественно качественные признаки. Всего исследовано свыше 500 особей.

На уровне элементарного побега реакция на улучшение условий освещения заключается в увеличении доли длинных междоузлий при менее значительном росте числа узлов. В условиях полного освещения по сравнению с условиями оконного освещения значительно возрастает доля полициклических годичных побегов с двумя и реже тремя сезонными приростами, в то время как при равномерном затенении при росте под пологом леса полициклические побеги почти не образуются. В условиях равномерного затенения преобладают неветвящиеся или слабо ветвящиеся ДПС с малым числом коротких боковых побегов, а акротонные ДПС образуются только в составе скелетных ветвей и на стволе. С улучшением условий освещения увеличивается число боковых побегов, ветвящиеся ДПС становятся более регулярными, а в условиях полного освещения формируются мезотонные и равномерно ветвящиеся ДПС, разнообразие топологических вариантов ДПС становится

максимальным. Уровень освещения влияет на конфигурацию и ориентацию скелетной ветви, а также на соотношение иерархических и полиархических зон в составе ветви. По мере улучшения условий освещения в кроне снижается доля плагиотропных ветвей с большим числом развилки и увеличивается доля дугообразных ветвей с иерархической организацией, в условиях полного освещения дугообразные ветви преобладают. В условиях полного освещения также в наибольшей степени выражены ярусы ветвей, образуемые псевдомутовками на стволе. Помимо интенсивности ветвления ДПС ствола, важным признаком, отличающим особи лесных сообществ от особей, произрастающих на открытых пространствах, выступает ориентация верхней зоны ствола и сохранность лидерной оси на всем ее протяжении. Приведенные различия наиболее выражены у особей нормальной жизненности в виргинильном состоянии у древовидной биоморфы. По мере старения особи строение побеговых систем упрощается, а в кроне усиливаются процессы дезорганизации, однако общие структурные особенности, определяемые режимом освещения, сохраняются.

На примере данных по строению побеговых систем *Q. robur* можно выделить несколько приложений для моделирования онтоморфогенеза дерева. Необходимо определять диапазон условий освещения, в пределах которого не происходит существенных перестроек побеговых систем, и прогнозировать такие изменения в вертикальной и горизонтальной структуре сообщества, при которых происходит смена режима освещения. Для каждого иерархического уровня побеговой системы нужно ранжировать признаки в ряду ослабления отклика на изменение режима освещения и обозначать диапазон их количественного и качественного ответа. Для низших уровней (элементарный и годичный побеги, ДПС) к важнейшим индикаторным признакам относятся длина узлов и число длинных междоузлий, число и топология боковых побегов, полициклизм; для скелетных ветвей – угол прикрепления и стабильность ориентации, число и топология иерархически и полиархически организованных зон; для ствола и кроны в целом – регулярность образования ярусов ветвей, выраженность архитектурного градиента, трансформацию лидерной оси в верхней части кроны. Также важно прогнозировать распределение биоморф в пределах ценопопуляции для каждого режима освещения. С точки зрения онтогенетических перестроек целесообразно выделять биоморфологические признаки, устойчиво связанные с биологическим возрастом и жизненностью особи, а также прогнозировать полноту и скорость прохождения онтогенетических стадий в зависимости от условий освещения.

Таким образом, изучение разнообразия побеговых систем на разных иерархических уровнях и их трансформация в онтогенезе у *Q. robur* открывает большие возможности для моделирования структурных и количественных адаптаций древесных растений к действию абиотических факторов.

## Литература

- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 12. С. 1305–1316.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 380 с.
- Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'Arbre: Biologie et Développement. Naturalia Monspeliensia, 2nd International Tree Conference, Montpellier. 1991. p. 127–154.
- Halle F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer - Verlag, 1978. 445 p.
- Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. V. 68. № 5. P. 1251–1261.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТОКОВ УГЛЕРОДА В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

Суховеева О.Э.<sup>1</sup>, Курганова И.Н.<sup>2</sup>, Лопес де Гереню В.О.<sup>2</sup>, Сапронов Д.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт географии РАН, Москва, Россия*  
[olgasukhoveeva@gmail.com](mailto:olgasukhoveeva@gmail.com)

<sup>2</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

**Аннотация.** Представлены результаты моделирования дыхания серой лесной почвы агроценоза на основе корреляционно-регрессионного метода и имитационной биогеохимической модели DNDC. Показано, что дыхание почвы под покровом культур наилучшим образом описывается с помощью регрессионной зависимости, тогда как дыхание паровой почвы корректнее оценивается на базе имитационной модели.

### Введение

На сегодняшний день имеются широкие возможности для опосредованной оценки и прогноза дыхания почвы, или эмиссии почвой углекислого газа (CO<sub>2</sub>), с помощью методов математического и статистического моделирования. Чаще всего в биогеохимических моделях для оценки дыхания почв используют простые эмпирические зависимости, где в качестве независимых переменных выступают влажность и температура почвы (Davidson et al., 2006), хотя они не только напрямую влияют на активность выделения CO<sub>2</sub> из почв, но и косвенно воздействуют на состояние дыхательного субстрата, приводя к множественным эффектам (Moуano et al., 2013). Данные прямых измерений и результаты использования ансамбля моделей позволяют судить о том, что одним из основных источников эмиссии CO<sub>2</sub> в атмосферу являются обрабатываемые почвы (Smith et al., 2007).

Цель настоящего исследования состояла в получении численных оценок эмиссии CO<sub>2</sub> из почв агроценозов на основе математико-статистических методов для предсказания ожидаемого уровня потоков CO<sub>2</sub> из пахотных почв в условиях изменяющегося климата.

### Материалы и методы

Экспериментальные исследования по определению эмиссии CO<sub>2</sub> из почв проводили на неудобряемом варианте зернопарового севооборота на Опытной-полевой станции ИФХиБПП в г. Пущино Московской области. Почва участка серая лесная окультуренная среднесуглинистая на покровном суглинке. Измерение интенсивности выделения CO<sub>2</sub> проводилось с поверхности почвы камерным методом с ноября 1997 по октябрь 2009 года. Параллельно с определением эмиссии CO<sub>2</sub> измерялись температура и влажность почвы. Метеорологические данные (температура воздуха и количество осадков) были предоставлены Станцией комплексного фоновоего мониторинга Государственного Приокско-Тerrasного Биосферного Заповедника, находящейся на расстоянии 10 км от экспериментальной площадки.

В севообороте чередовались озимая пшеница (1998, 1999, 2000, 2001, 2003, 2005, 2006, 2008, 2009 гг.) и чистый пар (2002, 2004, 2007 гг.). Сроки проведения почвообрабатывающих мероприятий на территории Опыта были рассчитаны на основании рекомендаций для нечерноземной зоны (Грачев, 1980). Технология возделывания отличалась малой интенсивностью (без внесения удобрений).

Для моделирования дыхания почвы использовалась процессно-ориентированная имитационная модель DNDC (DeNitrification-DeComposition) (Li et al., 1992), разработанная для оценки биогеохимических циклов азота и углерода в агроэкосистемах. Для проведения статистического моделирования с помощью линейных регрессионных моделей использовались пакеты программ Statistica и Microsoft Excel. Расчеты выполнялись как для всего ряда данных (агроценоз), так и по отдельным звеньям севооборота (озимая пшеница и



пар). Проверка эффективности моделирования оценивалась с помощью коэффициентов Нэша-Саттклифа (Nash, 1970) и Тейла (Тэйл, 1977).

## Результаты и обсуждение

Выявлены значимые положительные корреляции между скоростью эмиссии  $\text{CO}_2$  и температурой воздуха и почвы в агроценозе в целом, а также в посевах озимой пшеницы, ( $R=0,47-0,60$ ;  $P<0,05$ ). Взаимосвязь дыхания паровой почвы с гидротермическими параметрами была незначима. Для первых 2-х лет наблюдений (1998-1999 гг.) в том же самом зернопаровом севообороте была выявлена слабая положительная зависимость эмиссии  $\text{CO}_2$  от температуры почвы и воздуха ( $R=0,40$ ) и тесные связи с влажностью почвы ( $R=0,74$ ), но только в летнее время, когда увлажнение почв являлось лимитирующим фактором (Лопес де Гереню и др., 2001).

Построенные нами многофакторные уравнения регрессии для численной оценки среднесуточной эмиссии  $\text{CO}_2$  ( $Y$ ) с температурой ( $T_{п}$ ) и влажностью ( $V_{п}$ ) почвы в качестве независимых переменных имеют вид:

$$\text{Агроценоз в целом: } Y = 4,16T_{п} + 1,25V_{п} - 20,2 \quad (R^2=0,31; P=0,000),$$

$$\text{Озимая пшеница: } Y = 4,89T_{п} + 1,44V_{п} - 26,4 \quad (R^2=0,41; P=0,000),$$

$$\text{Чистый пар: } Y = 1,12T_{п} + 22,52 \quad (R^2=0,057; P=0,010)$$

Значения коэффициента детерминации позволяют сделать вывод о том, что температура и влажность почвы объясняют 31-41% дисперсии дыхания почв под озимой пшеницей и в агроценозе в целом. Дыхание почв чистого пара регрессионная модель описывает с очень низкой точностью. Ранее для почв того же экспериментального участка было выявлено, что эмпирические многофакторные регрессионные модели с достаточной точностью ( $R=0,67$ ;  $P<0,001$ ) оценивают зависимость месячных потоков  $\text{CO}_2$  из почвы агроценоза от тех же независимых переменных (Курганова и др., 2011). Было также показано (Lopes de Gerenyu et al., 2005), что зависимость между образованием  $\text{CO}_2$  и температурой почвы в агроценозе может быть охарактеризована не только линейным уравнением ( $R=0,46-0,55$ ), но и экспоненциальным ( $R=0,62-0,68$ ).

На рисунке представлено сравнение измеренных и расчетных значений эмиссии  $\text{CO}_2$  из почв в агроценозе. Регрессионная модель наилучшим образом описывает дыхание почв в среднем диапазоне значений, но при этом существенно занижает пики эмиссионной активности в летний период.

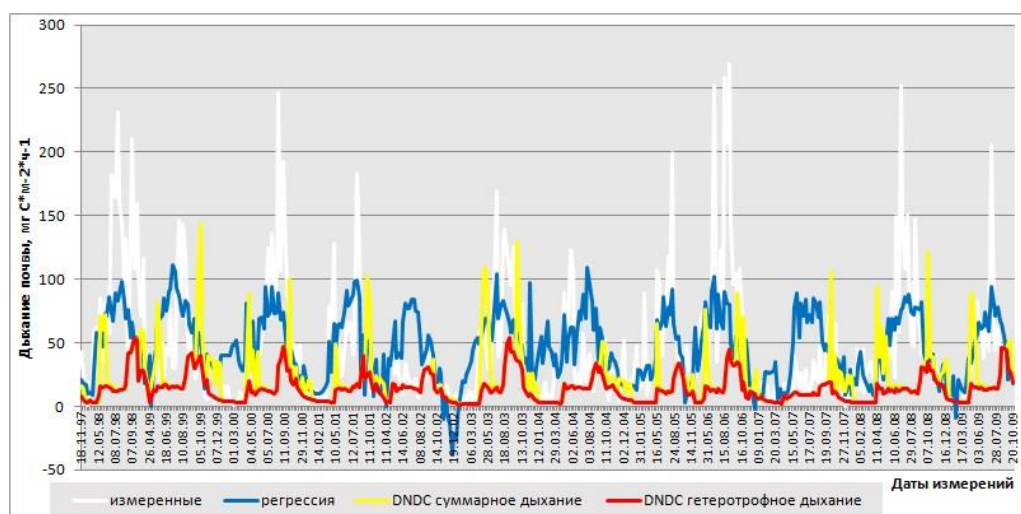


Рисунок – Сравнение измеренных значений эмиссии  $\text{CO}_2$  из почв агроценоза с расчетными величинами, полученными с использованием регрессионных уравнений и имитационной модели DNDC

Прогнозируемое моделью DNDC суммарное дыхание почвы лежит в том же диапазоне значений, что и измеренные величины, но в летний сезон моделируется его спад, прежде всего, за счет существенного уменьшения дыхания корней. По-видимому, это связано с тем, что в DNDC изначально заложена функция снижения корневого дыхания после начала формирования зерна. Гетеротрофное дыхание оценивается моделью DNDC численно ниже измеренных значений, но точно отражает пики и спады потока CO<sub>2</sub> в течение года.

Исходя из представленных в таблице количественных значений коэффициентов эффективности моделирования, можно заключить, что уравнения регрессии в условиях агросерой почвы лучше проявляют себя при оценке эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы, занятой посевами пшеницы, тогда как модель DNDC больше подходит для оценки потока CO<sub>2</sub> из парующей почвы.

Таблица – Оценка эффективности моделирования (соотношение между измеренными и расчетными величинами)

Экосистема	Коэффициент Нэша-Сатклиффа		Коэффициент несоответствия Тэйла		Коэффициент корреляции (P<0,05)	
	DNDC	Регрессия	DNDC	Регрессия	DNDC	Регрессия
Способ моделирования						
Агроценоз	-0,307	0,313	0,564	0,331	незначим	0,600
Пшеница	-0,430	0,411	0,584	0,292	незначим	0,641
Пар	0,088	0,057	0,458	0,434	0,478	0,239

В работах зарубежных авторов были отмечены случаи точного расчета потока CO<sub>2</sub> на основе DNDC в посевах ярового ячменя в Ирландии (Abdalla et al., 2011), а также в посевах риса и озимой пшеницы в Китае и кукурузы в США (Zhang et al., 2003).

## Выводы

Таким образом, регрессионные модели наилучшим образом оценивают эмиссию CO<sub>2</sub> из почв под озимой пшеницей в зависимости от температуры и влажности почвы, а модель DNDC может наиболее успешно применяться для оценки дыхания парующей почвы. Пики эмиссии CO<sub>2</sub> в летнее время потенциально не могут быть предсказаны ни с помощью регрессионных моделей, ни через имитационное моделирование.

## Литература

- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н. Эмиссия CO<sub>2</sub> из почв различных экосистем южно-таежной зоны: анализ данных непрерывных 12-летних круглогодичных наблюдений // Доклады Академии Наук. 2011. Т. 436. № 6. С. 843-846.
- Лопес де Гереню В.О., Курганова И.Н., Розанова Л.Н., Кудеяров В.Н. Годовые потоки диоксида углерода из некоторых почв южно-таежной зоны России // Почвоведение. 2001. № 9. С. 1045-1059.
- Тэйл Г. Экономические прогнозы и принятие решений. М.: Статистика, 1977. 282 с.
- Abdalla, M., Kumar, S., Jones, M., Burke, J., Williams, M., Testing DNDC model for simulating soil respiration and assessing the effects of climate change on the CO<sub>2</sub> gas flux from Irish agriculture // Global and Planetary Change. 2011. doi: 10.1016/j.gloplacha.2011.05.011
- Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q<sub>10</sub> // Global Change Biology. 2006. № 12. P. 154–164.
- Li C., Frohking S., Frohking T.A. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity // Journal of geophysical research. 1992. V. 97. № D9. P. 9759-9776.

- Lopes de Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Rozanova L.N., Kudeyarov V.N. Effect of soil temperature and moisture on CO<sub>2</sub> evolution rate of cultivated Phaeozem: analysis of a long-term field experiment // *Plant Soil Environment*. 2005. № 51 (5). P. 213–219.
- Moyano F.E., Manzoni S., Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models // *Soil Biology & Biochemistry*. 2013. № 59. P. 72-85.
- Nash J.E., Sutcliffe J.V. River flow forecasting through conceptual models part I - A discussion of principles // *Journal of hydrology*. 1970. Т. 10. №3. P. 282-290.
- Smith J., Smith P., Wattenbach M., Gottschalk P., Romanenkov V., Shevtsova L., Sirotenko O., Rukhovich D., Koroleva P., Romanenko I., Lisovoi N. Projected changes in the organic carbon stocks of cropland mineral soils of European Russia and the Ukraine, 1990–2070 // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 342–356.
- Zhang Y., Li C., Zhou X., Moore B. A simulation model linking crop grows and soil biogeochemistry for sustainable agriculture // *Ecological modelling*. 2002. № 151. P. 75-108.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ: ADL-МОДЕЛИ

Суховольский В.Г.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт леса им В.Н Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*  
[soukhovolsky@yandex.ru](mailto:soukhovolsky@yandex.ru)

**Аннотация:** Описан подход к построению ADL (autoregressive distributed lag)-моделей динамики численности популяций животных, включающий процедуру трансформации исходного временного ряда популяционной динамики, оценку его порядка интегрируемости и порядка авторегрессии, выбор модифицирующих (погодных) факторов, влияющих на популяционную динамику, тестирование исходных временных рядов и полученных моделей с использованием тестов Дики-Фуллера, Льюнга-Бокса, Ингла-Грейнджера, и оценку устойчивости по запасу модели.

Три группы факторов, оказывающих влияние на численность популяции животных – враги (паразиты, хищники и болезни), модифицирующие факторы (прежде всего погода) и состояние корма. В классической модели Лотки-Вольтерра (одна и та же математическая конструкция в зависимости от выбора моделируемых объектов носит разные названия: «паразит – хозяин», «хищник – жертва» или «ресурс – потребитель») описывается лишь взаимодействие особой моделируемых популяций  $x$  и  $y$  (Базыкин, 2003; Вольтерра, 1976):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = kx(A - x) - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -cy + mbyx \end{cases} \quad (1)$$

Используя (1), обычно рассматриваются взаимодействия паразитов и хищников, а также ресурс  $x$  и потребляющую этот ресурс популяцию животных  $y$ . Влияние же модифицирующих (погодных) факторов с помощью модели (1) описать затруднительно. Действительно, для описания влияния погодных факторов на динамику численности популяций жертвы и хищника нельзя ввести влияние погоды как дополнительных аддитивных членов в уравнения системы. Более корректно учитывать влияние погоды через зависимость от погодных факторов коэффициентов системы (1). Но в этом случае вместо двух модельных уравнений, описывающих взаимодействия популяций, придется рассматривать систему из семи нелинейных уравнений. Фактически в показателях текущей плотности популяции насекомых содержится вся информация о регуляторных процессах в экосистеме и влиянию внешних факторов и для понимания закономерностей функционирования сообщества, включающего моделируемую популяцию, ее хищников и паразитов, а также внешних модифицирующих факторов рассмотрена возможность использования ADL (autoregressive distributed lag)-модель, широко используемую в различных приложениях технических и экономических приложениях (Stock, Watson, 2011):

$$L(s) = \sum_{j=1}^k a(j)L(s-j) + \sum_{j=0}^h b(j)Y(s-j) + X_0, \quad (2)$$

где  $s$  – такт времени;  $L(s)$  – логарифм плотности моделируемой популяции;  $Y(s)$  – значение модифицирующего фактора,  $k$  и  $h$  – порядки авторегрессии.

Для определения порядка  $k$  авторегрессии для заданного временного ряда возможно вычислить частную (парциальную) автокорреляционную функцию моделируемого временного ряда (Бокс, Дженкинс, 1974).

Качество AR- или ADL-модели можно определить с помощью двух показателей – степени согласия данных учетов и модельных плотностей и величины фазового сдвига между рядом данных учетов и модельным временным рядом. Оценка согласия амплитуд модельных и натуральных данных производилась по показателю коэффициента детерминации  $R^2$  регрессионного уравнения (2). Для определения фазового сдвига модельного и натурального

рядов плотностей популяции вычислялась взаимная корреляционная функция модельного временного ряда и трансформированного ряда  $\{L(s)\}$  натуральных данных. Если максимум взаимной корреляционной функции приходился на сдвиг  $k = 0$  и при этом значение взаимной корреляционной функции  $f(k = 0)$  было близко к 1, это указывало на то, что модельный и натуральный временные ряды изменялись синхронно и сдвигов по фазе между этими рядами не наблюдалось. Для оценки качества модели также использовались тесты Дики-Фуллера, Льюнга-Бокса, Ингла-Грейнджера, и рассчитывалась устойчивость по запасу модели.

### Литература

- Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.:-Ижевск: Институт компьютерных исследований. 2003. 368 с.
- Бокс Дж. Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М.: Мир, 1974. Вып.1. 406 с.
- Вольтерра В. 1976. Математическая теория борьбы за существование. М: Наука. 288 с.
- Stock J.H., Watson M.W. Introduction to Econometrics. Addison-Wasly, 2011. 832 p.

## БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ – ПРЕГРАДА ВЫНОСУ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ИЗ ПОЧВЫ

Титлянова А.А.

*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия*  
[atitlyanova@mail.ru](mailto:atitlyanova@mail.ru)

**Аннотация:** отдельные элементы и вещества проходят в природе различные пути по трем основным направлениям: рассеивание, концентрирование и биотический круговорот. Рассеивающие потоки связаны обычно с водой и ветром, концентрирование – с почвообразованием, засолением и карбонитизацией.

Биотический круговорот отражает свойства и местоположение экосистемы, отвечая рельефу и поверхностному стоку воды. Все эти процессы развиваются не в однородном пространстве, а на экологических градиентах четырех типов: широтно-зональном, высотном поясе, градиента континентальности и катенного. Суть катенного подхода к анализу экологических закономерностей сводится к выделению в одной местности одного или нескольких модельных геоморфологических профилей, проходящих от самого высокого места территории к самому низкому. Верхние участки цепи – самая сухая часть катены, нижняя – самая влажная (Мордкович и др., 1985).

Геохимики давно работали на катенах и М.А. Глазовской принадлежат названия различных частей катены. Самая высокая и сухая часть – элювиальная, Эль; транзитная, Транс; аккумулятивная – подножие катены – Ак (Глазовская, 1964). Можно выделить Транс-Эль, Транс-Ак и т.д.

Около 70% площади Сибирской низменности представлено не плоскими поверхностями, а катенами, в связи с чем наши работы всегда проводились на катенах. Наиболее многогранно изучена Барабинская катена (Структура, функционирование..., 1974, 1976). Объектом наблюдения была катена длиной около 2 км, на которой выделялись элювиальные, транзитные и аккумулятивные позиции с характерными биогеоценозами, общим числом десять. Кроме того, на высокой гриве, не входящей в катену, изучалось первое звено цепи – луговая степь на обыкновенном черноземе.

Фактически были исследованы все абиотические потоки, входящие в экосистему и выходящие из нее, как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях, и основные обменные процессы биотического круговорота.

Результаты работ позволили оценить баланс химических веществ в почвах разных типов экосистем – элементарных ландшафтов, с учетом: атмосферных осадков, поверхностного стока, бокового внутрипочвенного стока, восходящих пленочно-капиллярных растворов выноса в грунтовые воды. Приведем три примера баланса (таблица 1).

Таблица 1 – Баланс химических элементов в почвах разных типов элементарных ландшафтов, кг/га в год

Входные и выходные процессы	Соли	Минеральные вещества (за исключением солей)	C	N
1	2	3	4	5
Элювиальный ландшафт, чернозем обыкновенный				
Вход с атмосферными осадками	95	37	38	3,5
Выход с поверхностным и боковым стоком	24	193	163	6,1
Баланс	+ 71	- 156	- 125	- 2,6

1	2	3	4	5
Трансэлювиальный ландшафт, черноземно-луговая почва				
Вход с атмосферными осадками*	256	82	195	9,8
Выход с поверхностным и боковым стоком	952	302	870	32,9
Баланс	- 696	- 220	- 657	- 23,1
Аккумулятивный ландшафт, торфяно-болотная почва, приозерная пойма				
Вход с атмосферными осадками*	3423	504	419	24,3
Выход с поверхностным и боковым стоком	2788	54	51	1,7
Баланс	+ 635	+ 450	+ 368	+ 22,6

\*Вход с атмосферными осадками в трансэлювиальном и аккумулятивном ландшафтах включает скатывание дождевой воды и снега с верхних позиций на катене на нижние.

Как следует из анализа таблицы 1, интенсивность миграции нарастает вниз по катене. Элювиальный ландшафт имеет положительный баланс солей за счет их привноса с атмосферными осадками и низкого выхода с поверхностным стоком. Трансэлювиальный ландшафт теряет, а аккумулятивный накапливает все вещества.

**В биотическом круговороте определялись интенсивности следующих процессов:**

Образование надземной продукции,  $ANP$

Отмирание надземной фитомассы,  $G$ , и переход ее в ветошь,  $D$ .  $G \rightarrow D$

Образование подстилки,  $L$ , из ветоши.  $D \rightarrow L$

Разложение подстилки:  $L \rightarrow CO_2$

Прирост подземных органов,  $B$ , т.е. образование подземной продукции,  $BNP$

Отмирание подземных органов,  $V$ .  $B \rightarrow V$

Разложение мертвых подземных органов.  $V \rightarrow CO_2$

Величина  $ANP+BNP$  определяет чистое потребление фитоценозами  $C$  и зольных элементов.

Интенсивность процессов биотического круговорота значительно выше интенсивности абиотических процессов (таблица 2).

Таблица 2 – Потребление фитоценозами  $C$  из атмосферы,  $N$  и зольных элементов из почвы в экосистемах катены, кг/га в год

Позиция, экосистема	$C$				$C$				
					$a+Mg$	$S+$ $Cl+Na$	$Si+$ $Fe+Al$		
Элювиальная, луговая степь на черноземе обыкновенном	8	260	30	3	21	00	1	72	76
Трансэлювиальная, мезофитный луг на черноземно-луговой почве	1	2300	85	1	13	08	7	12	11
Аккумулятивная, травяное болото на торфяно-болотной почве	3	2000	50	71	74	57	6	30	22

Пути, по которым проходят элементы питания и углерод в фитоценозе довольно сложны и еще слабо изучены. Мы даем пример круговорота углерода и минеральных элементов для трансэлювиальной позиции, на которой расположен мезофитный луг.

Продукция травяных экосистем очень большая и нарастает вниз по катене от 16 до 64 т/га в год (сухое вещество). Около 60-70% продукции создается в подземной сфере за счет

активного оттока фотосинтетатов из листьев в корни. Очень высоко накопление травянистыми растениями  $Ca+Mg$  – от 400 до 660 кг/га в год. Элементы, образующие растворимые соли ( $S+Cl+Na$ ) отличаются своим поведением от  $K$ , который также дает растворимые соли, но одновременно является элементом-биофилом.

Интенсивность биотического круговорота превышает ежегодную миграцию элементов с водами. Биотический круговорот является главным механизмом перераспределения углерода между атмосферой и почвой, и таких элементов как  $N, K, Ca$  – между почвой и растениями. Следует специально отметить, что биотический круговорот обеспечивает непрерывное движение атомов по круговым траекториям, в то время как водная миграция (поверхностный сток) непрерывно работает в одном направлении – сверху вниз по катене и результаты ее деятельности суммируются.

В биотическом круговороте внутри фитоценоза совершаются процессы входа, перераспределения потребленных элементов от одних компонентов к другим и выхода из круговорота. Приведем примеры баланса углерода (таблица 3).

Таблица 3 – Бюджет углерода в экосистеме мезофитного луга, кг/га в год

Статья бюджета	V. 1970 – V. 1971 гг.
Всего потреблено фитоценозом	13680
Потреблено надземными органами	1620
Потреблено подземными органами	12060
Выщелочено осадками из надземных органов	100
Возвращено в почву при разложении подстилки	100
Возвращено в атмосферу при разложении подстилки	1260
Возвращено в атмосферу и почву при разложении мертвых подземных органов	9600
Всего возвращено в атмосферу и почву	11060

Примечание. Под потреблением  $C$  понимаем чистую первичную продукцию (т.е. разность между интенсивностями фотосинтеза и дыхания); в статью «всего возвращено» не входит дыхание  $G$  и  $B$  (по: Титлянова, 1979).

Потребление углерода из атмосферы надземными органами фитоценоза очень велико – 13,7 т/га. Из этого количества 88% углерода в виде фотосинтетатов дислоцируется в подземные органы, которые быстро отмирают и создают пул мертвой подземной фитомассы. В течение сезона идет активная минерализация подземных растительных остатков. Наряду с минерализацией происходит накопление прогумуса, со временем превращающегося в гумус. Новообразованный гумус компенсирует потерю почвенного углерода с поверхностным стоком. Мы до сих пор не знаем отношение интенсивностей процессов минерализации и гумусообразования. Вероятно, доля углерода, уходящего в гумус, не превышает 10% от доли  $C$ , выделяющегося в виде  $CO_2$  в атмосферу.

$C$  круговоротом углерода связан круговорот всех элементов питания, который достаточно подробно изучен для мезофитного луга (таблица 4).

Наибольшее потребление зафиксировано для  $Si$ . Поскольку травостой злаковый, а концентрация  $Si$  в злаках велика – этот элемент доминирует и в травостое и в подземных органах. Потребление азота и калия меньше, чем аккумулятивное  $Ca$ , который концентрируется в основном в подземных органах. Необходимо иметь в виду, что значительное количество питательных элементов остается на зиму в живых подземных органах.



Таблица 4 – Бюджет химических элементов за год (23.V. 1970 – 22.V. 1971), кг/га в год (по: Титлянова, 1979)

Элемент	Всего потреблено из почвы	Перешло из		Закреплено в ветоши	Возвращено в почву				Всего
		подземных органов в надземные	надземных органов в подземные		Выщелочено осадками из надземных органов	выделено прижизненно из подземных органов	при разложении подстилки	при разложении подземных органов	
<i>Si</i>	792,7	135,4	0,0	140,4	0,0	25,3	146,5	521,0	692,8
<i>Ca</i>	480,2	17,2	0,0	17,4	0,0	16,0	26,4	371,0	413,4
<i>N</i>	384,7	46,1	1,0	30,8	8,2	0,0	21,2	278,4	307,8
<i>Mg</i>	227,5	13,9	0,0	11,3	3,6	0,0	14,6	208,5	226,7
<i>K</i>	212,7	47,8	7,4	17,6	23,7	14,0	15,3	74,0	127,0
<i>Al</i>	188,0	2,7	0,0	2,9	0,0	0,0	14,0	114,3	128,4
<i>Fe</i>	142,9	2,1	0,0	2,2	0,0	0,0	10,1	105,8	115,9
<i>Na</i>	62,9	5,8	1,8	3,2	1,0	11,0	5,7	26,5	44,2
<i>S</i>	31,2	4,0	0,0	3,1	1,1	0,0	3,1	24,1	28,3
<i>Cl</i>	26,2	13,8	0,0	3,8	10,4	0,2	3,7	9,7	24,0
<i>P</i>	21,1	4,8	0,0	3,1	1,8	1,8	3,4	14,1	21,1
<i>Mn</i>	5,9	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,3	5,4	5,7

В данном случае мы не имеем нулевого баланса элементов. Наш опыт показывает, что бюджет элементов питания в экосистеме в разные годы может быть то положительным, то отрицательным. Если экосистема находится в терминальном состоянии, то нулевой баланс обычно устанавливается за 5-6 лет. Различия в разные годы связано с многими причинами: конкретными погодными условиями, внедрением новых видов, нашествием вредителей, сменой доминирующих видов и т.д.

Если же экосистема находится в состоянии медленной сукцессии, то мы иногда получаем нулевой баланс за 1-2 года. В то же время изменение всей системы и баланса в ней элементов питания регистрируется за длительный срок.

Для характеристики поведения элементов в системах биотических и абиотических процессов был введен показатель абиотичности, который рассчитывается как отношение суммы интенсивностей входных (или выходных) абиотических процессов к интенсивности потребления данного элемента фитоценозом. В таблице 5 приведены показатели абиотичности только для суммы входных процессов.

Таблица 5 – Показатели абиотичности

Позиция, экосистема	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>S</i> *	<i>m</i> **
Элювиальная, луговая степь на черноземе обыкновенном	0,005	0,011	0,49	0,03
Трансэлювиальная, мезофитный луг на черноземно-луговой почве	0,015	0,096	0,77	0,04
Аккумулятивная, травяное болото на торфяно-болотной почве	0,013	0,036	5,91	0,16

\* – солевые компоненты; \*\* – несолевые компоненты

Положение экосистемы в рельефе и диктуемое этим положением соотношение интенсивностей процессов биотического круговорота и абиотической миграции определяет особенности функционирования экосистем и их эволюцию.

Луговые степи на обыкновенных черноземах характеризуются наибольшим относительным возрастом и близки к терминальной стадии развития. Водный режим почв непромывной. Водная миграция элементов определяется атмосферными осадками и поверхностным стоком. Геохимический баланс для несолевых компонентов сбалансированный, для солей – слабо положительный. Биотический круговорот практически замкнут, режим функционирования – периодический, стационарный.

Разнотравные луга на черноземно-луговых солонцевато-солончаковых почвах формируются в трансэлювиальных ландшафтах. Водный режим почв – периодически промывной, десуктивно-выпотной. Водная миграция определяется поверхностным стоком. Баланс водных мигрантов для почвы отрицательный, для грунтовых вод – слабо положительный. Режим функционирования переходной с редкими флюктуациями. Эволюция идет в сторону остепнения и трансформации почв в лугово-черноземные.

Травяные болота на торфянисто-болотных сильно осолоделых почвах формируются в аккумулятивных ландшафтах. Водный режим почв – промывной слабо-десуктивно-выпотной. Водная миграция определяется поверхностным стоком и нисходящими растворами. Баланс водных мигрантов положительный. Режим функционирования переходной. Экосистемы эволюционируют в сторону болотно-солончаковых лугов в условиях отрыва от грунтовых вод и дальнейшего засоления.

Таким образом, эволюция экосистем на модельной катене, отражающей биогеоценотический покров южной части Западносибирской равнины, идет на фоне постепенного обсыхания территории и направлена в сторону остепнения фитоценозов, трансформации осолоделых, засоленных почв в черноземы.

Нельзя полностью изучить никакую систему, но можно сознательно и планомерно получить максимум информации о сложных биотических процессах, в результате которых в ходе эволюции возникают разные почвы и разные экосистемы.

## Литература

- Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 117 с.
- Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.
- Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 1. 308 с.; 1976. Т. 2. 496 с.
- Титлянова А.А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1979. 149 с.

## ВРЕМЯ ОБОРОТА ФИТОМАССЫ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Титлянова А.А., Шибарева С.В.

*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия*  
[atitlyanova@mail.ru](mailto:atitlyanova@mail.ru)

**Аннотация:** Рассматриваются величины максимальной живой надземной,  $G_{max}$ , живой подземной,  $B$ , (средне годовичные величины) фитомассы. Приведенный материал позволяет оценить чистую первичную надземную,  $ANP$ , и подземную,  $BNP$ , продукцию, а также  $\alpha$  - время оборота  $G_{max}$ .  $B_{ср}$ , равную среднегоднечному запасу фитомассы, поделенному на ее продукцию.  $G$  измеряется в  $г/м^2$ ,  $B$  в  $г/м^2$  для определенного слоя почвы,  $ANP$  в  $г/м^2$  в год,  $BNP$  в  $г/м^2$  в год для определенного слоя почвы,  $\alpha$  – в годах.

Рассматривались травяные экосистемы, расположенные вдоль меридиана от  $41^\circ$  до  $116^\circ$  в.д., лежащие в узком диапазоне широт от  $43^\circ$  до  $55^\circ$  с.ш. Исследовались остепненные луга, луговые, настоящие, сухие и опустыненные степи. Пробные площади находились в Курской области, Приобье, Барабинской низменности, Хакасии, Забайкалье, Туве и Дагестане. Все двадцать пробных площадей изучались разными коллективами авторов и в разное время (1968-2010 гг.) по единой методике, разработанной А.А. Титляновой (Титлянова, 1977). В результате единообразной методики исследования, полученные результаты сравнимы между собой (рисунок).

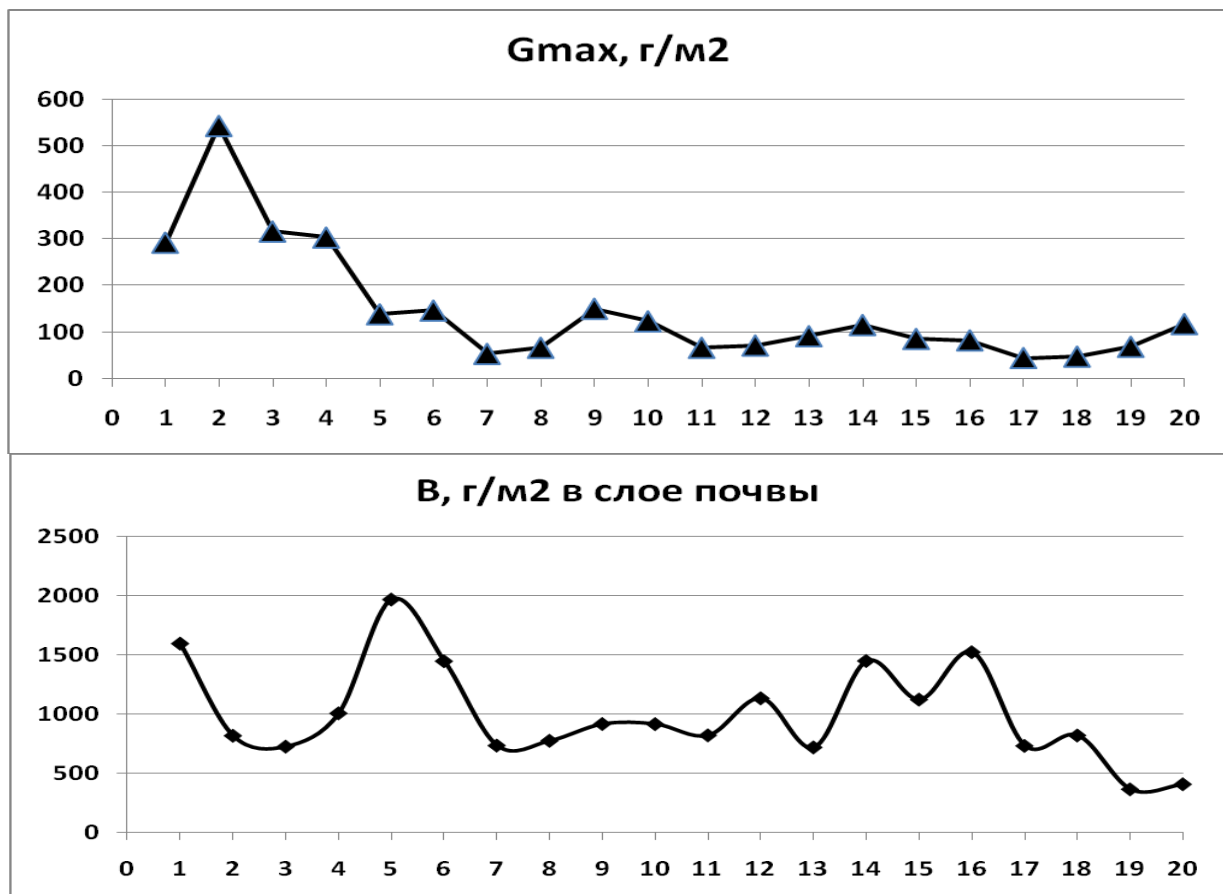


Рисунок – Максимальные запасы зеленой фитомассы и средние по сезону запасы подземных органов в различных травяных экосистемах:

1 – остепненный луг, Приобье; 2 – луговая степь, Курская область (без выпаса); 3 – луговая степь, Курская область (умеренная пастбищная нагрузка); 4 – луговая степь, Барабинская

низменность; 5 – настоящая степь, Казахстан, Шортанды; 6 – настоящая степь, Хакасия, Шушенское; 7 – настоящая степь, Забайкалье; 8 – настоящая степь, Забайкалье; 9 – настоящая степь, Забайкалье; 10 – настоящая степь, Забайкалье; 11 – настоящая степь, Забайкалье; 12 – сухая степь, Казахстан Коргалжино; 13 – сухая степь, Тува, Ончаалан (1998-2000 гг.); 14 – сухая степь, Тува, Ончаалан (2008-2010 гг.); 15 – сухая степь, Тува, Ямаалыг (1998-2000 гг.); 16 – сухая степь, Тува, Ямаалыг (2008-2010 гг.); 17 – сухая степь, Тува, Эрзин (1998-2000 гг.); 18 – сухая степь, Тува, Эрзин (2008-2010 гг.); 19 – опустыненная степь, Тува, Тере-Холь; 20 – опустыненная степь, Дагестан.

Запас  $G_{max}$  на всем протяжении трансекта менялся в 5 раз, достигая максимума в луговой степи Курска и минимума в настоящих степях Забайкалья. Запас подземной фитомассы меняется почти столь же широко — в 4 раза с максимумом в настоящей степи Казахстана и минимумом в опустыненной степи Тувы (Биологическая продуктивность..., 1988).

НЕ НАБЛЮДАЕТСЯ ЭКОСИСТЕМНОГО СОВПАДЕНИЯ МАКСИМАЛЬНЫХ ЗАПАСОВ ЗЕЛЕННОЙ ФИТОМАССЫ И ЖИВЫХ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ (см. рисунок).

Данное наблюдение подтверждается соотношением величин  $ANP$  и  $BNP$  в различных экосистемах (таблица 1).

Таблица 1 - Величины  $ANP$  и  $BNP$  в серии травяных экосистем

Экосистема	$ANP$	$BNP$
Остепненный луг, Приобье	569	1840
Луговая степь, Курская область (без выпаса)	872	1447
Луговая степь, Курская область (умеренная пастбищная нагрузка)	647	1368
Луговая степь, Барабинская низменность	364	952
Настоящая степь, Казахстан	336	1745
Настоящая степь, Хакасия	236	1680
Настоящая степь, Забайкалье	87	1045
Настоящая степь, Забайкалье	167	1440
Настоящая степь, Забайкалье	228	1713
Настоящая степь, Забайкалье	245	1753
Настоящая степь, Забайкалье	113	1820
Сухая степь, Казахстан	175	1404
Сухая степь, Тува, Ончаалан (1998-2000 гг.)	194	1054
Сухая степь, Тува, Ончаалан (2008-2010 гг.)	264	1341
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (1998-2000 гг.)	141	986
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (2008-2010 гг.)	172	1536
Сухая степь, Тува, Эрзин (1998-2000 гг.)	58	600
Сухая степь, Тува, Эрзин (2008-2010 гг.)	58	646
Опустыненная степь, Тува, Тере-Холь	156	890
Опустыненная степь, Дагестан	248	867

Поскольку величины чистой первичной продукции характеризуют вегетационный сезон в целом, они в большей степени отражают процессы продуцирования. Однако, и в данном случае мы находим несоответствие между  $ANP$  и  $BNP$  в определенных экосистемах. Приводим несколько примеров: в ряду остепненных лугов и луговых степей самая высокая величина  $BNP$  характеризует остепненный луг, а самая высокая величина  $ANP$  — луговую

степь Курска. В настоящей степи Казахстана величина  $BNP$  близка к величине  $BNP$  остепненного луга, в то время как величина  $ANP$  в Казахстане в два раза ниже. Среди настоящих степей Забайкалья, в которых в целом величины  $ANP$  и  $BNP$ , чем в настоящих степях, выделяется тырсово-пижмовая степь с самой низкой величиной  $ANP$  и самой высокой величиной  $BNP$ . Среди Тувинских экосистем пастбище Ончаалан имеет самую высокую величину  $ANP$ , в то время как максимальная величина  $BNP$  зарегистрирована на пастбище Ямаалыг. Опустыненные степи похожи друг на друга как по величине  $ANP$ , так и по величине  $BNP$ .

Таким образом, в травяных экосистемах создание запасов зеленой фитомассы и живых подземных органов асинхронно во времени и инверсионно в пространстве. Данный вывод означает, что на рост и развитие надземных и подземных частей растений действуют различные ансамбли факторов. Приведенные данные позволяют нам вычислить время оборота надземной и подземной живой фитомассы (таблица 2).

Таблица 2 – Время оборота запасов зеленой фитомассы и живых подземных органов в различных экосистемах

Экосистема	$\alpha_G$	$\alpha_B$
Остепненный луг, Приобье	0,51	0,96
Луговая степь, Курская область (без выпаса)	0,62	0,56
Луговая степь, Курская область (умеренная пастбищная нагрузка)	0,49	0,53
Луговая степь, Барабинская низменность	0,64	1,18
Настоящая степь, Казахстан	0,41	1,13
Настоящая степь, Хакасия	0,62	0,86
Настоящая степь, Забайкалье	0,61	0,70
Настоящая степь, Забайкалье	0,40	0,54
Настоящая степь, Забайкалье	0,66	0,53
Настоящая степь, Забайкалье	0,50	0,52
Настоящая степь, Забайкалье	0,58	0,45
Сухая степь, Казахстан	0,41	0,81
Сухая степь, Тува, Ончаалан (1998-2000 гг.)	0,47	0,68
Сухая степь, Тува, Ончаалан (2008-2010 гг.)	0,44	1,08
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (1998-2000 гг.)	0,60	1,14
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (2008-2010 гг.)	0,48	0,99
Сухая степь, Тува, Эрзин (1998-2000 гг.)	0,76	1,22
Сухая степь, Тува, Эрзин (2008-2010 гг.)	0,81	1,26
Опустыненная степь, Тува, Тере-Холь	0,44	0,41
Опустыненная степь, Дагестан	0,47	0,60

Время оборота надземной зеленой фитомассы в среднем около полугода, что практически равно продолжительности вегетационного сезона. К концу сентября степь кажется полностью выгоревшей. Время оборота надземной фитомассы короче, чем время оборота подземной фитомассы. Это означает, что часть подземной фитомассы в любой экосистеме переживает зиму и остается живой к весне. Нет прямой связи между климатическими условиями и временем оборота подземной фитомассы. Так в луговой степи Курской области, и с выпасом и без выпаса, время оборота подземной фитомассы всего около полугода. В то же время в луговой степи Барабы и в настоящей степи Казахстана

время оборота несколько выше единицы. Во всех степях время оборота зависит от нагрузки и увеличивается с повышением последней. Самое низкое время оборота установлено в опустыненных степях.

В отличие от лесов как надземная, так и подземная части фитомассы степей имеют гораздо меньшую продолжительность жизни (Базилевич, Титлянова, 2008). Как мы неоднократно отмечали ранее, травяные экосистемы северного полушария являются не только самыми продуктивными, но и наиболее скоростными.

### **Литература**

- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др. Новосибирск: Наука, 1988. 134 с.
- Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. 1977. 149 с.

## ДЕМОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ПРИЗНАКОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПОДВИЖНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Титова Л.И.<sup>1</sup>, Тютюнов Ю.В.<sup>1,2</sup>, Ковалёв О.В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия  
[titova@sfedu.ru](mailto:titova@sfedu.ru)

<sup>2</sup>Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, Россия  
[tyutyunov@sfedu.ru](mailto:tyutyunov@sfedu.ru)

<sup>3</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия  
[kovalev@OK11495.spb.edu](mailto:kovalev@OK11495.spb.edu)

**Аннотация:** Построена демогенетическая модель пространственно-временной динамики системы, включающей популяцию жертв и три конкурирующие генотипа хищника, образованные аллелями «подвижности» и «осёдлости» и отличающиеся значениями коэффициентов трофотаксиса и диффузии, определяющими пространственную активность вида. Показано, что отбор признаков, повышающих подвижность консумента, ускоряется во фронте уединённой популяционной волны (УПВ) хищника при высокой продуктивности популяции жертв.

### 1. Введение

Большинство животных, от простейших до насекомых и позвоночных, развили в процессе эволюции способности к передвижению в различных средах: ползанию, ходьбе, бегу, прыжкам, плаванию или полёту. Представляет интерес изучение условий, способствующих, либо препятствующих отбору мутаций, повышающих пространственную активность вида-консумента. В контексте изучения локомоции инвадеров, осваивающих новое местообитание, интересна роль перемещения животных в трансформациях экосистем, вызванных инвазией хищного вселенца.

### 2. Описание пространственной демогенетической модели

Развивая классические уравнения Фишера–Холдейна–Райта (Fisher, 1930; Haldane, 1926; Wright, 1930), В.А. Костицын (Kostitzin, 1937) использовал теорию конкуренции Лотки–Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1931) для построения демогенетических моделей, описывающих взаимодействия генотипов в популяции диплоидных организмов. Изначально сформулированная для непространственного случая, модель Костицына (Kostitzin, 1937) естественным образом обобщается для изучения изменения генетического состава популяции в пространственных моделях (Tyutyunov et al., 2008; 2013).

Для изучения взаимосвязи пространственных факторов и естественного отбора признаков, ассоциированных с подвижностью хищника, нами построена демогенетическая модель пространственно-временной динамики системы «хищник–жертва», представляющая собой систему дифференциальных уравнений с частными производными типа «таксис–диффузия–реакция», и описывающая как пространственное поведение, так и эволюцию генетической структуры популяции хищника. Рост популяции жертвы в модели подчиняется логистическому закону. Локальное выедание жертв хищниками задаётся трофической функцией Холлинга типа II. Популяция хищника состоит из трёх конкурирующих между собой генотипов, образованных аллелями «подвижности» ( $m$ ) и «осёдлости» ( $s$ ). Хищники способны к направленному преследованию жертв (трофотаксису). Генотипы отличаются значениями коэффициентов таксиса и диффузии, определяющими пространственную активность вида: подвижность генотипа  $mm$  превышает подвижность генотипов  $ss$  и  $ms$ .

### 3. Результаты и выводы

Вычислительные эксперименты с различными пространственными шаблонами, задающими степень фрагментированности местообитания (рисунок 1) позволяют сделать следующие выводы о влиянии пространственной неоднородности на отбор признаков,

определяющих подвижность хищника: (1) формирование уединённых популяционных волн (УПВ) является критическим фактором, определяющим успех инвазии в экосистему хищного вселенца; (2) снижение продуктивности популяции жертв затрудняет образование УПВ и закрепление хищника-инвадера в системе; очень сильное снижение продуктивности ведёт к вымиранию инвадера; (3) высокая плотность хищников во фронте УПВ благоприятствует отбору «подвижных» хищников; (4) эффект Олли в популяции хищника значительно ускоряет естественный отбор; (5) сильная фрагментированность местообитания замедляет распространение волны инвадера-потребителя и может изменить направление отбора (эволюционное преимущество получает малоподвижный «оседлый» хищник).

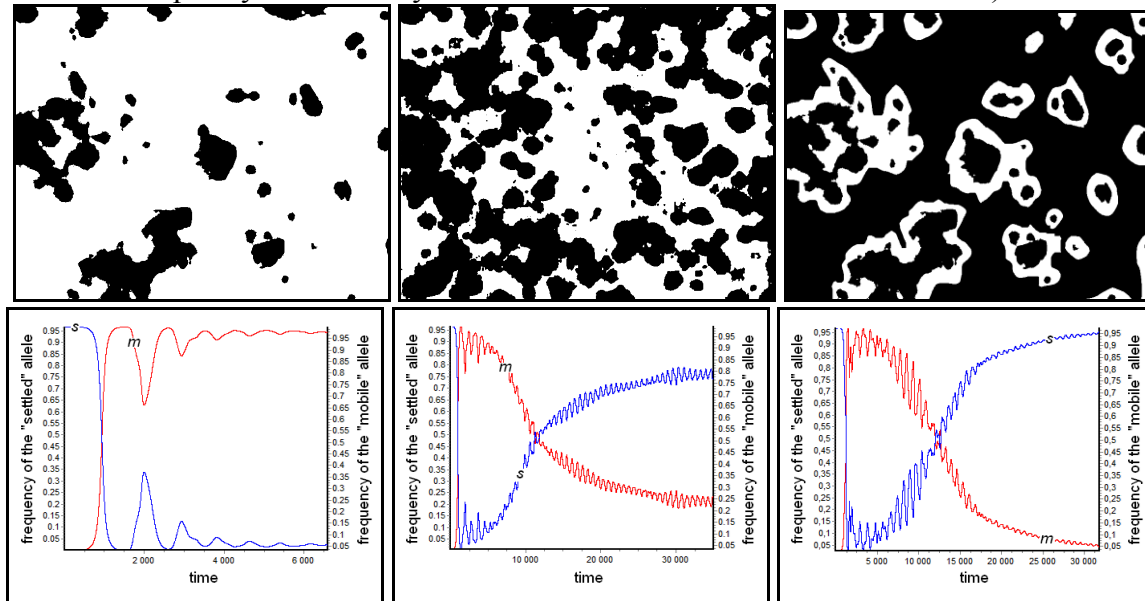


Рисунок 1 – Влияние фрагментированности местообитания (вверху) на изменение аллельных частот (внизу). Черные участки непригодны для воспроизводства жертв.

Результаты получены в ходе выполнения базовой темы ИАЗ ЮНЦ РАН «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем» № 0259-2014-0004 и базовой части государственного задания Министерства образования и науки РФ, тема «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» № 1.5169.2017/8.9.

## Литература

- Fisher R.A. The General Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 354 p.
- Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection // III. Proc. Camb. Phil. Soc. 1926. V. 23. P. 363–72.
- Kostitzin V.A. Biologie Mathématique. Paris: Librairie Armand Colin, 1937. 223 p.
- Kovalev O.V., Vechernin V.V. Description of a new wave process in population with reference to introduction and spread of the leaf beetle *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Entomological Review. 1986. V. 65. P. 93–112.
- Lotka A.J. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 460 p.
- Tyutyunov Yu., Zhadanovskaya E., Bourguet D., Arditi R. Landscape refuges delay resistance of the European corn borer to Bt-maize: A demogenetic dynamic model // Theoretical Population Biology. 2008. V. 74. № 1. P. 138–146.
- Tyutyunov Yu.V., Kovalev O.V., Titova L.I. Spatial demogenetic model for studying phenomena observed upon introduction of the ragweed leaf beetle in the South of Russia // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2013. V. 8. № 6. P. 80–95.
- Volterra V. Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte Pour La Vie. Paris: Gauthiers–Villars, 1931. 214 p.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1930. V. 16. P. 97–159.



## АССИМИЛЯЦИЯ ДАННЫХ МЕТОДОМ МИНИМИЗАЦИИ СЛУЧАЙНОГО ВОЗМУЩЕНИЯ В МОДЕЛЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Топаж А.Г.<sup>1</sup>, Хворова Л.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ООО «Бюро Гиперборея», Санкт-Петербург, Россия  
[alex.topaj@gmail.com](mailto:alex.topaj@gmail.com)

<sup>2</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия  
[KhvorovaLA@gmail.com](mailto:KhvorovaLA@gmail.com)

**Аннотация:** Предложен новый метод использования в динамических моделях экологических процессов данных оперативно поступающих фактических измерений за некоторыми переменными состояниями (ассимиляция данных). Метод основан на решении вариационной задачи о минимизации мощности неизвестных возмущающих воздействий. Применимость метода продемонстрирована на примере нескольких простых стандартных моделей.

### 1. Введение

Вопрос оперативной коррекции текущего вектора состояния динамической модели прямыми или косвенными измерениями представляет собой известную задачу теории автоматического управления и называется проблемой ассимиляции или усвоения данных (Шутяев, 2003). Математическая теория ассимиляции данных получила наибольшее развитие в приложении к задачам синоптики (Kalnay, 2003). Однако динамические модели в экологии, например, модели продукционного процесса растений, обладают рядом специфических особенностей по сравнению с задачей прогноза погоды, что делает проблематичным использование известных и развитых подходов из этой предметной области. В докладе предлагается оригинальный подход к ассимиляции данных, основанный на методах решения вариационных задач в теории автоматического управления.

### 2. Метод минимизации корректирующих возмущений

Запишем уравнение динамики поведения моделируемой системы в виде:

$$\mathbf{x}_{k+1} = f(\mathbf{x}_k, \mathbf{u}_k, \mathbf{w}_k) + \xi_k, \quad (1)$$

где первое слагаемое в правой части представляет собой исходную теоретическую модель исследуемого процесса, а второе отражает интегральное влияние неучитываемых в опорной модели факторов и эффектов на каждом шаге рекуррентного пересчета вектора состояния. Делается предположение о том, что именно неучтенное влияние этих неизвестных и неопределенных факторов приводит к тому, что измерения на очередном шаге  $\tilde{\mathbf{y}}_k$  оказываются несогласованы с ожидаемыми величинами  $\mathbf{y}_k = \mathbf{y}(\mathbf{x}_k)$ .

Если считать исходную теоретическую модель априорно заслуживающей доверия, то можно поставить и, в идеале, решить следующую задачу: а какими должны быть минимальные по мощности неучтенные и неизвестные нам возмущения  $\xi_k$ , при которых траектория динамики системы может породить вектор состояния в момент  $K$ , полностью или в большой мере соответствующий проведенному в этот момент измерению  $\tilde{\mathbf{y}}_K$ ? Разрешив эту задачу, то есть найдя подобные «минимально обеспечивающие» возмущения, мы можем просто проинтегрировать измененную модель (1) на интервале времени от 0 до  $K$  и получить некое теоретически обоснованное состояние  $\tilde{\mathbf{x}}_K$ , которое естественно принять в качестве опорной точки дальнейшего расчета нашей модели в режиме реального времени. Таким образом, формальная постановка задачи может быть записана в виде проблемы оптимального управления:

$$\tilde{\mathbf{x}}_K = \mathbf{x}_k(\xi_k) \mid k = K, \quad \mathbf{x}_{k+1} = f(\mathbf{x}_k, \mathbf{u}_k, \mathbf{w}_k) + \xi(k)$$

$$\xi(k) = \arg \min_{\xi} J(\mathbf{x}, \xi) = \arg \min_{\xi} \left( (1 - \gamma) \cdot \|\mathbf{y}(\mathbf{x}_k) - \tilde{\mathbf{y}}_k\| + \gamma \cdot \|\xi_k\| \right) \quad (2)$$

где коэффициент  $1 - \gamma$  естественно интерпретировать как относительный показатель доверия измерениям по отношению к модели. При  $\gamma \rightarrow 0$  решение будет искажаться в классе возмущений, обеспечивающих точное совпадение модели с измерениями в опорный момент времени, а выбор конкретного возмущения из этого класса согласно критерию малости интегральной мощности будет достигаться в пределе, подобно тому, как это происходит при регуляризации некорректных задач методом сингулярного разложения по малому параметру (Тихонов, Арсенин, 1974).

### 3. Примеры использования метода

Применимость предложенного подхода можно продемонстрировать на ряде простых примеров. Так, весьма нетривиальные, но здравые результаты получаются для случая рассмотрения даже такой элементарной задачи как движение материальной точки по прямой с постоянной скоростью. При этом получаемая проблема оптимального управления разрешается аналитически в явном виде. Более содержательная постановка получается при исследовании классической системы уравнений Лотки-Вольтерра, описывающей взаимодействие двух антагонистических видов (хозяин-паразит, хищник-жертва и т.д.) Здесь в качестве корректирующих малых возмущений, «ломающих» исходную модель, можно рассматривать неизвестные и неучитываемые процессы миграции хищников за пределы исследуемого ареала распространения. Полученная из постановки вариационной задачи система дифференциальных уравнений с граничными условиями трансверсальности решалась численно методом «пристрелки».

Предложенный метод минимизации корректирующего возмущения сравнивался с альтернативными известными подходами (Oliosio et al., 2005) – адаптивной идентификацией параметров (для всех параметров) и коррекцией начального состояния (по всем динамическим переменным). Получилось, что для рассматриваемого случая метод «минимального возмущения» приводит к наиболее «щадящей» коррекции модели. Во-первых, соответствующие кривые динамики переменных состояния оказываются наиболее близки к «эталонной» модели, особенно на начальном периоде интегрирования. Во-вторых, отклонение конечной величины ненаблюдаемой переменной, принимаемой за опорное начальное значение на следующих этапах расчета также в данном случае оказывалось наименьшим среди всех вариантов.

### 4. Заключение

Предлагаемый метод ассимиляции данных оперативных измерений в экологическом моделировании, как представляется, имеет ряд преимуществ по сравнению с имеющимися алгоритмами. Это не только наименее «травматичный» способ коррекции эталонной модели, но и возможность проводить непрерывные, независимые и полностью изолированные от предыдущих стадий процедуры расчетов для каждого нового поступления данных оперативных измерений.

### Литература

- Тихонов А. Н., Арсенин В. Я. Методы решения некорректных задач. М.: Наука, 1974.  
Шутяев В.П. Операторы управления и итерационные алгоритмы в задачах вариационного усвоения данных. – М.: Наука, 2001.  
Kalnay E. Atmospheric Modeling, Data Assimilation and Predictability. Cambridge University Press, 2003, 341 pp.  
Oliosio A., Inoue Y., Ortega-Farias S., Demarty J., Wigneron J-P., Braud I., Jacob F., Lecharpentier P., Otlé C., Calvet J-C., Brisson N. Future directions for advanced evapotranspiration modeling: Assimilation of remote sensing data into crop simulation models and SVAT models // Irrigation and Drainage Systems, 2005, v. 19, P. 377-412.

## ПРЕСЛЕДОВАНИЕ ЖЕРТВ ХИЩНИКАМИ ДЕСТАБИЛИЗИРУЕТ ОДНОРОДНЫЙ СТАЦИОНАРНЫЙ РЕЖИМ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОДЕЛИ ГАУЗЕ–КОЛМОГорова

Тютюнов Ю.В.<sup>1,2</sup>, Титова Л.И.<sup>2</sup>, Сенина И.Н.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, Россия  
[tyutyunov@sfedu.ru](mailto:tyutyunov@sfedu.ru)

<sup>2</sup>Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия  
[litova@sfedu.ru](mailto:litova@sfedu.ru)

<sup>3</sup>CLS, Space Oceanography Division, Ramonville Saint-Agne, France  
[isenina@cls.fr](mailto:isenina@cls.fr)

**Аннотация:** Анализ непрерывной модели системы хищник–жертва, в которой локальные взаимодействия видов описываются уравнениями Гаузе–Колмогорова, а хищники способны к перемещению по градиенту выделяемого жертвой аттрактанта, показал, что однородный стационарный режим модели колебательно теряет устойчивость при увеличении коэффициента таксиса. Аналитические выводы иллюстрируются результатами вычислительных экспериментов.

### 1. Введение

Изучение динамических свойств математических моделей систем хищник–жертва позволяет лучше понять закономерности функционирования природных экосистем, и выбрать наиболее адекватные методы построения моделей трофических связей в биологических сообществах (Свирижев, Логофет, 1978; Murray, 2003; Tyutyunov et al., 2007). Наряду с точечными моделями популяционных систем, важную роль в математической экологии играют модели пространственно-временной динамики взаимодействующих популяций, в частности, модели, описываемые дифференциальными уравнениями в частных производных (Okubo, Levin, 2001; Murray, 2003).

### 2. Математическая модель

Мы представляем результаты анализа системы типа таксис–диффузия–реакция, локальная кинетика которой описывается уравнениями классической модели системы хищник–жертва Гаузе–Колмогорова (Gause, 1934; Kolmogorov, 1972; Kuang, Freedman, 1988):

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = Nf(N) - Pg(N) + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial P}{\partial t} = ePg(N) - mP + \frac{\partial}{\partial x} \left( -\chi(S)P \frac{\partial S}{\partial x} + \mu(S) \frac{\partial P}{\partial x} \right); \\ \frac{\partial S}{\partial t} = \kappa N - \eta S + \delta_S \frac{\partial^2 S}{\partial x^2}. \end{cases} \quad (1)$$

где  $N = N(t, x)$  и  $P = P(t, x)$  – плотности популяций жертвы и хищника в момент  $t$  в точке  $x \in [0, L]$ , а  $S = S(t, x)$  – концентрация вещества, являющегося аттрактантом для хищника, выделяемого жертвами с интенсивностью  $\kappa$  и распадающегося с интенсивностью  $\eta$ ;  $\delta_N$ ,  $\mu(S)$  и  $\delta_S$  – диффузионные коэффициенты жертв, хищников и стимула, соответственно;  $\chi(S)$  – коэффициент таксиса хищников;  $e$  – коэффициент эффективности потребления жертв;  $m$  – коэффициент естественной смертности хищников. Система (1) дополнена краевыми условиями отсутствия потоков на границах местообитания:

$$\frac{\partial N}{\partial x} = \frac{\partial P}{\partial x} = \frac{\partial S}{\partial x} = 0, \quad x = 0, L. \quad (2)$$

На функцию удельной скорости роста популяции жертв  $f(N)$  накладываются условия, сформулированные Колмогоровым (Kolmogorov, 1972):  $f(0) > 0$ ;  $f'_N < 0$ , а на трофическую

функцию  $g(N)$ :  $g(0)=0$ ;  $g'_N > 0$ . Условия  $\mu(S) > 0$ ;  $d\mu(S)/dS < 0$ ;  $\chi(S) = -d\mu(S)/dS > 0$  обеспечивают положительный таксис хищников в направлении градиента стимула  $S$ .

### 3. Результаты и выводы

Показано, что пространственно неоднородные режимы в модели (1–2) могут возникать вследствие потери устойчивости однородного стационарного режима, индуцируемой интенсивным таксисом хищников при достаточно высокой чувствительности хищника к пространственной неоднородности распределения стимула:  $\chi(S_2^*) > \chi_{cr}$ . При этом критическое значение коэффициента таксиса  $\chi_{cr} > 0$  существует для любых допустимых значений модельных параметров, при которых однородный стационарный режим, соответствующий сосуществованию видов, является устойчивым в отсутствие таксиса хищника. Более того, сложные пространственно неоднородные режимы в модели (1–2) возникают даже при отсутствии членов воспроизводства и смертности в уравнении баланса популяционной плотности хищника, т.е., при  $e = m = 0$ , а также в упрощённой версии модели с постоянными коэффициентами диффузии и таксиса хищника.

Результаты анализа линеаризованной общей модели (1–2), иллюстрируются вычислительными экспериментами, выполненными для тета-логистической функции роста популяции жертв,  $f(N) = r(1 - (N/K)^\theta)$ , и трофической функции Ивлева (1955),  $g(N) = g_{\max}(1 - e^{-\beta N})$ .

Таким образом, настоящее исследование обобщает результаты более ранних работ (Тютюнов и др., 2002, 2009; Arditi et al., 2001; Sapoukhina et al., 2003), в которых рассматривались частные случаи функций локальной кинетики модели (1–2): логистическая функция воспроизводства жертв и трофические функции Холлинга I-го или II-го типа.

*Результаты получены в ходе выполнения работ по базовой теме ИАЗ ЮНЦ РАН «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем» № 0259-2014-0004 и базовой части государственного задания Министерства образования и науки РФ, тема «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» № 1.5169.2017/8.9.*

### Литература

- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 272 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Тютюнов Ю.В., Загребнева А.Д., Сурков Ф.А., Азовский А.И. Микромасштабная пятнистость распределения веслоногих рачков как результат трофически-обусловленных миграций // Биофизика. 2009. Т. 54. № 3. С. 508–514.
- Тютюнов Ю.В., Сапухина Н.Ю., Сенина И.Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 2. С. 137–148.
- Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models // Theoretical Population Biology. 2001. V. 59. № 3. P. 207–221.
- Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.
- Kolmogorov A.N. Qualitative analysis of mathematical models of populations // Problems of cybernetics. 1972. V. 25. P. 100–106.
- Kuang Y., Freedman H.I. Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems // Mathematical Biosciences. 1988. V. 88. № 1. P. 67–84.
- Murray J.D. Mathematical biology II: Spatial models and biomedical applications. Berlin: Springer, 2003. 811 p.
- Okubo A., Levin S.A. Diffusion and ecological problems: modern perspectives. New York: Springer, 2001. 467 p.
- Sapoukhina N., Tyutyunov Yu., Arditi R. The role of prey-taxis in biological control: a spatial theoretical model // American Naturalist. 2003. V. 162. № 1. P. 61–76.
- Tyutyunov Yu., Titova L., Arditi R. A minimal model of pursuit-evasion in a predator-prey system // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2007. Vol. 2. № 4. P. 122–134.

## СТАТИСТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ В ТЕРМИНАХ БИОГЕОГРАФИИ

Усольцев В.А.<sup>1,2</sup>, Воронов М.П.<sup>2</sup>, Колчин К.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, РФ  
[usoltsev50@mail.ru](mailto:usoltsev50@mail.ru)

<sup>2</sup>Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, РФ  
[mstrk@yandex.ru](mailto:mstrk@yandex.ru), [kirill\\_-92@mail.ru](mailto:kirill_-92@mail.ru)

**Аннотация:** Впервые с позиций биогеографии рассмотрены закономерности распределения показателей биологической продуктивности лесов Евразии.

Биогеография представляет науку на стыке биологии и географии, которая изучает закономерности распространения и распределения животных, растений и микроорганизмов в географических градиентах. Лесным экосистемам, как поглотителям атмосферного углерода, отводится важная роль в стабилизации климата. Способность лесов изымать из атмосферы углерод и продуцировать органическое вещество является основой их функционирования. В связи с изменением климата необходимы сведения о том, как изменяется биологическая продукция лесов в трансконтинентальных климатических градиентах.

Все современные попытки количественного описания глобального распределения первичной продукции лесного покрова сводятся к её анализу только по широтному градиенту, причем в состоянии, обезличенном по видовому составу, возрасту и морфологии (Huston, Wolverton, 2009), хотя понятие меридиональной зональности растительного покрова, дополняющей широтную зональность, было введено ещё В.Л. Комаровым (1921). Одной из важных характеристик биопродукционного процесса и биологической продуктивности лесной растительности является продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА) (foliage efficiency), определяемая величиной чистой первичной продукции (ЧПП), приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата, которая до сих пор не исследована на глобальном уровне. Нами предпринята первая попытка выявить закономерности изменения ПАА лесных фитоценозов по основным лесообразующим викарирующим видам (родам) - двухвойные сосны, ель с пихтой, лиственница, берёза, осина с тополями и дуб - в двух климатически обусловленных градиентах Евразии – природной зональности и степени континентальности климата – на основе сформированной базы данных о ЧПП и фитомассе лесов в количестве 2190 определений (Usoltsev, 2013).

Для исследования трансконтинентальных трендов в изменении ПАА лесообразующих видов места закладки пробных площадей по известным координатам позиционированы по зональным поясам (1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 – субтропический, 5 – субэкваториальный) на карте-схеме Евразии (Алисов, Полтараус, 1974) и относительно изоконт на карте-схеме С. П. Хромова (1957). ПАА определяется не только климатическими факторам, но также возрастом и морфологией древостоя. Поэтому в регрессионный анализ наряду с климатическими характеристиками включены возраст и запас древостоя.

После позиционирования пробных площадей по зональным поясам и индексам континентальности выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной трансконтинентальной ординации стволового запаса и ПАА лесных экосистем согласно системе рекурсивных уравнений:

$$M = f(A, Zon, IC) \rightarrow Za/Pf = f(A, M, Zon, IC), \quad (1)$$

где  $Za$  – надземная годовая чистая первичная продукция древостоя, т/га;  $Pf$  – масса ассимиляционного аппарата, т/га;  $A$  – возраст древостоя, лет;  $M$  – запас, м<sup>3</sup>/га;  $Zon$  – порядковый номер зонального пояса;  $IC$  – индекс континентальности климата, по Хромову (1957). Результаты расчета регрессионных коэффициентов уравнений (1) опубликованы ранее, показаны их адекватность и доверительные интервалы (Усольцев, 2016). Путём их

табулирования получены возрастные закономерности изменения ЧПП по зональным поясам и для каждого – по индексам континентальности территории в пределах от 35 до 95 %.

Из полученных возрастных трендов взяты значения ПАА в возрасте 50 лет – у мелколиственных и 100 лет у остальных видов и построены соответствующие графики (рисунок 1). Очевидно, что с повышением индекса континентальности ПАА всех видов снижается (см. рисунок 1б). В направлении от северного умеренного до субэкваториального зонального пояса ПАА у листопадных видов снижается, а у вечнозеленых ели с пихтой и сосны в том же диапазоне возрастает. У сосны и ели с пихтой в зональном градиенте (см. рисунок 1а) при переходе от субарктического к северному умеренному поясу ПАА снижается, что, по-видимому, связано с тем, что в этом направлении происходит сдвиг деревьев сосны одного и того же возраста от виргинильной к сенильной стадии онтогенеза (Санников и др. 2012) с соответствующим снижением ПАА. Далее в южном направлении вследствие более высоких зимних температур возрастает зимнее накопление ассимилятов, сопряженное с осенне-зимним опадом хвои, что, по-видимому, определяет тенденцию увеличения ПАА в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу.

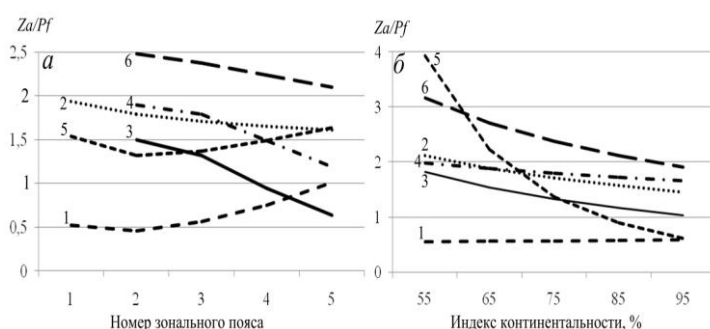


Рисунок 1. Связь расчётных значений ПАА древостоев в возрасте 50 лет в березняках и осинниках и 100 лет в древостоях остальных видов с зональной принадлежностью при индексе континентальности, равном 75 (а), и с индексом континентальности в южном умеренном поясе (б). Обозначения древесных видов: 1 – ель и пихта, 2 – лиственница, 3 – берёза, 4 – дуб, 5 – сосна, 6 – осина и тополи.

Показатели ПАА листопадных лиственницы, дуба, берёзы и осины, во всяком случае, в умеренном поясе, выше, чем у вечнозеленых (см. рисунок 1а), что соответствует известной в физиологии древесных растений повышенной физиологической активности листопадных по сравнению с вечнозелёными (Крамер, Козловский, 1983). Но в зональном градиенте ПАА листопадных в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу не возрастает, как у вечнозелёных, а снижается, возможно, за счет всё более высоких затрат на дыхание при более коротком физиологически активном периоде по сравнению с вечнозелёными.

Результаты полезны в менеджменте биосферных функций лесов и могут дать представление о возможных смещениях показателей биологической продуктивности лесов в связи со сдвигами широтной и меридиональной зональности под влиянием изменения климата.

## Литература

- Алисов Б.П., Полгараус Б.В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Комаров В.Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27-28.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений / пер. с англ. М.: Лесная пром-сть, 1983. 462 с.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.
- Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: УГЛТУ, 2016. 384 с.
- Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. 1957. № 3. С. 221-225.
- Huston M.A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // Ecological Monographs. 2009. V. 79. No. 3. P. 343-377.

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).

## **ВСПЫШКИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ: ДВУХМЕРНАЯ ИНДИВИДУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ**

Ухманьски Я.

*Университет Кардинала Стефана Вышиньского, Институт Экологии и Биоэтики,  
Факультет Христианской Философии, Варшава, Польша*  
[j.uchmanski@uksw.edu.pl](mailto:j.uchmanski@uksw.edu.pl)

**Аннотация:** Представлена индивидуальная симуляционная модель, которая описывает вспышки численности лесных насекомых. Проанализированы условия, в которых появляется такой тип динамики численности.

Вспышки лесных насекомых (здесь представлены в виде динамики общего числа насекомых в лесу) являются итогом совместного действия трёх причин: (1) пространственной структуры системы - ресурсы (зелёная биомасса деревьев), которые используют личинки насекомых, распределены островным образом в двухмерном пространстве, (2) свойств деревьев - их ограниченной устойчивостью к выеданию насекомыми и способностью восстанавливать зелёную массу после некоторого релаксационного времени, в течение которого они не в состоянии поддерживать локальную популяцию насекомых и (3) свойств насекомых, среди которых самым главным является способность насекомых к передвижению между островным образом распределёнными ресурсами и откладыванию яиц на соседних деревьях. Насекомые распространяются от первичного очага заражения, занимая последовательно неинфицированные деревья во всём лесу, но оставляя за собой зоны деревьев с истощёнными ресурсами, для регенерации которых требуется время. С динамикой типа «вспышка численности» будем иметь дело тогда, когда у насекомых имеется возможность вернуться к деревьям, у которых регенерация ресурсов уже окончилась. Кроме динамики типа «вспышка численности», наблюдается или постоянное совместное существование насекомых и деревьев (начальный прирост численности насекомых, а потом небольшие флуктуации на определенном уровне и соответствующая этому динамика ресурсов деревьев), или резкий прирост численности, а затем её падение до нуля который ведёт до уничтожения леса. Какой тип динамики получится в симуляциях, зависит от значения параметров модели: устойчивости деревьев к выеданию насекомыми, времени для регенерации ресурсов деревьев, количества насекомых, которые предпринимают дисперсию и дальности их дисперсии, смертности личинок и взрослых особей, интенсивности размножения и уровня индивидуальной изменчивости массы тела личинок, которые растут в условиях внутривидовой конкуренции за ресурсы.



## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИФфуЗИОННОЙ И КОНВЕКТИВНО-ДИФфуЗИОННОЙ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ ОПИСАНИЯ МИГРАЦИИ В ПОЧВУ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ

Фрид А.С., Борисочкина Т.И.

*Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, Россия*  
[asfrid@mail.ru](mailto:asfrid@mail.ru)

**Аннотация:** по данным полевых наблюдений показано, что многолетняя миграция тяжелых металлов вглубь различных почв при разных источниках загрязнения в пределах точности измерения может быть описана малопараметрическими уравнениями диффузии и/или конвективной диффузии, предполагая во многих случаях параметры миграции постоянными по глубине почвы и по времени миграции.

В данной работе речь идет о полевых условиях и, в основном, о многолетних сроках загрязнения, когда можно считать быстрые обратимые процессы усредненными. Задачи работы: 1) установить возможность описания вертикальной миграции тяжелых металлов в почвах с помощью малопараметрических миграционных моделей (решение обратной задачи); 2) проанализировать связь параметров моделей миграции с характеристиками почв и элементов.

Методические проблемы: 1) найти места с длительным датированным загрязнением, где возможные нарушения почв известны, или соответствующие литературные данные; 2) провести отбор почвенных проб с малым шагом по глубине с использованием монолитов; желательны несколько сроков отбора с большим промежутком времени, что значительно повышает надежность перспективного и ретроспективного прогнозов (это бывает исключительно редко); 3) определить правдоподобные начальные и граничные условия.

В нашем подходе почвенная среда во многих случаях условно принимается однородной по миграционным параметрам в пространстве и времени, что позволяет использовать точные решения миграционных уравнений. Учитывая реальную точность измеряемых концентраций в почве, пока такой подход оправдывался. Для оценки параметров использовали данные по валовым содержаниям элементов, и параметры миграции соответственно относились к почве в целом.

Нам удалось проанализировать несколько ситуаций загрязнения почв: ненарушенные почвы в зоне воздействия Череповецкого металлургического комбината через 23 и 53 года после начала его работы (Фрид, Борисочкина, 2011); ненарушенные почвы Якутии с пылевым загрязнением от отвалов, содержащих естественные радионуклиды через 40 лет после начала загрязнения (Собакин, Молчанова, 1998; Собакин, 2015); пахотные почвы в зоне воздействия металлургического комплекса в северной Франции через 99 лет после начала его работы (Labanowski et al., 2008); пахотные почвы Египта, орошаемые природными (40-50 лет) или городскими сточными водами (20 лет) (Фрид и др., 2011); ненарушенная почва в Испании через 2 месяца после загрязнения с поверхности пиритными хвостами (Dorronsoro et al., 2002). Сводка полученных нами значений коэффициентов диффузии ( $D$ ) и конвективной диффузии ( $D_k$ ) представлена в таблице, из которой видно, что в большинстве случаев значения  $D(D_k)$  были порядка  $10^{-8}$  см<sup>2</sup>/с, но в египетских почвах он на два порядка больше, что мы объясняем заметной засоленностью этих почв и оросительных вод. Для выявления других связей свойств почв или форм нахождения элементов в почвах с миграционной подвижностью пока мы имеем недостаточно данных.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 14-04-01893 и гранта Президиума РАН 2015 г.*

Таблица – Ранжирование элементов по значениям  $D(D_k)$  в различных почвенно-экологических условиях

Объект	Ряды элементов, max и min значения $D(D_k)$ , $см^2/с$
Череповец	$Zn > Pb$ , max = $(3.5-3.7) \cdot 10^{-8}$ , min = $(0.8-1.8) \cdot 10^{-8}$
Якутия	$Th > Ra \geq U$ , max = $(6.7-6.9) \cdot 10^{-8}$ , min = $1.1 \cdot 10^{-8}$
Франция	$Zn \geq Cd$ , max = $4.8 \cdot 10^{-8}$ , min = $(3.3-4.5) \cdot 10^{-8}$
Египет	Орошение природными водами (Cu, Mn) > (Fe, Co, Ni, Pb) > (Zn, Cd), max = $(0.9-3.9) \cdot 10^{-6}$ , min = $(0.3-0.5) \cdot 10^{-6}$ Орошение городскими сточными водами $Cd > (Fe, Co, Ni, Mn, Pb, Cu) \geq Zn$ , max = $(7-46) \cdot 10^{-6}$ , min = $(1.6-2.2) \cdot 10^{-6}$
Испания	(Tl, Cd, Y) > (Pb, Ni, Be) > (Fe, Mn) > (In, Bi, Co) > (As, U) > (Sb, Zn, Cu), max = $(2-4) \cdot 10^{-8}$ , min = $(0.13-0.34) \cdot 10^{-8}$

## Литература

- Собакин П.И., Молчанова И.В. Миграция тяжелых естественных радионуклидов в почвенно-растительном покрове в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 2. С.98-101.
- Собакин П.И. Естественные и искусственные радионуклиды в мерзлотных почвах Якутии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ: Ин-т общей и экспериментальной биологии Сиб. Отдел. РАН, 2015. 39 с.
- Фрид А.С., Борисочкина Т.И. Использование миграционных моделей при исследовании передвижения тяжелых металлов в загрязненных почвах // Проблемы техногенного воздействия на сферу агропромышленного производства: теория и практика: Сборник трудов совещания. Обнинск: ВНИИСХРАЭ, 2011. С.100-105.
- Фрид А.С., Гома Ботхина Саад М.А., Борисочкина Т.И. Миграция тяжелых металлов в аридных почвах Египта, орошаемых природными и городскими сточными водами (подведение итогов) // Агрохимия. 2016. № 11. С.46-57.
- Dorronsoro C., Martin F., Ortiz I., Garcia I., Simón M., Fernández E., Aguilar J., Fernández J. Migration of trace elements from pyrite tailings in carbonate soils // J. Environ. Qual. 2002. V. 31. P. 829-835.
- Labanowski J., Monna F., Bermond A., Cambier Ph., Fernandez C., Lamy I., van Oort F. Kinetic extractions to assess mobilization of Zn, Pb, Cu, and Cd in a metal-contaminated soil: EDTA vs. citrate // Environ. Pollut. 2008. V. 152. P. 693-701.

## **ПОЧЕМУ ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРНОГО МОРСКОГО КОТИКА НЕ ВОССТАНАВЛИВАЮТСЯ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПРОМЫСЛА: РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПО ДАННЫМ БОЛЕЕ ПОЛУВЕКОВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ**

Фрисман Е.Я.<sup>1</sup>, Жданова О.Л.<sup>1,2</sup>, Кузин А.Е.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*  
[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

<sup>2</sup>*ФГБУН Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*  
[axanka@iacp.dvo.ru](mailto:axanka@iacp.dvo.ru)

<sup>3</sup>*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбо-хозяйственный центр, Владивосток, Россия*  
[mormlek@tinro-center.ru](mailto:mormlek@tinro-center.ru)

**Аннотация:** Обсуждаются и модернизируются предложенные ранее методики оценки выживаемости для различных половозрастных групп северного морского котика на основе анализа данных многолетних наблюдений стада о. Тюлений. Используются аналитические и численные методы математического моделирования. Целью исследования является выявление причины замедления роста популяции о. Тюленьего даже в условиях отсутствия эксплуатации.

### **1. Введение**

Деятельность человека в той или иной степени затронула огромное количество природных популяций растений и животных, причем для многих этих популяций возникла угроза их существования. Здесь особое место занимают популяции коммерчески ценных видов, находящиеся под воздействием промысла. Проблема сохранения и оптимального использования популяций промысловых видов имеет длительную историю. Достаточно давно разработана теория стратегии оптимального промысла, которая призвана обеспечить максимально возможный равновесный урожай при гарантированном сохранении популяции. Однако, находясь под воздействием даже оптимальной эксплуатации, многие популяции начинают деградировать вплоть до полного вымирания. При этом простая отмена промысла зачастую не приводит к восстановлению исходной популяции. Возникает закономерный вопрос, какие негативные внутривидовые изменения спровоцировал промысел (даже оптимальный), если даже после его отмены не происходит восстановление. Ответ на этот вопрос далеко неочевиден. В данной работе на примере локальной популяции северного морского котика, которая эксплуатировалась и наблюдалась в течение длительного периода времени, мы попробуем детально проанализировать эту проблему.

### **2. Популяция северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) о. Тюлений (Охотское море)**

На фоне многолетнего управляемого промысла в популяции северного морского котика о. Тюленьего, как и в других популяциях Серевной Пацифики, появились признаки депрессии; в частности, численность новорожденных щенков уменьшилась вдвое и практически стабилизировалась на этом низком уровне. Несмотря на последовавшее значительное ограничение промысла, а позднее и его полный запрет, ожидаемого восстановления рождаемости в популяции не произошло.

Для выявления причины замедления роста стада о. Тюленьего даже в условиях отсутствия эксплуатации анализируется динамика выживаемости его различных половозрастных групп. Исходными данными служат оценки численности щенков и секачей на лежбище, а также информация о возрастном составе животных, добытых в ходе берегового промысла. Используемые данные собраны сотрудниками ТИПРО-центра на протяжении 56 лет наблюдений популяции северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) о. Тюлений.

Для оценки выживаемости самцов котиков от ноля до двух лет используется методология Р. Ландера (Lander, 1975) с модификациями (Frisman et al., 1982), а также

предлагается новый метод расчета, без каких-либо предположений о характере промысла (Trites, 1989; Жданова и др., 2017а). Оказалось, что в позднем периоде (с конца 80-х годов) методология Р. Ландера перестала работать из-за изменившегося характера промыслового изъятия из популяции. Новый метод позволяет получить удовлетворительные оценки коэффициентов, характеризующих основные этапы жизненного цикла самцов котиков; на их основе получено хорошее модельное приближение динамики секачей (со средней ошибкой аппроксимации 3.2%).

Оказалось, что в конце 80-х годов произошла структурная перестройка выживаемости самцов: немного увеличились выживаемости подростков и половозрелых самцов; при этом значительного снижения ювенильной выживаемости не произошло. Кроме того, на протяжении всего периода морских исследований (1958–1988 гг.) происходило снижение численности самок, а также старение женской части популяции, на фоне резкого снижения выживаемости младших возрастных групп. Численное моделирование показало, что после 1988 г. произошло значительное увеличение выживаемости самок до трех лет и, как результат, положительные тенденции в динамике численности женской части популяции (Жданова и др., 2017б).

Следовательно, причина замедленного роста Тюленьевского стада северного морского котика не в резком снижении выживаемости молоди или других возрастных групп. Вместе с тем обнаружено значительное усиление внутривидовой конкуренции, которое может быть связано с изменением внешних факторов, таких, например, как количество и доступность пищи. Кроме того, конкурентоспособность щенков резко упала на фоне интенсивного промысла, а после уменьшения промыслового давления заметно подросла, но не достигла исходного уровня. Все это может говорить об изменении генофонда популяции и более остро ставит вопрос об изучении эволюционных последствий промысла.

Отметим, что рассмотренная здесь локальная популяция северного морского котика лишь один из примеров многочисленных эксплуатируемых видов с выраженной сезонностью жизненного цикла и сложной возрастной структурой. А значит, выявленные здесь изменения популяционных процессов могут быть общими для многих эксплуатируемых популяций. Эти изменения возможно и должны лежать в основе объяснения трудностей восстановления многих популяций после прекращения промысла.

*Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 15-29-02658).*

## Литература

- Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // *Ecological Modelling*. 1982. V. 16. P. 151–172.
- Lander R.H. Method of determining natural mortality in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) from known pups and kill by age and sex // *J. Fish. Res. Board Can.* 1975. V. 32. № 12. P. 2447–2452.
- Trites A.W. Estimating the juvenile survival rate of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1989. V. 46. P. 1428–1436.
- Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений // *Зоологический журнал*. 2017а. Т. 96. № 6. С. 720–739.
- Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики выживаемости самок северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) стада острова Тюлений // *Биология моря*. 2017б. (принята к печати)

## **ТРАВЯНЫЕ ПОЖАРЫ, ПОЧВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ НА БЫВШИХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ В ЮЖНОМ ПОДМОСКОВЬЕ**

Ханина Л.Г.<sup>1</sup>, Бобровский М.В.<sup>2</sup>, Смирнов В.Э.<sup>1,3</sup>, Иванова Н.В.<sup>1</sup>, Глухова Е.М.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт математических проблем биологии РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*

[khanina.larisa@gmail.com](mailto:khanina.larisa@gmail.com)

<sup>2</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

<sup>3</sup>*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*

**Аннотация:** На ключевых участках южного Подмосковья исследованы растительность и почвы в сопряженных биотопах, сформированных на выведенных из оборота сельскохозяйственных землях при частом воздействии пожаров и при их отсутствии, а также "в контроле" - средневозрастном осиново-березово-широколиственном лесу. Проанализирован вклад факторов "участок" и "тип биотопа" в вариацию химических свойств почв, дана оценка влияния почвенных характеристик на участие видов напочвенного покрова. Показано, что содержание оксида фосфора, кислотность почвы, отношение концентраций углерода/азота и содержание калия являются почвенными характеристиками, в наибольшей мере зависимыми от исследованных типов биотопов (их сукцессионного состояния). Эти же характеристики являются основными, определяющими вариацию участия видов сосудистых растений в исследованных биотопах.

### **1. Введение**

В настоящее время травяные пожары, распространенные по всему миру, представляют собой глобальную экологическую проблему. Рост площадей травяных пожаров в последние десятилетия связывают с различными факторами, среди которых глобальные климатические изменения, а также глобальные изменения структуры природопользования – выведение из сельскохозяйственного оборота больших площадей земель. В России каждую весну травяные пожары охватывают большие площади, при этом в большинстве случаев их причиной является поджигание накопившегося палового материала (засохших прошлогодних побегов и ветоши) на участках заброшенных сельскохозяйственных земель. Выведенные из оборота сельхозземли широко распространены в Подмосковье. На территории Заокского участка Серпуховского района зарастающие пашни составляют 40% от общей площади (67300 га), при этом 98.2% этих земель приходится на пашни, которые в то или иное время испытывали воздействия травяных пожаров (Бобровский и др., 2015).

Ранее нами на ключевых участках, расположенных к югу и юго-востоку от г. Пущино, был проведен анализ растительности и оценены факторы, определяющие различия в эколого-ценотической структуре (ЭЦС) растительного покрова (Смирнов и др., 2016). Было показано, что биотопы, сформированные на выведенных из оборота пахотных землях при частом воздействии пожаров и при их отсутствии, наряду с биотопом "старый лес", являются значимым фактором для ЭЦС, в то время как фактор "участок" и взаимодействие факторов "участок" и "биотоп" не вносят значимых различий в ЭЦС. В настоящей работе на тех же ключевых участках проведена оценка влияния почвенных характеристик на участие видов напочвенного покрова, а также проанализирован вклад факторов "участок" (отражает пространственную неоднородность территории) и "тип биотопа" (отражает сукцессионное состояние экосистем и, косвенно, частоту травяных пожаров) в вариацию химических свойств почв.

## 2. Материалы и методы

Полевые исследования проводили в 2015 г. на трех ключевых участках (Фиан, Каргашино и Агарино), на которых есть пашенные земли, выведенные из сельскохозяйственного оборота от 20 до 30 лет назад. На каждом участке выделено три пространственно сопряженных биотопа (залежь, молодой лес и старый лес). Молодой лес (березняк) и залежь (травяное сообщество без древесной растительности) являются участками зарастающих пашен, которые одновременно были выведены из сельскохозяйственного использования, но залежь многократно выгорала, а молодой лес сформировался либо без пожаров, либо после однократного пожара в начале зарастания. Старый лес – средневозрастной осиново-(или березово-) широколиственный лес с неморальным напочвенным покровом. Было выполнено по 5 геоботанических описаний на залежах и в молодых лесах и по 3 описания в старых лесах (всего 39 описаний на площадках  $10 \times 10$  м); отобрано 27 образцов почв по стандартной методике в верхнем (10 см) слое (по 3 образца на один биотоп на каждом участке). В лаборатории ИФХиБПП РАН для каждого образца определены содержания Собщ., Нобщ., Сорг., рН водн., рН КСl, содержание обменных оснований (Ca, Mg, K, Na), содержание  $K_2O_5$  и  $P_2O_5$ , гранулометрический состав.

Для оценки влияния почвенных характеристик на участие видов напочвенного покрова выполняли каноническую (прямую) ординацию геоботанических описаний всех трех участков посредством анализа избыточности (redundancy analysis, RDA) – по алгоритму и с учетом рекомендаций Borcard et al. (2011) и Legendre & Legendre (2012). Для выполнения RDA почвенные параметры преобразовывали в соответствии с требованиями статистической модели метода. Из доступных почвенных характеристик по результатам процедуры прямого отбора (forward selection) выбрали C/N, рН(по КСl) и К. Эти переменные вошли в окончательную (экономную) модель RDA в качестве предикторов. Кроме собственно канонической ординации, в рамках RDA выполнили также разложение дисперсии откликов (видовой матрицы) относительно 1) почвенных характеристик (количественные переменные), 2) фактора "биотоп" и 3) фактора "участок" (качественные переменные). Соответствующие доли дисперсии иллюстрировали с помощью диаграммы Венна.

Оценку вкладов участков и биотопов в вариацию химических характеристик почв проводили для двух участков (Каргашино и Агарино). Выполняли однофакторный дисперсионный анализ ANOVA и *v*-test (Husson et al., 2017). Последний рассчитывает стандартизованную величину эффекта, равную разности между средним значением переменной в категории (участок или биотоп) и средним значением переменной в целом (по всем значениям), деленной на стандартное отклонение, и находит ее значимость. Использовали скорректированные *p*-значения (*p-adjust* в Таблице) по Holm (1979).

Статистический анализ выполняли в среде статистического программирования R (R Core Team, 2017).

## 3. Результаты

Результаты канонической ординации показали, что первые три канонические оси являются значимыми, они объясняют около 29% от общей дисперсии (17, 7 и 5% первая, вторая и третья оси, соответственно). Наибольшие корреляции с осями имеют почвенные характеристики: C/N – корреляция с первой осью  $r = 0.69$ , рН.КСl – со второй осью  $r = -0.75$  и содержание К – с третьей осью  $r = 0.83$  (Рисунок А). Наибольшая фракция дисперсии (19%) является общей для почвенных характеристик и биотопа (Рисунок Б). У «участка» с «почвой» нет значимой общей фракции, что означает, что не выявлено вариации растительности, определяемой почвенными параметрами в пределах участков. Вариация растительности связана с почвенными параметрами биотопов в большей мере, чем с параметрами участков; при этом основными почвенными характеристиками,

определяющими вариацию растительности, являются кислотность почвы, содержание углерода и азота, а также содержание калия.

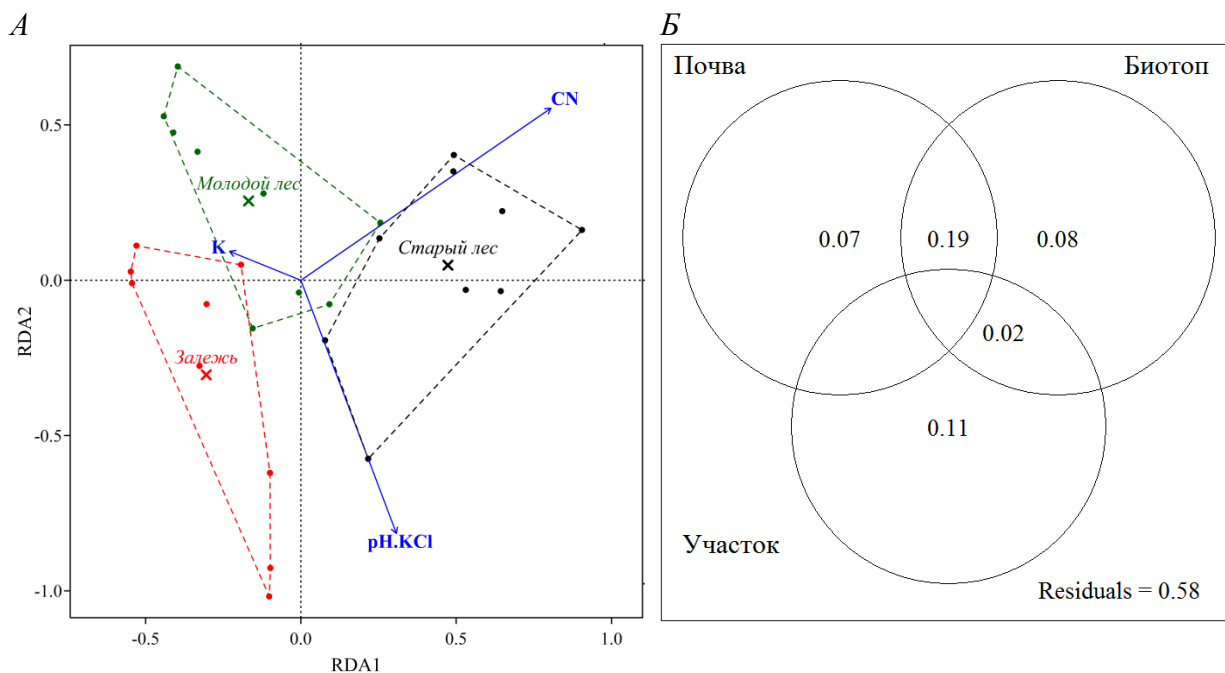


Рисунок – Результаты канонического анализа (RDA) растительности:

*А* ординационная диаграмма, вектора – характеристики почв, предикторы; *Б* диаграмма Венна, показывающая разложение дисперсии растительности в долях единицы относительно почвенных характеристик, факторов "биотоп" и "участок"

Анализ влияния биотопов и участков на почвенные характеристики показал, что фактор "участок" является значимым только для Ca, в то время как фактор "биотоп" является значимым для вариации практически всех исследуемых химических характеристик почв (кроме Na, pH.H<sub>2</sub>O и Mg); наибольший вклад биотопов в вариацию значений наблюдается для содержания P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> и K, pH.KCl, C/N (Таблица).

Таблица – Результаты статистического анализа вклада фактора "биотоп" в вариацию значений химических характеристик почв

	ANOVA		Залежь		Молодой лес		Старый лес	
	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>p-adjust</i>	<i>v-test</i>	<i>p-adjust</i>	<i>v-test</i>	<i>p-adjust</i>	<i>v-test</i>	<i>p-adjust</i>
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0.776	0.000	<b>3.611</b>	<b>0.002</b>	-1.469	0.304	-2.142	0.161
pH.KCl	0.662	0.002	1.409	0.477	<b>-3.340</b>	<b>0.006</b>	1.931	0.214
CN	0.646	0.002	<b>-3.005</b>	<b>0.016</b>	0.292	0.770	<b>2.713</b>	<b>0.053</b>
K	0.493	0.024	<b>2.887</b>	<b>0.019</b>	-1.638	0.304	-1.249	0.635
Ca	0.472	0.025	2.125	0.134	<b>-2.686</b>	<b>0.043</b>	0.561	1.000
C	0.429	0.030	-0.681	0.991	-1.923	0.218	<b>2.605</b>	<b>0.064</b>
N	0.391	0.030	-0.119	0.991	-2.172	0.149	2.291	0.132

На залежи положительная величина эффекта отмечена для содержания оксида фосфора и калия, что может быть объяснено высокой скоростью обменных процессов в травянистых сообществах при возможном в прошлом внесении в почвы пашен калийных и фосфатных удобрений. Отрицательная величина эффекта для C/N на залежах и положительный эффект для C/N в "старом лесу" (там же отмечен положительный эффект,

близкий к значимому, для содержания С) свидетельствуют о потерях углерода на пашне и относительно высоком уровне почвенного богатства в исследованных средневозрастных лесах. Значимый отрицательный эффект для рН (по КС1) в биотопе "молодой лес" подтверждает подкисление почвы в молодых лесах, известное по литературе. Значимый отрицательный эффект для содержания кальция в почвах биотопа "молодой лес" свидетельствует об относительном богатстве кальцием почв на залежи и в "старом лесу", что, однако, должно быть дополнительно исследовано с учетом фактора "участок".

Таким образом, на двух модельных участках на территории южного Подмосковья показано, что для экосистем, сформированных на выведенных из оборота пахотных землях, их сукцессионное состояние ("тип биотопа"), зависящее от воздействия пожаров, является значимым фактором для вариации практически всех исследуемых химических характеристик почв; наибольший вклад фактора "тип биотопа" наблюдается в вариацию значений содержания оксида фосфора, кислотности почвы, отношения концентраций углерода/азота и содержания калия. Показано, что эти же почвенные характеристики (помимо содержания оксида фосфора) в большой мере связаны с вариацией участия видов сосудистых растений между биотопами. Вероятно, содержание оксида фосфора также может являться значимым параметром для вариации видов растений на первых двух участках, поскольку он был убран из RDA-анализа исключительно вследствие "выбросов" его значений на третьем участке.

## Заключение

Проведенный анализ модельных территорий на юге Московской области позволяет сделать предварительное заключение о существенном влиянии травяных пожаров на сукцессионное состояние экосистем и почв в их составе, что отражается в варьировании состава и структуры растительного покрова, химических свойствах почв. Содержание оксида фосфора, кислотность почвы, отношение концентраций углерода/азота и содержание калия являются почвенными характеристиками, в большой мере зависимыми от типов биотопов, выделяемых на зарастающих пашнях с учетом частоты пожарных воздействий. Эти же характеристики связаны с варьированием участия видов сосудистых растений в исследованных биотопах.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ и Правительства Московской области (проекты 17-44-500297 и 14-44-03666).*

## Литература

- Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Шашков М.П., Иванова Н.И., Смирнов В.Э. Разнообразие сукцессий при зарастании сельскохозяйственных угодий на юге Московской области по данным дистанционного зондирования // Математическое моделирование в экологии / Материалы Четвертой Национальной научной конференции с международным участием, 18-22 мая 2015 г. – Пущино, ИФХиБПП РАН, 2015. С. 28-29.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Иванова Н.В., Бобровский М.В. Анализ эколого-ценотической структуры растительности на зарастающих сельскохозяйственных полях Заокского участка Московской области // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием). М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 58-59.
- Borcard D., Gilbert F., Legendre P. Numerical ecology with R!. Use R series. N.Y.: Springer Sci., 2011. 306 p.
- Holm S. A simple sequentially rejective multiple test procedure // Scand. J. Statist. 1979. V. 6. P. 65–70.
- Husson F., Le S., Pagès J. Exploratory multivariate analysis by example using R. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 2017. 248 pp.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology, 3rd English ed. Developments in Environmental Modelling, V. 24. Amsterdam: Elsevier Sci. BV, 2012. 990 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017. URL: <http://www.R-project.org>.



## **ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ СЦЕНАРНОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ КЛИМАТОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РОССИИ НА ОСНОВЕ РЕГИОНАЛЬНО АДАПТИРОВАННОЙ МОДЕЛИ SEVER**

Хвостиков С.А., Барталев С.А.

*Институт космических исследований РАН, Москва, Россия*  
[khvostikov@d902.iki.rssi.ru](mailto:khvostikov@d902.iki.rssi.ru)

**Аннотация:** Глобальная модель динамики растительного покрова SEVER была адаптирована для более точного воспроизведения пространственного распределения растительности на территории России. Полученные на ее основе прогнозы показывают значительное изменение ареалов обитания основных типов растительности России при различных климатических сценариях.

Глобальные динамические модели растительности (DGVM – Dynamic Global Vegetation Models) позволяют воспроизводить изменения характеристик растительности на больших территориях с учетом их взаимосвязи с климатическими трендами. Эти модели часто используются в составе моделей геосистемы для прогнозирования изменения климата.

Адекватность модельных прогнозов зависит, в том числе, и от точности задания значений параметров модели. Определение значений параметров требует использования большого объема данных реальных наблюдений за процессами в растительности при различных условиях на этапе построения и настройки моделей. Многолетние архивы спутниковых данных могут предоставить необходимую для настройки моделей информацию на больших территориях. В данной работе продукты спутникового картографирования были использованы для параметризации модели с целью увеличения ее способности воспроизводить пространственное распределение растительного покрова России. Подробно модель, данные и процесс параметризации описаны в работе (Барталев и др., 2017).

Подход к параметризации глобальной модели растительности на основе карт растительного покрова России был опробован на примере модели SEVER (Venevsky, Maksyutov, 2007). Она моделирует процессы в десяти функциональных типах растительности, включая хвойные и лиственные леса бореальной, умеренной и тропической климатических зон и травянистую растительность на уровне клеток с пространственным разрешением  $0,5^\circ \times 0,5^\circ$  по широте и долготе. В ее основе лежит модель LPJ (Sitch et al., 2003) с улучшенным блоком моделирования природных пожаров и возможностью использования ежедневных климатических данных.

Для моделирования использовались климатические данные NCEP (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/>) за 1957-2006 годы, интерполированные до пространственного разрешения  $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ . Данные о концентрации  $\text{CO}_2$  и почве получены из тех же источников, что и в модели LPJ (Sitch et al., 2003). Качество работы модели оценивалось по степени схожести модельного распределения типов растительности с картой растительного покрова России (Барталев и др., 2011).

Настройка модели SEVER осуществлялась в два этапа. На первом этапе на основе визуального сравнения спутниковых и модельных данных были выявлены проблемы моделирования пространственного распределения растительности. Затем была проведена модификация модели, направленная на улучшение ее качества, а именно доработаны алгоритмы учета конкуренции за свет между видами, имитации тундровых экосистем и коррекции высотного градиента температуры воздуха.

На втором этапе выполнена формальная оптимизация параметров модели с целью максимизации критерия схожести модельных и спутниковых оценок пространственного распределения типов растительности. Критерий схожести был основан на значениях корреляции доли типов растительности в каждой клетке регулярной сетки модели. По результатам настройки значение критерия качества увеличилось на 60% на первом этапе и

еще на 36% на втором, значения корреляции для каждого типа растительности существенно возросли.

Прогнозирование изменения растительности России на ближайшее столетие осуществлялось для четырех сценариев изменения концентрации парниковых газов в атмосфере, предложенных МГЭИК - RCP 2.6-8.5. Прогноз изменения климата для всех четырех сценариев был получен по данным модели земной системы HadGEM-2-ES (Jones et al., 2011).

Результаты прогнозирования показывают, что для всех сценариев характерно существенное уменьшение площади хвойных вечнозеленых бореальных лесов России и менее значимое уменьшение площади бореальных широколиственных и лиственных лесов (рисунок 1). Эти леса будут преимущественно заменены широколиственными листопадными лесами умеренного пояса, а также, в меньшей степени, травянистыми типами растительности.

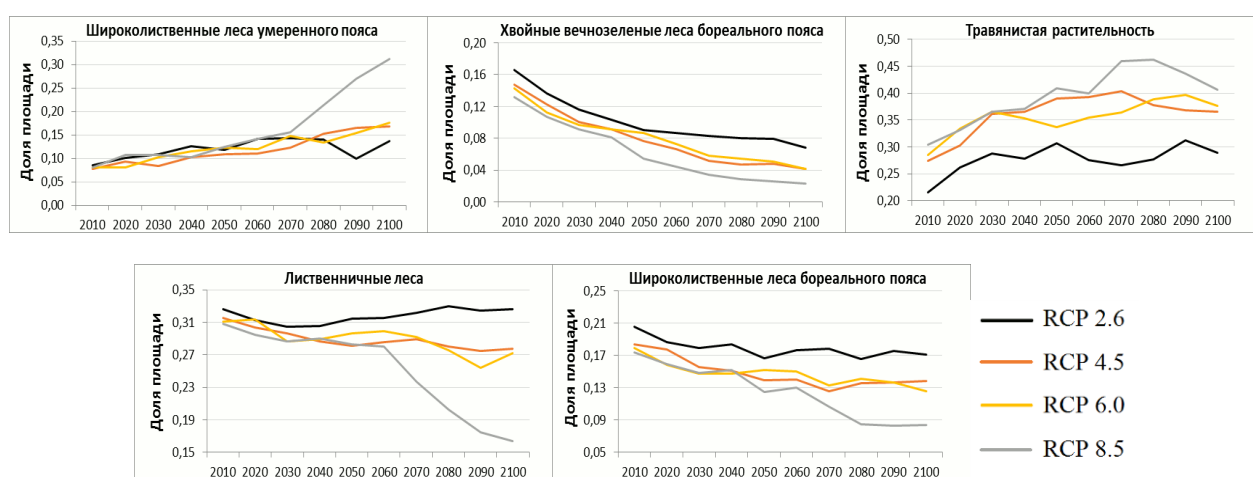


Рисунок 1 – Динамика доли площади основных типов растительности относительно площади территории России для разных сценариев изменения климата

Отдельно стоит выделить прогноз для наиболее пессимистичного сценария изменения климата - RCP 8,5. В соответствии с этим прогнозом к концу текущего столетия может наблюдаться почти двукратное уменьшение площади лиственных и листопадных лесов бореального пояса, более чем двукратное уменьшение площади занимаемой ценными хвойными вечнозелеными породами. Стоит отметить, что модель воспроизводит динамику растительного покрова на основе моделирования усредненных индивидов каждого типа растительности, равномерно распределенных в клетке моделирования. В связи с этим можно предположить, что модель переоценивает скорость смены типов лесного покрова по мере изменения климата России.

## Литература

- Барталев С.А., Егоров В.А., Ершов Д.В., Исаев А.С., Лупян Е.А., Плотников Д.Е., Уваров И.А. Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектрорадиометра MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 8. № 4. С. 285-302.
- Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Лупян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А., Шабанов Н.В. Спутниковое картографирование растительного покрова России // М.: ИКИ РАН, 2017. 208 с.
- Jones C. D. et al. The HadGEM2-ES implementation of CMIP5 centennial simulations // Geo-scientific Model Development. 2011. V. 4. № 3. P. 543-570.

Sitch S, Smith B, Prentice I, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, et al. (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model // *Global Change Biology*. 2003. V. 9. № 2. P. 161–185.

Venevsky S., Maksyutov S. SEVER: A modification of the LPJ global dynamic vegetation model for daily time step and parallel computation // *Environmental Modelling & Software*. 2007. V. 22. № 1. P. 104-109.

## ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПОЧВЕННОЙ СИСТЕМЫ В СТРУКТУРЕ МОДЕЛЕЙ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Чертов О.Г.

*Бингенский политехнический университет, Ольденбург, Германия*  
[oleg\\_chertov@hotmail.com](mailto:oleg_chertov@hotmail.com)

**Аннотация:** На примере моделей динамики органического вещества почв рассматриваются варианты включения моделей почвенной системы в структуру различных типов динамических моделей лесных экосистем и лесных насаждений.

Динамические модели наземных экосистем очень часто ограничиваются весьма упрощенным представлением почвы как фактора среды, характеризующего эдафические условия местообитания и остающегося константным при развитии растительного сообщества. Такой подход был удовлетворителен в ранних гЭП-моделях и до сих пор используется в лесоводственных моделях прироста стволовой древесины. Однако хорошо известно, что сукцессионная динамика экосистем являет собою синхронное изменение растительности, почвы и всей биоты, определяющей функционирование продукционного и деструкционного компонентов экосистемы.

Развитие моделирования почвы началось со времен становления научного почвоведения в XIX веке, вначале с акцентом на процессы формирования почвенного перегноя, сменившимся впоследствии интересом к процессам его минерализации, и к гидротермическому режиму почв. В настоящее время модели динамики органического вещества почв (МОВ) позволяют уже достаточно детально вычислять компоненты баланса углерода и азота, изменение процессов минерализации опада и гумуса и собственно гумификации, включая и почвообразующую активность почвенной фауны (Komarov et al., 2017).

В современных моделях экосистемного уровня чаще всего представлены МОВ, фактически динамики C, N и реже P, а также водно-теплового режима. Динамика других элементов в почве пока отражается в единичных случаях (Wallman et al., 2005; Komarov et al., 2012).

По характеру использования МОВ в структуре современных моделей они могут быть разделены на две группы: без обратной связи к динамике растительности и с обратной связью. Примером первых служат лесоводственные модели хозяйственной продуктивности леса с пересчетом таксационных параметров конверсионными функциями в пулы углерода и лесного опада, как например в EFISCEN (Nabuurs et al., 2000) и MELA (Hirvelä et al., 2017). В этом случае МОВ просто пристраивается к структуре основной модели и запускается пулом опада из основной модели для вычисления эмиссии CO<sub>2</sub> в атмосферу и для оценки секвестрации углерода в почве. Изменения почвы в этих моделях никак не влияют на динамику растительности.

В процессных моделях с обратной связью к растительности МОВ функционально встроены в структуру модели, как например, в моделях Century (Parton et al., 1988) и EFIMOD (Komarov et al., 2003). Основным драйвером обратной связи служит доступный азот почвы, продуцируемый при полной минерализации органического вещества опада и гумуса. Этот азот и влияет на продуктивность растительности. По способу отражения роли азота в продуктивности растений процессные модели делятся также на две группы:

- модели, где азот рассматривается как внешний фактор (так же как температура и влажность) и учитывается поправочными коэффициентами к базовой функции роста (Kellomäki et al., 1993; Seidl et al., 2012);

- модели, где азот представляет собою ресурс для синтеза биомассы растений (Komarov et al., 2003), по которому рассчитывается прирост биомассы с использованием видоспецифичных параметров потребности в азоте на основе данных по его концентрации в

органах растений как количественное выражение существующего в геоботанике деления растений по трофности от олиготрофов до нитрофилов.

Как показал опыт работы с использованием МОВ в структуре моделей экосистем (Комаров и др., 2007), в рамках полной модели экосистемы становится возможным проводить более детальную и обоснованную калибровку также и почвенных моделей. Как правило, методика калибровки моделей обсуждается редко. Основным методическим приемом является варьирование величин недостаточно обоснованных параметров и процессов, избегая манипуляций с «надежными» параметрами, полученными в эксперименте. При калибровке собственно МОВ обращается внимание только на почвенные параметры. Калибровка МОВ в экосистемных моделях с обратной связью между почвой и растительностью, хотя и более сложна, но более информативна в связи с анализом, как параметров почвы, так и растительности, то есть, в этом случае принимается во внимание реакция всей экосистемы на изменение почвенных процессов.

## Литература

- Комаров А.С., Чертов О.Г., Надпорожская М.А., Быховец С.С., Грабарник П.Я., Зудин С.Л., Андриенко Г., Андриенко Н., Припутина И.В., Зубкова Е.В., Морен Ф., Бхатти Дж., Михайлов А.В. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. - Москва, Наука. - 2007. - 380 с.
- Hirvelä H., Härkönen K., Lempinen R., Salminen O. MELA2016 Reference Manual. Natural Resources Institute Finland, Helsinki. - 2017. - 547 pp.
- Kellomäki S., Väisänen H., Strandman H. FinnFor: a model for calculating the response of the boreal forest ecosystem to climate changes // Research Note No 6. Faculty of Forestry, University of Joensuu, Finland. – 1993. - 120 pp.
- Komarov A.S., Khoraskina Yu.S., Bykhovets S.S., Bezrukova M.G. Modelling of soil organic matter and elements of soil nutrition dynamics in mineral and organic forest soils: the ROMUL model expansion // Procedia Environmental Sciences. - 2012. - Vol. 13. - P. 525–534.
- Komarov, A., Chertov, O., Zudin, S., Nadporozhskaya, M., Mikhailov, A., Bykhovets, S., Zudina, E., Zoubkova. EFIMOD 2 - - A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling - 2003. – Vol. 170. - P. 373-392.
- Komarov, A., Chertov, O., Bykhovets, S., Shaw, C., Nadporozhskaya, M., Frolov, P., Shashkov, M., Shanin, V., Grabarnik, P., Priputina, I., Zubkova, E. Romul\_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecological Modelling. - 2017. – Vol. 345. - P. 113–124.
- Nabuurs G.-J., Schelhaas M.-J., Pussinen A. Validation of the European Forest Information Scenario Model (EFISCEN) and a projection of Finnish forests // Silva Fennica. – 2000. – 34. – P. 167-179.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A., An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // Ecological Modelling. - 2012. – Vol. 231. - P. 87-100.
- Parton W.J., Stewart J.W.B., Cole C.V. Dynamics of C, N, P and S in grasslands soils: a model // Biogeochemistry. - 1988. - Vol. 5. - P. 109–131.
- Wallman, P., Svensson, M., Sverdrup, H., Belyazid, S., ForSAFE – an integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments // Forest Ecology and Management. - 2005. – Vol. 207. – P. 19-36.

## **МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ЭРОЗИОННО-ОПАСНЫХ ОСАДКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Чижикова Н.А., Савельев А.А., Голосов В.Н.

*Казанский федеральный университет, Казань, Россия*  
[nelly.chizhikova@kpfu.ru](mailto:nelly.chizhikova@kpfu.ru)

**Аннотация:** Для Европейской территории России построены модели динамики эрозионно-опасных осадков теплого периода. Модели используют аппарат случайных полей для восстановления непрерывного пространственно-временного поля распределения моделируемых характеристик. В настоящее время наибольший рост осадков достигается в лесной зоне и юге ЕТР, наибольшие приросты степной и лесостепной зоны наблюдались десятилетия назад.

### **1. Введение**

Одной из наиболее острых проблем земледелия является водная эрозия почвы, вклад в которую вносит ливневый смыв. Эрозионность дождя связана со многими факторами, в том числе с его интенсивностью, кинетической энергией капель и др. (Ellison, 1947; Ларионов, 1993). Дождевые капли способны разбивать почвенные частицы и перемещать их. Большое количество дождевых капель приводят к запечатыванию почвенных пор мелкими частицами, образуя корку на её поверхности и снижая её способность к инфильтрации, из-за чего увеличивается поверхностный сток и смыв. Классическим порогом для выделения класса эрозионно-опасных дождей является суточный слой осадков 10 мм, однако согласно исследованиям (Edwards & Owens, 1991) более 75-80% суммарных потерь почвы на распахиваемых склоновых водосборах приходится на экстремальные ливни со слоем более 40-50 мм.

На фоне интенсификации глобального водного цикла (Durack et al., 2012), для Европейской территории России (ЕТР) отмечается рост количества летних осадков (Groisman et al., 2013; Второй оценочный доклад..., 2014), а также их длительности и интенсивности (Zolina, 2012). При этом подавляющее число научных работ сфокусировано на поиске и анализе линейных трендов для выявления глобальных климатических тенденций, тогда как для анализа взаимосвязанных изменений эрозионности осадков теплого периода и скорости эрозионных процессов, изменений частоты эрозионных событий, необходим учет более сложных вариаций режима осадков. В этой связи необходимо совершенствование моделей, используемых для выявления трендов эрозионно-опасных осадков. Необходима единая пространственно-временная модель, которая могла бы фиксировать параметры временных трендов в каждой станции «гладко» изменяющимися в пространстве, а также учитывать их пространственную ковариацию; необходима модель временных трендов без использования жёстко заданных базисов.

Целью данной работы является уточнение оценок и гипотез о направленности трендов изменения режима эрозионно-опасных осадков для Европейской территории России.

### **2. Материалы и методы**

Данные о суточном слое осадков сети метеорологических станций предоставлены Российским исследовательским институтом гидрометеорологической информации – Мировым центром данных (Веселов, 2002; Razuvaev et al., 1993). Из всего списка станций, относящихся к ЕТР, на основании длины временной серии (период 1960-2015 гг.) и количества отсутствующих данных (не более 20% от серии наблюдений, в соответствии с рекомендациями Zolina, 2012) для анализа были выбраны 167. Для выделения эрозионно-опасной категории дождей в данной работе взята суточная сумма осадков, превышающая 10 мм.

На первом этапе для уточнения гипотез и оценок происходящих изменений для каждой временной серии данных (для каждой погодной станции) была выбрана простейшая модель, наилучшим образом описывающая динамику изучаемой величины во времени: монотонная (линейный рост, снижение), немонотонная (унимодальная модель, парабола с вершиной вверху или внизу). Тренд осадков был оценен с помощью обобщенных линейных моделей (generalized linear model, GLM), связывающих анализируемую характеристику осадков с календарным годом. Для частоты ливневых осадков теплого периода года выбрана модель, учитывающая пуассоновское распределение зависимой переменной. Для суммы ливневых осадков выбрана модель, где зависимая переменная характеризуется гамма распределением.

На втором этапе была построена пространственно-временная модель Байесовского типа, обладающая преимуществом возможности учета пространственной ковариации параметров и не требующая жестко заданных базисов. В качестве инструмента моделирования была выбрана статистическая система INLA (Rue et. al, 2009), которая использует аппарат случайных полей для восстановления непрерывного пространственно-временного поля распределения моделируемой характеристики.

### 3. Результаты

Для частоты и суммы осадков, выпадающих суточными слоями до 40 мм наблюдаются следующие закономерности: преобладание тенденций к линейному росту в лесной зоне, унимодальная динамика в степной зоне и западе лесостепной зоны, снижение альпийского высотных поясов и субтропиков Черноморского побережья Кавказа. Осадки, выпадающие суточным слоем 40-50 мм, демонстрируют снижение количества в лесной зоне, рост в лесостепной, степной зоне (район Среднерусской возвышенности) и на юге ЕТР.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФ (проект №15-05-20006).*

### Литература

- Веселов В.М. Архивы Госфонда на ПЭВМ и технология их организации. // Труды Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных, 2002. Т. 170, с. 16-30.
- Второй оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М., Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 2014. 1008 с.
- Ларионов Г.А. Эрозия и дефляция почв. – М., МГУ, 1993, 200 с.
- Durack P.J., Wijffels S.E., Matear R.J. Ocean Salinities Reveal Strong Global Water Cycle Intensification During 1950 to 2000. // Science, 2012. P. 455–458.
- Edwards W.M., Owens L.B. Large storm effects on total soil loss. // Journal of Soil and Water Conservation, 1991. V. 46. P. 75–78.
- Ellison W. D., Ellison O. T. Soil erosion studies part VI: Soil detachment by surface flow. // Agriculture Engineering, 1947. V. 28. P. 402–406.
- Groisman P.Y., Knight R.W., Zolina O.G. Recent Trends in Regional and Global Intense Precipitation Patterns. // Climate Vulnerability, 2013. Pp. 25-55.
- Razuvayev V.N., Apasova E.G., Martuganov R.A., Steurer P., Vose R. Daily Temperature and Precipitation Data for 223 U.S.S.R. Stations. – ORNL/CDIAC, Numerical data package – 040, Oak Ridge National laboratory, Oak Ridge, Tennessee, USA, 1993.
- Rue H., Martino S., Chopin N. Approximate Bayesian Inference for latent Gaussian models using Integrated Nested Laplace Approximations // Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology), 2009. V. 71, № 2. P. 319-392.
- Zolina O. Change in intense precipitation in Europe. // Kundzewicz Z.W. (eds.). Changes in Flood Risk in Europe, 2012. IAHS Press, Wallingford, Oxfordshire, UK. Special Publication No. 10.

## **ВОЗМОЖНОСТИ ДИСТАНЦИОННОЙ ИНДИКАЦИИ ХАРАКТЕРА ПОЧВООБРАЗУЮЩИХ И ПОДСТИЛАЮЩИХ ПОРОД АГРОЧЕРНОЗЕМОВ ПО ЦВЕТОВЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ ИХ ПОВЕРХНОСТИ**

Чинилин А.В.

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва,  
Россия*  
[andreychinilin@gmail.com](mailto:andreychinilin@gmail.com)

**Аннотация:** Проведен анализ связи кривых спектральной отражательной способности поверхности почв с особенностями почвообразующих и подстилающих пород на примере нескольких тестовых участков в черноземной зоне. Получены регрессионные модели и выявлены наиболее информативные участки спектра и спектральные индексы для картографирования минералов-индикаторов пород.

Появление компьютерных технологий (геоинформационных, спутниковых) создает хорошие предпосылки для более детального изучения почвообразующих и подстилающих пород (их состава, свойств, распространения), повышения объективности получаемой информации.

Изучение почвенного покрова на основе спутниковых данных базируется на связи спектральной отражательной способности (СОС) почв с ее составом (Ben-Dor, Banin, 1995; Ben-Dor et al., 1999; Stoner, Baumgardner, 1981). Спектральные характеристики образцов почв преимущественно определяются содержанием гумуса и его качественным составом, минералогическим и гранулометрическим составом (Михайлова, Орлов, 1986; Савин, Столбовой, 1997; Карманов, 1974; Stoner, Baumgardner, 1981).

Данные дистанционного зондирования (ДДЗ) давно и широко используются для дешифрирования почв и их отдельных свойств. В ряде работ (Dobos и др., 2013; Fornaciai и др., 2009; Hubbard, Crowley, 2005; Kumar и др., 2015) показываются потенциальные возможности дешифрирования различных почвообразующих и подстилающих пород (в основном, в региональном масштабе).

Для черноземной зоны этот вопрос практически не изучен. Целью настоящего исследования является анализ связи СОС поверхности агрочерноземов с особенностями почвообразующих и подстилающих пород с целью определения возможностей их дешифрирования по ДДЗ.

Объектом исследования выступают почвенный покров, почвообразующие и подстилающие породы тестовых участков СХП «Белогорье» ЗАО «Агрофирма Апротек - Подгоренская» Подгоренского района Воронежской области. Территория исследования расположена в южной части Среднерусской возвышенности, на правом берегу р. Дон, в пределах Калитвянского волнисто-балочного южно-лесостепного района. Почти все землепользование представлено межбалочными водоразделами р. Дон со склонами различной крутизны. Абсолютные отметки высот водоразделов находятся в пределах 250-330 м. На большей части территории исследования распространены черноземы обыкновенные (Haplick Chernozems (Glossic, Ruptic) в классификации WRB, миграционно-мицелярные агрочерноземы в «КиДПР»).

Проведено полевое почвенно-ландшафтное обследование с отбором образцов для дальнейшего анализа спектральной отражательной способности почв и изучения минералогического состава фракций (менее 1, 1-5, 5-10 и более 10 мкм), выделенных из пахотных горизонтов и подстилающих и почвообразующих пород.

По результатам минералогического анализа фракции менее 1 мкм образцов почвообразующих и подстилающих пород было выявлено следующее: профили агрочерноземов, сформированных на покровных отложениях отличаются от профилей агрочерноземов, подстилаемых неогеновыми глинистыми и песчаными отложениями по



следующим минералогическим показателям: наличию хлорита, большому количеству гидрослюд, отсутствию цеолитов. Неогеновые глинистые отложения фактически мономинеральны, в них резко доминируют смектиты с примесью цеолитов. Неогеновые песчаные отложения отличаются высоким содержанием каолинита и меньшим – гидрослюд.

Следующим шагом было построение моделей множественной пошаговой регрессии на основе анализа кривых СОС нерастерых и растерых образцов и минералогическим составом. Установлено, что наиболее информативными характеристиками для картирования содержания каолинита (минерала-индикатора неогеновых песчаных отложений) являются средние значения отражения в диапазонах 400-450 нм, 500-550 нм, 650-700 нм и следующие спектральные индексы:  $NIR/R$ ,  $G/R$ , а также нормализованное разностное отношение синего и инфракрасного каналов. Наиболее информативными характеристиками для картирования содержания смектита (минерала-индикатора неогеновых глинистых отложений) на территории тестовых участков являются средние значения в диапазонах 450-500 нм, 850-890 нм и спектральные индексы:  $NIR/B$  и  $G/R$ . Найденные закономерности могут служить основой для построения автоматизированных алгоритмов дешифрирования характера почвообразующих пород почв региона по изображению их открытой поверхности по данным дистанционного зондирования.

## Литература

- Михайлова Н.А., Орлов Д.С. Оптические свойства почв и почвенных компонентов. Москва: Наука, 1986. 118 с.
- Савин И.Ю., Столбовой В.С. Спектрально-отражательная способность красноцветных почв Сирии // Почвоведение. 1997. № 4. С. 427–434.
- Карманов И.И. Спектральная отражательная способность и цвет почв как показатель их свойств. Москва: Колос, 1974. 351 с.
- Ben-Dor E., Banin A. Near infrared analysis (NIRA) as a method to simultaneously evaluate spectral featureless constituents in soils // Soil Sci. 1995. Т. 159. № 4. С. 259–270.
- Ben-Dor E., Irons J.R., Epema G.F. Soil reflectance // Manual of Remote Sensing, Volume 3, Remote Sensing for the Earth Sciences, 3rd Edition. , 1999. С. 111–118.
- Dobos E. и др. Soil parent material deliniation using MODIS and SRTM data // Hungarian Geogr. Bull. 2013. Т. 62. № 2. С. 133–156.
- Fornaciai A. и др. Landsat 5 TM images and DEM in lithologic mapping of Payen Volcanic Field (Mendoza Province, Argentina) // Ital. J. Remote Sens. 2009. С. 11–24.
- Hubbard B.E., Crowley J.K. Mineral mapping on the Chilean–Bolivian Altiplano using co-orbital ALI, ASTER and Hyperion imagery: Data dimensionality issues and solutions // Remote Sens. Environ. 2005. Т. 99. № 1–2. С. 173–186.
- Kumar C. и др. Lithological Discrimination and Mapping using ASTER SWIR Data in the Udaipur area of Rajasthan, India // Procedia Earth Planet. Sci. 2015. Т. 11. С. 180–188.
- Stoner E.R., Baumgardner M.F. Characteristic variations in reflectance of surface soils // Soil Sci. Soc. Am. J. 1981. Т. 45. № 6. С. 1161–1165.

## ОЦЕНКА СРЕДСТВАМИ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ЛЕСАХ РАЗНЫХ ТИПОВ

Шанин В.Н.<sup>1,2</sup>, Чертов О.Г.<sup>3</sup>, Быховец С.С.<sup>1</sup>, Лукина Н.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

[shaninvn@gmail.com](mailto:shaninvn@gmail.com)

<sup>2</sup> *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*

<sup>3</sup> *Бингенский политехнический университет, Ольденбург, Германия*

**Аннотация:** Для прогноза динамики лесных экосистем в разных природных условиях и типах леса в Европейской части России с учетом различных внешних воздействий (пожары, изменение климата, рост поступления соединений азота с атмосферными осадками) использовалась индивидуально-ориентированная система моделей EFIMOD.

Целью работы является оценка с помощью вычислительных экспериментов реакции лесов на климатические изменения, пожары и загрязнение воздуха соединениями азота, исходя из предположения, что данная динамика будет существенно различаться для разных типов леса в силу различий в водном режиме, богатстве почв и составе растительности. Использовалась разработанная ранее система моделей популяционной динамики и биологического круговорота углерода и азота в лесных экосистемах EFIMOD (Komarov et al., 2003; Моделирование..., 2007). В качестве экспериментального объекта было выбрано Мантуровское лесничество Костромской обл., расположенное в подзоне южной тайги Европейской России. Использовались материалы лесоустройства 1997 г. Для проведения имитационных экспериментов были разработаны несколько сценариев: без нарушений (NAT\_S), с пожарами (FIR\_S), с повышенным уровнем поступления соединений азота (NAT\_N), с учетом прогнозируемого изменения климата (NAT\_C).

Результаты моделирования были сгруппированы в соответствии с типами леса по В.Н. Сукачеву (Сукачев, 1972). Всего на изучаемой территории представлено 9 групп типов леса: лишайниковый, брусничный, черничный, кисличный, долгомошный, приручейно-кустарниковый, травяно-болотный, травяно-сфагновый и сфагновый.

Моделирование показало, что сценарий NAT\_S приводит к снижению доли мелколиственных пород (осины и березы) и к соответствующему возрастанию доли хвойных. Сценарий NAT\_C характеризуется схожей динамикой, но с более существенным возрастанием доли ели. Для сценария NAT\_N характерно сохранение высокой доли более требовательных к азоту мелколиственных пород (осины и березы), а также более высокая, по сравнению с двумя предыдущими сценариями, доля сосны. Сценарий FIR\_S также приводит к формированию древостоев с высоким участием сосны и березы, которые являются основными участниками послепожарных сукцессий. Наиболее существенные изменения в породном составе были отмечены для типов леса, отличающихся высоким богатством почв.

Независимо от сценария, в ходе развития лесов за 100 лет наиболее существенное возрастание запасов углерода в древостое характерно для наиболее бедных местообитаний: лишайникового, брусничного и, в меньшей степени, сфагнового. В сценариях NAT\_C и NAT\_N возрастание запасов углерода в древостое более существенно, по сравнению со сценарием NAT\_S. Для всех типов леса, кроме лишайникового, сценарий FIR\_S характеризуется практически неизменным запасом углерода в древостое через 100 лет, либо незначительным его снижением. Наибольшее накопление углерода в пуле сухостоя и валежа характерно также для лишайникового и брусничного типов леса.

По характеру изменения запасов углерода в лесной подстилке можно выделить две группы типов леса: в первой группе (лишайниковый, брусничный, черничный и кисличный)

рассчитанные изменения запасов углерода в подстилке носят преимущественно положительный характер. Исключения составляют сценарии NAT\_C и FIR\_S, но в этих случаях снижение за 100 лет не превышает 20%. Во второй группе типов леса запасы углерода в пуле подстилки снижаются, за исключением сценария NAT\_N, а наиболее существенное снижение (до 70 %) наблюдается при сценарии NAT\_C.

По изменению пула углерода в минеральных горизонтах почв за 100-летний период моделирования все типы леса подразделяются на две такие же группы. В первой группе изменения в данном пуле незначительны с небольшим снижением (не более 10%), тогда как для второй группы характерен значительный прирост запасов углерода в почве (до 50–60%). В целом, наибольший прирост характерен для сценария NAT\_N, связанный с повышением продуктивности древостоев и, как следствие, с ростом потока опада.

Динамика запасов углерода в почве показывает, что в сухих (лишайниковом и брусничном) и оптимально увлажненных (черничном и кисличном) типах леса происходит преимущественное накопление углерода в подстилке в силу роста продуктивности древостоев и, как следствие, увеличения потока опада. В более влажных типах леса накопление частично разложившихся и гумифицированных остатков в органическом горизонте выше и приводит к накоплению гумифицированного органического вещества в органогенных горизонтах почвы.

*Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект №16–17–10284).*

## **Литература**

- Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Отв. ред. В.Н. Кудяров. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Сукачев В.Н. Избранные труды в трех томах. Т. 1: Основы лесной типологии и биогеоценологии / под ред. Е.М. Лавренко. Л.: Наука. 1972. 419 с.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 373–392.

## МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ЗА СВЕТ В СМЕШАННЫХ ДРЕВОСТОЯХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Шанин В.Н.<sup>1,2,3</sup>, Шашков М.П.<sup>1,2</sup>, Иванова Н.В.<sup>2</sup>, Быховец С.С.<sup>1</sup>, Фролов П.В.<sup>1</sup>,  
Грабарник П.Я.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино,  
Россия

shaninvn@gmail.com

<sup>2</sup>Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша  
РАН, Пущино, Россия

<sup>3</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

**Аннотация:** предложена новая модель конкуренции между деревьями за фотосинтетически активную радиацию, которая учитывает видоспецифичные особенности формирования кроны и ее асимметричный рост в разных направлениях, являющийся следствием адаптации деревьев к конкуренции со стороны соседей.

Предлагаемая модель описывает конкуренцию между кронами деревьев за фотосинтетически активную радиацию (ФАР). Все имитируемое пространство разбивается на трёхмерные ячейки, представленные в виде прямоугольных параллелепипедов с основанием  $0.5 \times 0.5$  м и высотой 1 м, причем в одной ячейке могут находиться кроны нескольких деревьев. Кроны всех деревьев аппроксимируются этими фигурами.

Геометрические размеры кроны определяются (1) высотой точки её прикрепления, (2) высотой дерева и (3) шириной кроны в наиболее широкой её части. Форма кроны зависит от вида дерева: для сосны принята форма вертикально-асимметричного эллипсоида, для ели – сложного конуса, для берёзы и осины – полуэллипсоида. Уравнение для расчёта базовых геометрических размеров кроны использует в качестве предикторов высоту дерева, диаметр его ствола на уровне груди, и локальные индексы конкуренции.

$$CR = \theta_{CR} (1 - e^{\delta_L \cdot DBH}) \cdot e^{\kappa_{CR} \cdot NCI}, \quad (1)$$

$$CL = \theta_{CL} (1 - e^{\delta_L \cdot H}) \cdot e^{\kappa_{CL} \cdot NCI}, \quad (2)$$

где  $CR$  – средний радиус кроны в наиболее широкой её части,  $CL$  – протяжённость кроны,  $NCI$  – индекс конкуренции,  $\theta$ ,  $\delta$ ,  $\kappa$  – эмпирические коэффициенты,  $H$  и  $DBH$  – высота и диаметр дерева, соответственно. Также модель рассчитывает радиус кроны свободно растущего дерева  $CR_b$ , принимая  $NCI$  равным 0. Отношение  $CR/CR_b$  является показателем конкурентного угнетения дерева.

При расчёте индексов конкуренции учитывалось влияние всех деревьев ( $j=1..n$ ) разных видов ( $i=1..s$ ) в радиусе 10 м от фокального дерева. «Полная модель» расчёта индекса конкуренции учитывает снижение конкурентного давления со стороны соседей при увеличении размеров фокального дерева:

$$NCI_t^{DBH} = \left( \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_i \frac{DBH_{ij}^\alpha}{l_{ij}^\beta} \right) \cdot e^{\gamma \cdot DBH_t}, \quad (3)$$

$$NCI_t^H = \left( \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_i \frac{H_{ij}^\alpha}{l_{ij}^\beta} \right) \cdot e^{\gamma \cdot H_t}, \quad (4)$$

где  $l_{ij}$  – расстояние до конкурирующего дерева (от фокального),  $DBH_{ij}$  и  $H_{ij}$  – диаметр ствола конкурирующего дерева на высоте груди и его высота,  $DBH_t$  и  $H_t$  – диаметр ствола фокального дерева на высоте груди и его высота,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\lambda$  – видоспецифичные коэффициенты (Thorpe et al., 2010).

Полученные трёхмерные объекты, описывающие формы и размеры крон отдельных деревьев, разбиваются на горизонтальные слои с шагом в 1 м. Таким образом, рассчитывается радиус кроны для каждого слоя как радиус объекта на уровне, соответствующем середине слоя. Внутри этих слоёв проводится аппроксимация крон по

ячейкам с размером основания  $0.5 \times 0.5$  м. Для модификации радиуса кроны в зависимости от конкуренции со стороны соседей для каждого из слоев полого строятся полигоны Вороного с центрами в местах расположения деревьев, кроны которых представлены в соответствующем слое. Соответствующий дереву полигон определяет потенциальное пространство для размещения кроны дерева. Для определения фактической формы кроны для каждого слоя алгоритм заполняет ячейки, начиная с ближайших к стволу, руководствуясь двумя правилами: (1) ячейка из полигона Вороного, принадлежащего данному дереву, может стать принадлежащей его кроне, если расстояние от неё до корневой ячейки, в которой располагается ствол дерева, составляет не более 1.5 радиусов кроны для данного слоя; (2) ячейка из полигона Вороного, принадлежащего соседнему дереву, может быть включена в состав кроны фокального дерева, если расстояние от неё до ствола дерева составляет не более  $CR \cdot z$ , где  $CR$  – радиус кроны для данного слоя, а  $z$  – видоспецифичный модификатор.

На следующем этапе работы модели кроновой конкуренции происходит распределение биомассы нефотосинтезирующих (ветви и ствол) и фотосинтезирующих (листва/хвоя) органов по ячейкам внутри кроны. Структура модели предполагает, что распределение биомассы внутри ячейки является однородным. Функция вертикального распределения биомассы может быть представлена как:

$$m_{cum} = \sigma + \tau \cdot (1 - e^{\psi \cdot H_{rel}})^{\omega} \cdot cf, \quad (5)$$

где  $m_{cum}$  – относительная накопленная масса компонента кроны (ветвей или листвы) в данной ячейке,  $H_{rel}$  – относительная высота данной точки внутри кроны (при принятии полной высоты кроны за 1),  $\sigma$ ,  $\tau$ ,  $\psi$ ,  $\omega$ , – эмпирические коэффициенты,  $cf$  – корректирующий множитель (Tahvanainen, Forss, 2008). В процессе работы модели на первом шаге происходит распределение фитомассы по вертикальным слоям внутри отдельной кроны в соответствии с уравнением (5), а затем – расчёт распределения биомассы по ячейкам внутри слоя. Описание радиального распределения биомассы внутри одного вертикального слоя кроны рассчитывается исходя из допущения, что масса листвы возрастает от центра кроны к периферии (Olchev et al., 2009); кроме того, модель учитывает асимметрию в распределении фитомассы по сторонам света, используя дополнительные весовые коэффициенты, равные 0.9, 1.0, 1.1 и 1.0 для северного, восточного, южного и западного секторов кроны, соответственно.

На следующем этапе работы модель описывает перехват ФАР кронами деревьев. Если в одной из ячеек пересекаются кроны нескольких деревьев, ФАР распределяется между ними пропорционально индексу листовой поверхности конкурирующих деревьев. Перед расчётом перехвата ФАР биомасса листвы в каждой трёхмерной ячейке пересчитывается в индекс листовой поверхности:

$$LAI = \frac{B_l \cdot S_{LV}}{S_{cell}}, \quad (6)$$

где  $B_l$  – биомасса листвы дерева в данной ячейке (кг),  $S_{LV}$  – видоспецифичная односторонняя площадь листовой поверхности ( $\text{м}^2 \text{кг}^{-1}$ ) (Collalti et al., 2014),  $S_{cell}$  – площадь основания ячейки,  $\text{м}^2$ .

Общее количество ФАР над пологом рассчитывается с часовым шагом и суммируется для светлого времени суток в течение всего вегетационного периода и редуцируется с учетом облачности. Для упрощения структуры модели было принято допущение, что вся солнечная радиация поступает вертикально вниз из зенита, и движение солнца по небу не учитывается. Также модель не различает прямое и рассеянное излучение солнца. Солнечные лучи проходят сквозь полог послойно, в каждом слое часть радиации задерживается наземными органами деревьев, а оставшаяся часть поступает в следующий слой. Количество перехваченной ФАР рассчитывается как:

$$APAR = PAR_0 \cdot (1 - e^{-k \cdot LAI}), \quad (7)$$

где  $PAR_0$  – плотность потока ФАР над пологом ( $\text{моль м}^{-2} \text{мес}^{-1}$ ),  $k$  – видоспецифичный коэффициент поглощения света,  $LAI$  – индекс листовой поверхности ( $\text{м}^2 \text{м}^{-2}$ ), который

рассчитывается на основе величины биомассы листвы в данной ячейке и ее видоспецифичной удельной поверхностной плотности.

Пропущенная часть ФАР передаётся на нижележащие слои крон. Количество ФАР, перехваченной во всех ячейках, составляющих крону отдельного дерева, суммируется и используется далее для расчёта продуктивности. Величина задержания ФАР нефотосинтезирующими органами (ветвями) принята прямо пропорциональной доле от объёма ячейки, занимаемой ими. Таким образом, выходными переменными модели является количество ФАР, перехваченной каждым деревом, и пространственное распределение освещённости под пологом.

Предлагаемый в модели подход является гибридным вариантом между двумя наиболее распространёнными: (1) детальными механистическими моделями, учитывающими точную структуру крон и пространственное распределение приходящей ФАР, но требующими большого количества вычислительных ресурсов и (2) упрощёнными моделями, представляющими полог леса в виде нескольких слоёв, а кроны деревьев – в виде объектов с однородной внутренней структурой. Используемый подход позволяет имитировать перехват света пологом леса с высоким пространственным разрешением, используя небольшое число входных параметров.

Важными особенностями предлагаемой модели являются: (1) независимый учёт распределения внутри кроны биомассы как фотосинтезирующих, так и нефотосинтезирующих органов; (2) адаптивный характер работы алгоритма, при котором биомасса внутри кроны распределена таким образом, чтобы снизить остроту конкурентного взаимодействия между отдельными деревьями в древостое; (3) относительная простота вычислительных процедур и малое количество параметров. Данные особенности позволят включить модель крону конкуренции в систему экологических моделей EFIMOD, используемой для прогноза популяционной динамики и баланса углерода и азота в смешанных разновозрастных насаждениях бореальной зоны.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект №15–04–05400).*

## Литература

- Collalti A., Perugini L., Santini M., Chiti T., Nolè A., Matteucci G., Valentini R. A process-based model to simulate growth in forests with complex structure: Evaluation and use of 3D-CMCC Forest Ecosystem Modeling a deciduous forest in Central Italy // *Ecological Modelling*. 2014. V. 272. P. 362–378.
- Olchev A., Radler K., Sogachev A., Panferov O., Gravenhorst G. Application of a three-dimensional model for assessing effects of small clear-cuttings on radiation and soil temperature // *Ecological Modelling*. 2009. V. 220. P. 3046–3056.
- Tahvanainen T., Forss E. Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland // *Forest Ecology and Management*. 2008. V. 255. P. 455–467.
- Thorpe H.C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K.D. Competition and tree crowns: a neighborhood analysis of three boreal tree species // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. P. 1586–1596.

## ТЕПЛОВОЙ ПОТОК В ПОЧВЕ КОНТРАСТНЫХ ФОРМ МИКРОРЕЛЬЕФА ПЛОСКОБУГРИСТОГО МЕРЗЛОГО БОЛОТА

Юрова А.Ю.<sup>1,2</sup>, Суворов Г.Г.<sup>2</sup>, Минаева Т.Ю.<sup>3</sup>, Сири́н А.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт Наук о Земле, СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия*

[alla.yurova@spbu.ru](mailto:alla.yurova@spbu.ru)

<sup>2</sup>*Институт лесоведения РАН, Успенское, Россия*

<sup>3</sup>*Центр сохранения и восстановления болотных экосистем ИЛАН РАН, Москва, Россия, Успенское, Россия*

**Аннотация:** На основании данных круглогодичного мониторинга температур обсуждаются различия в температурном режиме, коэффициенте теплопроводности и потоке тепла в торфяной почве для двух контрастных форм микрорельефа плоскобугристого болотного комплекса в Ненецком автономном округе: мерзлого бугра и мочажины. Интерпретация полученных данных показала наличие существенно больших потоков тепла в почву в июле для мочажины, чем для бугра.

Бугристые мерзлые торфяные болота – один из наиболее представленных типов болот Российского севера (Вомперский и др. 2005; Новиков, 2009; Сири́н и др. 2017). Основными элементами их микрорельефа являются мерзлые бугры выпучивания и более обводненные мочажины. Известно, что глубина залегания кровли мерзлоты летом в микропонижениях (мочажинах) больше, чем в повышениях (буграх) (напр. Осадчая, Тумель, 2012). В данной работе сделана попытка на основе круглогодичных наблюдений за температурным режимом бугристого болота на масштабе микрорельефа (для бугра и мочажины) рассмотреть величину потока тепла в торфяную почву. Это важно для понимания потоков тепла и влаги в этих болотных экосистемах, для анализа биогеохимических процессов в них, а также для планирования мероприятий по восстановлению экосистем после антропогенных нарушений (Экологическая ... , 2016).

Объекты исследований расположены (67.611 с.ш., 54.551 в.д) в Ненецком национальном округе в Большеземельской тундре. Измерения проводились с июля 2014 по июнь 2015 годов. Для измерения температуры использовались датчики Thermochron iButton DS1921 (Dallas Semiconductor, США) с заданной периодичностью записью температуры 4 часа и точностью 0,5°C. Датчики помещались в герметичные металлические капсулы, врезанные в ПВХ трубку Ø50 мм. Трубка помещалась в скважину, предварительно сделанную мотобуром. Почвенные термометры были установлены на глубины 2, 5, 10, 15, 20, 40 и 60 см. Верхняя граница мерзлоты на 19.07.2015 составила на бугре 50 см, а в мочажине более 100 см.

Подробная вертикальная детализация позволила не только проанализировать временную динамику вертикального профиля температуры *per se*, но и рассчитать коэффициент теплопроводности и поток тепла в почву (мгновенные значения) по методике, предложенной И.Н. Русиным (2014) для произвольно выбранных почвенных уровней. Объемный коэффициент теплоемкости для торфяной почвы бугра и мочажины брался по данным С.М. Новикова (2009).

Предварительный анализ полученных данных показал, что температура поверхностного слоя на глубине 2 см меняется с гораздо большей амплитудой в мерзлом бугре, чем в мочажине. Это касается как суточной, так и годовой динамики. В мочажине не наблюдается ни зимнего сильного падения температуры ниже нуля, ни летнего сильного разогрева. Здесь фаза колебаний в целом сдвинута вперед по времени (запаздывание) по сравнению с бугром. Слой торфа на глубине 40 см почти не испытывает колебаний температуры в бугре, но сильно прогревается летом в мочажине. Коэффициент теплопроводности в мочажине существенно выше, чем в бугре, что можно связать с большим влагосодержанием торфа. Этим объясняется и выровненность температур по

профилю в мочажине по сравнению с бугром, где, наоборот, существенно нагретой оказывается лишь самая верхняя часть профиля. Рассчитанные аккумулярованные суточные потоки тепла в почву показывают существенное накопление тепла в почве в июле в мочажине, и практически нулевой баланс для бугра (Рис 1, а). Зимой (январь) потоки в мочажине нулевые, в бугре же наблюдаются определенные скачки теплообмена (Рис. 1, б), что вероятно связано с неглубоким снежным покровом, подверженным сдуванию на микроповышениях.

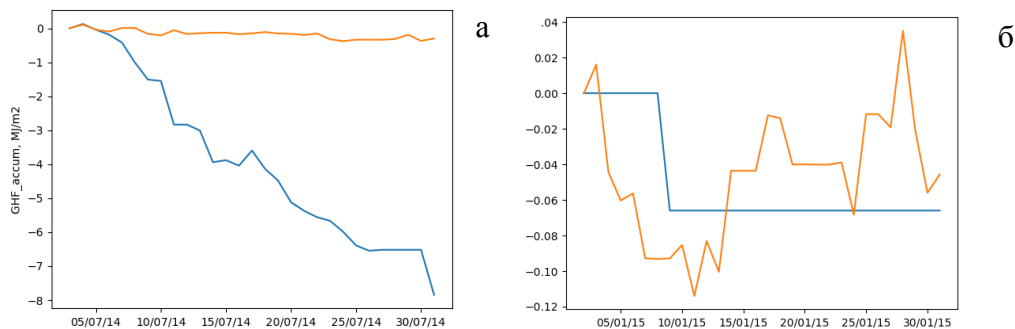


Рис 1 – Рассчитанные аккумулярованные суточные потоки тепла в почву в мочажине (синяя линия) и бугре (оранжевая) в июле (а) и январе (б) в МДжм<sup>-2</sup>.

Можно сделать вывод, что если рассматривать весь активный горизонт, то в мочажине условия сезонного прогрева способствуют большему накоплению тепла, чем в бугре, что, по нашему мнению, и определяет более глубокое положение кровли мерзлоты для мочажины в летний период и является ведущим фактором определяющим здесь водно-тепловые условия и течение биогеохимических процессов, включая динамику органического вещества торфов.

Исследования проводились при поддержке Проекта «Охрана и устойчивое использование торфяников в Российской Федерации с целью снижения эмиссии CO<sub>2</sub> и содействия в адаптации экосистем к изменениям климата» программы ЕС ClimaEast, реализуемого в рамках проекта ПРООН/ГЭФ №00059042 «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев реки Печора» и гранта РФФИ 15-05-01368.

## Литература

- Вомперский С.Э., Сири́н А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Изв. РАН. Сер. географ. 2005. № 5. С. 21–33.
- Новиков С. М. Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири. – 2009.
- Осадчая Г.Г., Тумель Н.В. Локальные ландшафты как индикаторы геокриологической зональности (на примере Европейского Северо-Востока) // Криосфера Земли, 2012, т. XVI, No 3, с. 62–71.
- Русин И.Н. Оценка потока тепла в почву при произвольном размещении по глубине почвенных термометров // Труды Главной Геофизической Обсерватории имени А.И. Воейкова. 2014. № 570. С. 149–162.
- Сири́н А.А., Маркина А.В., Минаева Т.Ю. Заболоченность Арктической зоны России. Международный полевой симпозиум «Болотные экосистемы северо-востока Европы» и семинар «Проблемы экологической реставрации в зоне многолетней мерзлоты» 22 июля – 4 августа 2017 г. Инта – Сыктывкар – Нарьян-Мар. Сыктывкар. 2017. С. 16-19
- Экологическая реставрация в Арктике: обзор международного и российского опыта. Под. ред. Т.Ю. Минаевой. Сыктывкар-Нарьян-Мар, 2016. 287 с.



**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ**

Абакумов А.И.	13, 16, 58	Евдокимов И.В.	37
Абакумов Е.В.	137	Жданова О.Л.	76, 235
Авилов В.К.	111	Жукова Л.А.	78
Адамович Б.В.	123	Жукова Т.В.	123
Александров Г.А.	18	Завалишин Н.Н.	82
Алиев Р.Р.	123	Завьялов Н.А.	157
Архангельская Т.А.	20	Зайцева М.Ф.	48
Архипов В.Ю.	179	Зайцев В.А.	86
Баранчиков Ю.Н.	192	Зарипов Ш.Х.	89
Барбин Н.М.	23	Зубкова Е.В.	91
Барталев С.А.	241	Иванова Н.В.	95, 237, 252
Белотелов Н.В.	25, 28	Им С.Т.	194
Бобровский М.В.	237	Квиткина А.К.	37
Бобырев П.А.	34	Кириллов А.Н.	98
Борисочкина Т.И.	233	Ковалев О.В.	223
Быховец С.С.	37, 91, 137, 165, 250, 252	Колбина Е.А.	100
Вавилин В.А.	39	Колобов А.Н.	102
Васильева Н.А.	42, 44, 46, 48	Колчин К.В.	229
Васильев Т.А.	44	Коноваленко И.А.	25
Винтер А.М.	42	Кораблев А.П.	199
Винтер А.М.	48	Костерина Е.А.	62
Владимиров А.А.	42, 44, 46, 48	Коцюрбенко О.Р.	187
Воробьев Н.И.	50	Кренке А.Н.	168
Воронова Е.Н.	34	Крупенко А.С.	134
Воронов М.П.	229	Кузин А.Е.	235
Вшивкова О.А.	53	Кузьмина Е.В.	147
Галицкий В.В.	55	Кулаков М.П.	105, 172
Гиричева Е.Е.	58	Кулыгин В.В.	107, 197
Глаголев М.В.	60, 131, 187	Курбатова Ю.А.	111
Глухова Е.М.	237	Курганова И.Н.	109, 208
Голосов В.Н.	246	Куричева О.А.	111
Голубков В.В.	157	Лапина Л.Э.	114
Горбунова Ю.В.	62	Ларионова А.А.	37
Горшков В.В.	204	Левашова Н.Т.	116
Горяйнова З.И.	157	Логофет Д.О.	118, 121
Грабарник П.Я.	64, 66, 165, 252	Лопес де Гереню В.О.	109, 208
Грабовский В.И.	66	Лукина Н.В.	250
Гриншпун С.А.	89	Лукьянова Е.В.	123
Данилова И.В.	98	Лянгузова И.В.	91
Двинская М.Л.	194	Макарьева О.М.	62
Двинский А.Л.	194	Максимова Е.Ю.	137
Дектерев А.А.	53	Мангура П.А.	134
Демидко Д.А.	192	Масина О.Н.	68
Демидова А.В.	68	Маслов А.А.	121
Дергунова Н.Н.	157	Медвинский А.Б.	123
Динь-Ба Зуй	111	Мельников А.Ю.	53
Дмитриева О.А.	162	Минаева Т.Ю.	255
Дружинина О.В.	68		
Дьяченко М.С.	73		

Материалы Пятой конференции «Математическое моделирование в экологии»  
ЭкоМатМод-2017, г. Пущино, Россия

Мироненко Л.М.	125	Секретенко О.П.	64, 192, 194
Михеева Т.М.	123	Селютин В.В.	197
Молчанов А.Г.	128	Сенина И.Н.	227
Моченов С.Ю.	131	Сирин А.А.	255
Мухаметзанов И.Т.	89	Смирнов В.Э.	199, 237
Мухартова Ю.В.	73, 116, 134	Ставрова Н.И.	204
Надпорожская М.А.	137	Стаменов М.Н.	206
Неверова Г.П.	139, 172	Суворов Г.Г.	255
Немчинова А.В.	141	Суховеева О.Э.	208
Никитина Л.В.	123	Суховольский В.Г.	212
Никитин М.А.	147	Терентьева И.Е.	187
Нотов А.А.	78	Титлянова А.А.	214, 219
Нуриева Н.И.	123	Титова Л.И.	223, 227
Овчинников А.Е.	144	Топаж А.Г.	225
Овчинникова Н.Ф.	144	Тютюнов Ю.В.	223, 227
Овчинникова Т.М.	192	Усольцев В.А.	229
Ольчев А.В.	73, 111, 116, 134, 147	Ухмански Я.	232
Осипов Ф.А.	157	Фатхутдинова Л.М.	89
Пак С.Я.	16	Фрид А.С.	233
Парфенова Е.И.	149	Фрисман Е.Я.	76, 100, 102, 105, 139, 172, 174, 235
Перевертин К.А.	152	Фролова Г.Г.	165
Петропавловский Б.С.	155	Фролов П.В.	37, 91, 252
Петросян В.Г.	157	Фурсова П.В.	34, 176
Петько В.М.	192	Ханина Л.Г.	237
Пищик В.Н.	50	Харук В.И.	194
Погосян С.И.	34	Хворова Л.А.	225
Подгорный К.А.	160, 162	Хвостиков С.А.	241
Припутина И.В.	165	Хлебопрос Р.Г.	53
Проворов Н.И.	50	Хохлова О.С.	20
Пузаченко М.Ю.	168	Чебакова Н.М.	149
Пузаченко Ю.Г.	168	Чертов О.Г.	37, 137, 244, 250
Ревуцкая О.Л.	172, 174	Чижилова Н.А.	246
Ривин Г.С.	147	Чинилин А.В.	248
Рисник Д.В.	34, 176	Чуркина А.И.	131
Розинкина И.А.	147	Шабас И.Н.	197
Романов М.С.	179	Шанин В.Н.	91, 95, 165, 250, 252
Ромзайкина О.Н.	182	Шашков М.П.	95, 252
Русаков А.В.	123	Швецов Е.Г.	149
Рыжова И.М.	185	Шибарева С.В.	219
Сабреков А.Ф.	187	Юрова А.Ю.	255
Савельев А.А.	246		
Сандлерский Р.Б.	168, 189		
Сапронов Д.В.	208		
Свиридова О.В.	50		