

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Общие проблемы биогеоценологии



« Наука »

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ
И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Материалы Всесоюзного совещания

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР И.А. ШИЛОВ



МОСКВА "НАУКА"
1990

УДК 634.0-674.4-577.4

Общие проблемы биогеоценологии (Материалы Всесоюзного совещания) - М.: Наука, 1990. - 271 с. - ISBN 5-02-004710-4

В сборнике представлены результаты исследований пространственно-временной организации биогеоценозов, вещественно-энергетических отношений, антропогенной трансформации естественных и искусственных биогеоценозов, их отдельных компонентов, математического моделирования биогеоценологических процессов.

Материалы книги будут представлять интерес для широкого круга исследователей (экологов, ботаников, зоологов, почвоведов и др.).

General problems of biogeocoenology (Materials of the All-Union Conference) М.: Nauka, 1990. - 271 p. - ISBN 5-02-004710-4

Data on spatial-temporal organization of biogeocoenoses, substantial-energetic correlations, anthropogenic transformation of natural and artificial biogeocoenoses and their components, mathematic modeling of biogeocoenotic processes have been represented.

The monography will be of interest to the wide circle of investigators (ecologists, botanists, zoologists, soil scientists et al.).

0 I903040000-I35 495-90 I полугодие
042(02)-90

© Издательство "Наука",
1990

ISBN 5-02-004710-4

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый читателю сборник содержит материалы II Всесоюзного совещания по общим проблемам биогеоценологии, состоявшегося в Москве в ноябре 1986 г. Первое такое совещание проходило в 1966 г. под руководством основателя теории биогеоценологии академика В.Н.Сукачева.

За эти годы в биогеоценологии, как и в экологии в целом, разрабатывались общие закономерности структуры, функционирования и динамики биогеоценологических систем в разных ландшафтно-географических условиях, характеризовались межбиогеоценологические связи, формирующие целостный биогеоценологический покров Земли. Указанные проблемы прямо вытекают из фундаментальных теоретических концепций, сформулированных В.Н.Сукачевым.

В последние десятилетия появились новые задачи, вызванные бурным развитием хозяйственной деятельности человека. Высокие темпы вовлечения в сферу хозяйственного освоения обширных территорий, интенсивное использование природных ресурсов и развитие отраслей народного хозяйства, активно воздействующих на природную среду, ставят перед биогеоценологией сложные и важные задачи сохранения высокопродуктивных природных систем в условиях антропогенного пресса и формирования биогеоценозов с заданными свойствами. Другими словами, речь идет о развитии на базе биогеоценологии теорий управления природными системами и конструирования природно-техногенных систем в районах интенсивного хозяйственного использования.

На данном этапе по-новому воспринимается и задача охраны природы. Если раньше речь шла в основном об охране отдельных объектов и ценных природных комплексов с целью поддержания их самовосстановительного потенциала, то в современных условиях возникает задача сохранения среды в состоянии, благоприятном для социально-экономического развития. Для этого требуется стабилизация структуры и функционирования биологических систем разного уровня с использованием знаний о природных механизмах их самоподдержания.

В решении указанных выше проблем большое значение имеет математическое моделирование как метод перехода от обобщения полученных фактических знаний к прогнозированию и активному управлению природными процессами.

СТРУКТУРА ЖИВЫХ СИСТЕМ БИОСФЕРЫ И БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ

И.А.Шилов

Московский государственный университет

Специфические черты биосферы как одной из оболочек Земли целиком определяются деятельностью живых организмов. В основе их влияния на абиотическую часть биосферы лежит высокая химическая активность живых организмов, зависящая от комплекса ферментов, и тонкая согласованность многочисленных химических реакций поддержания обмена веществ организма с окружающей средой. В этом – основа биологического круговорота веществ и направленных потоков энергии в биосфере; в этом же выражается и регулирующая функция жизни, определяющая постоянство газового состава атмосферы, состава и концентрации солей в водах Мирового океана, интенсивности достигающей поверхности Земли солнечной радиации и др. « Живое вещество, – писал В.И.Вернадский в "Очерках геохимии", ... становится регулятором действенной энергии биосферы ... Весь поверхностный слой планеты становится, таким образом, полем проявления кинетической и химической энергии » (Вернадский, 1967. С.181).

Обмен веществ осуществляется на уровне отдельных организмов; только особи выступают как конкретные носители этого ведущего свойства жизни. Все видоспецифические особенности морфологии организмов и структуры сопряженных биохимических и физиологических реакций метаболизма направлены на устойчивое поддержание обмена веществ с использованием внешних источников энергии. Как необходимое условие жизни, обмен веществ определяет тесную взаимосвязь организмов с окружающей их средой. На основе этой взаимосвязи обеспечивается относительно постоянное поступление питательных веществ и энергии, а также эволюционное становление системы адаптаций, позволяющих эффективно осуществлять метаболические реакции в условиях изменчивой среды. Таким образом, организм как биологическая система характеризуется специфической функцией (обмен веществ), структурой (морфологической и функциональной) и комплексом адаптаций к условиям окружающей среды. Перечисленные свойства организменных систем обеспечивают не только относительную гомеостатичность самих организмов, но – на уровне всех организмов данного вида – и видоспецифическую трансформацию веществ и энергии и миграцию вещества в пределах биосферы.

Однако отдельные организмы смертны. Устойчивое поддержание обменных процессов в глобальном масштабе может быть обеспечено только на уровне систем воспроизводящихся особей данного вида – популяций. По-

пуляция представляет собой группировку особей одного вида, заселяющих общие местобитания, характеризующихся общностью генофонда и морфо-биологического типа и связанных устойчивыми функциональными взаимодействиями, на основе которых совокупность отдельных особей выступает как единое целое.

Иными словами, популяцию можно рассматривать как биологическую систему надорганизменного уровня, обеспечивающую устойчивое существование вида в конкретных условиях среды. В этом аспекте главная функция популяции заключается в сохранении и воспроизведении вида в данных условиях. Ее выполнение обеспечивается определенной структурой как пространственной, так и функциональной, обеспечивающей поддержание и регулирование размножения, а также комплексом адаптивных механизмов к условиям среды как на уровне отдельных организмов, так и на уровне популяции в целом. Интеграция особей в целостную популяционную систему основывается на разнокачественности особей в ее составе как исходной (генетически детерминированные индивидуальные различия), так и вторичной, вызванной соподчинением особей в системе внутрипопуляционных отношений (Шилов, 1977, 1984). На этой основе формируются механизмы популяционного гомеостаза, определяющие устойчивость популяции как системы во времени и в пространстве (Шилов, 1982).

Функция популяций неоднозначна. Выступая как форма существования вида, популяция одновременно "представляет вид" в многовидовых системах - биогеоценозах. В этом аспекте функция популяции - участие в поддержании биологического круговорота. Эта функция определяется видоспецифическим типом обмена веществ и выражается во включении популяции данного вида в трофическую структуру биогеоценоза в качестве одного из звеньев пищевых цепей. Таким образом, будучи самостоятельной биологической системой, популяция одновременно является одной из функциональных подсистем биогеоценоза.

Биоценоз - сообщество разных видов растений, животных и микроорганизмов, заселяющих определенные места обитания, исторически сложившееся на основе биогенного круговорота веществ и устойчиво поддерживающее его (Наумов, 1963). Все сложные формы биоценологических взаимоотношений осуществляются в определенных условиях абиотической среды. Рельеф, климат, геологическое строение земной коры, гидрологические условия водоемов и многие другие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, и аккумулируют продукты жизнедеятельности. Неорганическая среда - необходимая составляющая биоценоза, обязательное условие его существования. Это обстоятельство специально подчеркивается введенным академиком В.Н.Сукачевым понятием "биогеоценоз", на основе которого возникла самостоятельная ветвь экологии - биогеоценология, задача которой является комплексное исследование структуры и функций биоценозов в конкретных географических условиях.

Основная функция биогеоценоза как биологической системы — поддержание биологического круговорота в данных географических условиях. Эта функция осуществляется на основе закономерной структуры пространственного распределения и функциональных взаимодействий видовых популяций. В этом плане основное значение принадлежит трофической структуре биогеоценоза, которая определяет конкретные пути трансформации веществ и потоков энергии в системе. Обмен веществ видоспецифичен. Это определяет диалектическую необходимость дифференциации живых организмов по типам обмена, т.е. по характеру используемых веществ, источникам энергии и составу продуктов жизнедеятельности возвращаемых в среду. На фоне широкого видового разнообразия по этим параметрам общий принцип устойчивого круговорота сводится к взаимодействию трех фундаментальных экологических категорий живых организмов — продуцентов, консументов и редуцентов. Взаимодействие видовых популяций, представляющих эти три группы организмов в составе биогеоценоза, определяет циклический характер потоков вещества в системе. Множественность видов каждой категории определяет устойчивость этих процессов во времени и в пространстве, превращая простые трофические цепи в сложную сеть взаимоотношений типа взаимозаменяемости и взаимодополняемости.

Таким образом, на уровне биогеоценозов впервые формируются процессы устойчивого круговорота; мы можем рассматривать эти системы как единицы глобального круговорота веществ. Этим понятием "биогеоценоз" отличается от широко распространенного понятия "экосистема", которое может прилагаться к взаимосвязанным группам живых организмов, не обладающим достаточной полнотой для поддержания круговорота.

Иные формы структуры отражают сложность взаимодействия составляющих систему видовых популяций и в сумме определяют устойчивость биогеоценоза, как интегрированной системы, и непрерывного биологического круговорота. На базе этих взаимоотношений строятся адаптивные ответы биогеоценологических систем на глобальные или локальные изменения среды и состава сообществ.

Межбиогеоценозные связи формируют биогеоценотический покров Земли как единую систему в масштабах биосферы.

Таким образом, структура живого населения планеты представлена серией иерархически соподчиненных и функционально взаимосвязанных биологических систем (Шилов, 1981).

Биосфера в целом представляет собой самоподдерживающуюся систему, на уровне которой конкретные формы биологического круговорота объединяются в единую систему глобальной функции живого вещества: участие в формировании и переформировании горных пород, становлении и поддержании специфических свойств гидросферы, атмосферы, климата, почв и т.д. Генеральная функция биосферы, как биологической системы, заключается в поддержании жизни как глобального явle-

ния. Структурно-функциональными субсистемами на этом уровне являются биогеоценозы.

Б и о г е о ц е н о з ы, в свою очередь, представляют собой биологические системы, ведущая функция которых заключается в поддержании биологического круговорота в конкретных географических условиях. Осуществление этой функции определяется закономерными взаимодействиями разных видов продуцентов, консументов и редуцентов. Многочисленность и биологическое разнообразие входящих в каждую из этих групп видов, сложность взаимоотношений между ними лежат в основе способности биогеоценозов к самоподдержанию и саморегуляции. Все формы межвидовых взаимоотношений в биогеоценозах осуществляются на уровне видовых популяций. На этом уровне популяции выступают в качестве структурно-функциональных подсистем биогеоценоза.

П о п у л я ц и и, помимо участия в биогеоценологических функциях, представляют собой самостоятельные биологические системы, функция которых — поддержание устойчивого существования и воспроизведения вида. Эта функция осуществляется путем закономерных взаимоотношений отдельных особей и их группировок и поддерживается на основе пространственно-экологической, демографической и генетической структурированности популяционных систем. На основе популяционных структур функционируют специфические механизмы поддержания популяционного гомеостаза, определяющие способность популяции адаптироваться к изменчивым условиям среды и поддерживать оптимальную плотность населения и специфику генотипа.

О т д е л ь н ы е о р г а н и з м ы (особи) входят в состав популяции как структурно-функциональные субсистемы, занимающие определенное положение в популяционных взаимосвязях и выполняющие соответствующие функции в популяционных процессах. В то же время организмы — самостоятельные системы, обладающие специфической функцией обмена веществ. Выполнение этой функции обеспечивается морфологической структурой и системой закономерно взаимосвязанных биохимических и физиологических процессов (физиологические функциональные системы по П.К.Анохину, 1949), определяющих не только реализацию метаболизма, но и устойчивое его поддержание на фоне динамичной внешней среды.

В рассматриваемой серии иерархически соподчиненных дискретных уровней организации жизни, функционально связанных в единую глобальную систему, биогеоценозы занимают совершенно определенное самостоятельное положение. На уровне биогеоценоза, как в фокусе, сходятся наиболее принципиальные формы взаимосвязей, пронизывающих все уровни биологических систем. Только на этом уровне обмен веществ замыкается в цикл биогенного круговорота. В составе биогеоценоза биологические взаимодействия осуществляются на уровне популяций — реальных форм существования видов, являющихся единственным объектом реакции вида на условия среды (в том числе и на антропогенные) и направленного

управления со стороны человека. Только на уровне биогеоценозов реализуется процесс биологической продукции.

Сказанное определяет важную роль биогеоценологии в решении насущных проблем современной экологии. В условиях нарастающего антропогенного пресса все чаще происходят нарушения нормальной функции биогеоценологических систем, механизмов их гомеостазирования, уровня и устойчивости биологической продукции. Обеспечение неистощительного использования биологических ресурсов, формирование устойчивых и продуктивных биогеоценозов в ландшафтах, измененных хозяйственной деятельностью, охрана эталонных образцов зональных сообществ, редких и исчезающих видов — все эти и многие другие важные практические задачи могут быть успешно решены только на основе фундаментальных знаний закономерностей устойчивого функционирования биогеоценозов, механизмов их адаптации, диапазона устойчивости к различным средовым и антропогенным факторам. В широком плане можно говорить о задаче изучения принципов устойчивости биогеоценологических систем, как основе разработки мер активного управления ими.

В соответствии с этой задачей наиболее общие проблемы в области современной биогеоценологии могут быть сформулированы следующим образом:

исследование состава и структуры биогеоценозов разных географических зон и высотных поясов, конкретных механизмов взаимосвязи между видовыми популяциями, их группировками и внутрибиоценологическими структурами;

изучение конкретных путей воздействия антропогенных факторов на биогеоценологические системы и механизмов ответных реакций биогеоценозов на эти воздействия. От решения этой задачи зависит важнейшая проблема направленного контроля численности и продуктивности экономически значимых видов, а также формирование искусственных экосистем различного целевого назначения (формирование фито- и зоокультур, создание пастбищ, озеленение городов и промышленных поселков и т.п.);

изучение экологических закономерностей функционирования агроэкосистем и животноводческих комплексов как основа повышения продуктивности сельского хозяйства.

Исследование этих проблем — всеобщая задача экологии и биогеоценологии. Такая работа не по силам отдельным, даже крупным коллективам ученых. Решение поставленных задач должно основываться на координированной деятельности широкой сети научных и научно-практических учреждений на базе целевых и общесоюзных программ. Предстоит проведение комплексных исследований с участием специалистов разного профиля, что соответствует сложному характеру структуры и функции биогеоценологических систем.

Л и т е р а т у р а

- Анохин П. К. Узловые вопросы в изучении высшей нервной деятельности // Проблемы высшей нервной деятельности. М.: Медгиз, 1949. С.9-128.
- Вернадский В. И. Биосфера // Избранные труды по биогеохимии. М.: Мысль, 1967. 374 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. Изд. 2-е. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Широв И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 263 с.
- Широв И. А. Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии // Экология. 1981. № 1. С. 5-11.
- Широв И. А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1982. Т.87, № 4. С.23-32.
- Широв И. А. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение // Экология. 1984. № 2. С.3-9.

УДК 574.712.24

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ СОВРЕМЕННОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

В.Н.Большаков, О.Ф.Садыков

Институт экологии растений и животных УрО АН СССР,
Свердловск

Одна из характерных особенностей современности – возникновение и обострение глобальной экологической проблемы, требующей организации специальных исследований теоретико-методологическим базисом которых могут быть классические труды В.И.Вернадского и В.Н.Сукачева. Развивая их идеи, можно обозначить основные цели таких исследований, определить основные объекты изучения. Последними должны стать как естественные биogeоценозы, находящиеся под воздействием различных техногенных факторов, так и будущие структурно-функциональные ячейки ноосферы – нооценозы.

Значение прикладных исследований по изучению динамики биogeоценозов под влиянием антропогенных воздействий для получения объективных оценок техногенной трансформации биogeоценозического покрова основных природных зон страны определяется конкретными запросами практики и необходимостью совершенствования всей системы управления природопользованием в стране с целью приведения основных форм природопользования в соответствие с требованиями природоохранительного законодательства.

Кардинальное повышение уровня научной обоснованности планово-проектной деятельности в качестве обязательной предпосылки требует создания системы природоохранного нормирования и регламентации хозяйственной деятельности, требования которой должны быть четко и однозначно конкретизированы в нормативно-технической документации по размеще-

нию, строительству и эксплуатации народнохозяйственных объектов и комплексов, на создание новой техники, технологии и материалов.

Изучение всего комплекса условий сохранения динамической устойчивости биогеоценозов из чисто теоретической проблемы в новых условиях превращается в одну из основ экологического нормирования. От уровня и глубины проработки природоохранного нормирования и полноты учета требований по охране биогеоценозов в значительной мере зависит предотвращение локальных и региональных экологических кризисов в будущем.

Традиционная система мер по охране природы и регулированию использования природных ресурсов сформировалась в период доминирования экстенсивных форм природопользования и узковедомственного подхода к решению проблем взаимодействия человека с природой. Ориентация на охрану отдельных компонентов окружающей среды и отдельных хозяйственно важных видов живых организмов и природного сырья не может обеспечить отвечающую современным требованиям охрану и рациональное использование ресурсов целых природных комплексов. Последовательная реализация биогеоценологических подходов должна означать коренной пересмотр всей системы природоохранной деятельности.

Необходимо организовать сбор и обработку унифицированными методами биологической и сопутствующей информации о достигнутом уровне деградации биогеоценологического покрова в регионах традиционного освоения и составление на этой основе региональных кадастров его состояния. Необходимо использование биогеоценологических подходов и методов для проведения экологической аттестации существующих промышленных технологий, установок и комплексов. В прикладной биогеоценологии необходимо в короткий срок пройти путь от всестороннего и полного анализа ситуации, формулирования важнейших проблем к научному диагнозу и обоснованным прогнозам и оценкам. На их основе должна быть разработана система норм и правил, реализация которой позволит приступить к формированию структурно-функциональных ячеек ноосферы — нооценозов в регионах нового освоения и разрабатывать целевые программы ноосферной реконструкции технико-экологических систем в регионах традиционного освоения.

Биогеоценологический покров как природный базис формирования нооценозов должен рассматриваться в качестве центрального объекта природоохранного нормирования. Таким образом, природоохранное нормирование — первый — и ключевой аспект прикладной биогеоценологии.

Второй аспект — разработка научно обоснованных процедур объективной проверки соответствия тех или иных планов и проектов социально-экономического развития требованиям сохранения динамической устойчивости биогеоценозов. Эти процедуры должны быть интегрированы в формирующуюся государственную систему экологической экспертизы (ээ).

Третий аспект — создание эффективных систем контроля (мониторинга) за текущей деятельностью природопользователей и за соблю-

дением ими природоохранных требований и предписаний экспертизы.

Четвертый аспект — разработка основанных на данных мониторинга средне- и долгосрочных прогнозов, отражающих тенденции антропогенной трансформации биогеоценотического покрова и позволяющих заблаговременно выявлять возникающие угрозы. Биогеоценология, разрабатывая вопросы организации и функционирования сообществ разного типа, позволяет выявлять "критические звенья" трофо-динамических цепей, выявлять "критические зоны" в биогеоценотическом покрове на локальном, региональном и глобальном уровнях и тем самым закладывает предпосылки формирования в рамках экологического мониторинга специальной системы раннего предупреждения.

В связи с расширением масштаба интенсивного поражения природных комплексов на региональном уровне и вследствие необходимости последовательного осуществления территориального подхода к управлению природопользованием все большее значение приобретает региональный мониторинг (РМ). РМ — важнейший источник прогностической информации для обоснования региональной стратегии рационального природопользования и предотвращения ущерба окружающей среде. Именно на региональном уровне проявляются в полном масштабе издержки от исходно необоснованных решений на локальном уровне. РМ — средство идентификации ключевых региональных проблем, факторов риска и установления приоритетности локальных мер по охране природы. Именно на региональном уровне и в региональных стратегиях наиболее целесообразно учитывать кумулятивные долгосрочные эффекты интегральной антропогенной нагрузки на окружающую среду и природные комплексы. Материалы РМ должны быть положены в основу проектирования будущих устойчивых и сбалансированных эколого-экономических систем и установления региональных пределов нагрузок (региональных нормативов предельно допустимых нагрузок). На основе РМ могут быть сформулированы процедуры интегральных региональных оценок (экологических экспертиз), которые пока практически не проводятся.

Развитие РМ необходимо для согласования мониторинга разного пространственного охвата.

В качестве удачного варианта решения методических проблем по организации региональных наблюдений и выбору элементарных объектов мониторинга следует отметить реализованный в Швеции "принцип малых водосборов", или "элементарных водосборов", средней площадью $\sim 1 \text{ км}^2$. Аналогичный подход был ранее реализован и в ряде других программ, например, в Международной гидрологической программе, в Канадской программе по кислотным дождям Канадской лесной службы. В настоящее время этот подход внедряется в интегрированные системы мониторинга ряда стран Северной Европы (Швеция, Норвегия, Дания, Финляндия). Целесообразно реализовать его для Севера европейской части СССР.

Стратегическая задача экологического нормирования, экспертизы мониторинга и прогнозирования — приведение основных форм хозяйственной

деятельности в соответствие с целями создания устойчивых, способных к аккумуляции свободной энергии эколого-экономических систем (ноосфернозов) и постепенного формирования на этой основе первичной ноосферы Земли. Тактические задачи многочисленны: а) обеспечение снижения (неувеличения) удельной экологической нагрузки на единицу продукции, на душу населения и на единицу площади на каждом новом шаге социально-экономического развития; б) обеспечение максимальной эффективности затрат на цели охраны природы; в) конкретизация конечных целей-реализации природоохранных мероприятий и критериев выполнения поставленных природоохранных задач.

Очень большое значение для успешного развития прикладной биогеоэкологии имеет использование методологии системного анализа и методов математического моделирования. Опыт успешного сотрудничества математиков и экологов убеждает в возможности разработать систему моделей для эколого-экономических систем разных уровней от локального до глобального. Анализ ранее предпринятых в этом направлении попыток, которые оказались успешными и пригодными для практического использования, показывает, что все они ориентированы на конкретные системы с определенной внутренней организацией (речные системы, зоны быстрого опустынивания, зарастающие пустоши и др.). Во всех случаях имел место определенный и мощный внешний лимитирующий фактор-мобильность моделируемой системы. Успех определял не уровень развития собственно моделей, а то, что исходно были определены реальные и общезначимые зависимости между параметрами, а не "флуктуации", характерные для конкретного фрагмента, которые меняются при изменении любого из не контролируемых факторов.

Международный опыт системных исследований свидетельствует о необходимости учета пространственно-временной неоднородности реальных биогеоценозов и распределения внешней нагрузки. Надо разрабатывать модели, где эта гетерогенность учитывается. В полной мере это касается функционального зонирования территорий и акваторий, подвергаемых химическому загрязнению. Вокруг любого промышленного объекта формируется ряд зон с закономерно убывающей степенью поражения. Имея описание зон с разной техногенной нагрузкой, можно определить интегральный отклик системы в целом. В Институте экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР пространственный подход использован для разработки моделей динамики популяций и несложных сообществ двух типов, отличающихся соотношением скоростей миграций особей и демографических процессов.

Факты свидетельствуют об огромном социально-экономическом значении мероприятий по оздоровлению окружающей среды, по внедрению малоотходных и безотходных технологий. Для приведения техногенных воздействий в соответствие не только с генетическими, но и с биогеоэкологическими требованиями необходим коренной пересмотр всей современной стратегии природопользования.

Качество и глубокая научная обоснованность экологических оценок

и прогнозов становятся важными условиями социально-экономического прогресса. Имеющиеся в этом деле недостатки можно преодолевать на основе широкого использования новейших достижений биогеоценологии, прикладного системного анализа, ретроспективных экспертиз базовых объектов и их всесторонней экологической аттестации, методов биоиндикации и биодиагностики техногенных эффектов, устанавливая характер зависимостей между интенсивностью воздействия и его последствиями. Необходимо разрабатывать научные представления о нормальном диапазоне изменений состояния биосистем, их "емкости" и способности к самоочищению, а также рассматривать их на фоне естественных сукцессионных процессов.

Экологическое прогнозирование можно вести по линии разработки прогнозов-предостережений, основанных на методе аналогии и экстраполяции в будущее текущих тенденций развития, которые не учитывают возможные качественные сдвиги в прогнозируемых объектах. Многие современные мероприятия по охране природы разработаны именно на основе прогнозов-предостережений, этим прогнозам принадлежит важная роль в обосновании международных программ, таких как борьба с "кислыми дождями", снижение нагрузки на озоновый экран и др.

Важнейшим направлением является разработка нормативных прогнозов или прогнозов-проектов. Они имеют противоположную целевую ориентацию и направлены на обоснование мер по качественному улучшению объектов прогнозирования, носят конструктивный характер и должны обеспечивать конечную практическую реализацию. Разработка теоретических основ нормального прогнозирования — важная предпосылка для научного обоснования неосферогенеза. Объектами такого прогнозирования должны быть конкретные территориальные производственные комплексы (ТПК), промышленные центры, экспериментальные нооценозы.

Как традиционные, так и новейшие направления исследований по экологическому прогнозированию в равной мере нуждаются в развитии экологического нормирования, установлении четких критериев соответствия планируемых хозяйственных мероприятий требованиям природоохранительного законодательства. Экологические нормативы необходимы для постепенного перехода к проектированию единых эколого-технических систем — ячеек будущей ноосферы, которые были названы нами нооценозами и создание которых можно рассматривать в качестве целевой функции развития региональных природоохранных инфраструктур. Для экологического нормирования принципиальное значение имеет определение, как минимум, двух уровней нагрузки (по аналогии с классической токсикологией): "минимально действующей" и "максимально недействующей", в интервале между которыми находится область в разной мере допустимых нагрузок. Ближе к "максимально недействующей" находятся нагрузки, допустимые в локальном масштабе и на короткие периоды, а ближе к "минимально действующей" — нагрузки, приемлемые в региональном масштабе и на продолжительное время.

С позиции концепции ноосферогенеза следует признать допустимыми только такие техногенные нагрузки, которые не приводят к дестабилизации биосферы на глобальном уровне, позволяют поддерживать оптимальное соотношение естественных и искусственных систем на региональном уровне и обеспечивают высокое качество среды обитания человека на локальном уровне.

Глобальные нормативы должны удовлетворять требованию сохранения наиболее уязвимых подсистем биосферы, каковыми являются, например, экосистемы литоральных зон морей, тропические леса и аридные зоны, горные и тундровые экосистемы.

Поскольку переход к ноосфере предполагает неизбежность качественного скачка в глобальных вещественно-энергетических циклах, то нам следует противодействовать не техногенным изменениям тех или иных параметров экосистем, а в каждом случае тщательно оценивать возможность угрозы будущей ноосфере. Необходимо отдавать себе отчет в том, что полного возврата к тому качеству среды, которое было в доиндустриальные эпохи, не будет. Встает проблема дифференцированного отношения к параметрам текущего или прогнозируемого состояния биосферы для выявления тех требований по сохранению прежнего качества, которые действительно должны выполняться неукоснительно во избежание экологических кризисов.

В основе экологического нормирования, экспертиз и прогнозирования должен лежать системный подход. Центральный объект нормирования — природный комплекс или его лабораторные аналоги — микроскопы, или математические модели. Объект управления — территориальная эколого-техническая система, развитие которой должно быть направлено на создание первичного ноосценоза.

Принципиальное значение для экологизации природопользования имеет внедрение экологической экспертизы. ЭЭ — особая форма деятельности органов государственного управления при проверке соответствия конкретных планов или проектов, предплановой и предпроектной документации, режимов текущего природопользования требованиям природоохранительного законодательства. ЭЭ подразделяется на ряд взаимодополняющих направлений (ретроспективная, оперативная и перспективная), каждое из которых включает ряд последовательных этапов. Основные из них: выявление перечня возможных негативных последствий от реализации конкретного варианта проекта (плана), сравнение ущербов от разных сравниваемых вариантов, рекомендации по направлениям минимизации неизбежного ущерба, предложения по организации процедур контроля за выполнением предписаний ЭЭ и дальнейший порядок проведения ретроспективных экспертиз по выявлению неучтенных форм воздействия и соответствующего дополнительного риска.

Эффективное проведение ЭЭ невозможно без глубокой научной проработки целого ряда методологических организационных вопросов. Как и

в отличие с нормированием, необходимы комплексные биогеоэкологические исследования по изучению эффектов техногенного воздействия на природные комплексы и организация ретроспективных экологических экспертиз биотных (модельных) объектов.

В настоящее время развитие ЭЭ в значительной мере сдерживается тем, что мало внимания уделяется фундаментальным экологическим исследованиям популяций и биогеоценозов, находящихся под антропогенным прессом. Только на основе глубоких фундаментальных экологических исследований возможно решить основные вопросы теоретического обоснования ЭЭ.

Неразработанность общих теоретических основ ЭЭ наряду с ее организационными и чисто процедурными недостатками имеет следствием весьма низкую эффективность и качество оценок воздействия промышленных объектов на окружающую среду. Основные недостатки ЭЭ в СССР:

формальное закрепление названия ЭЭ за традиционными примитивными и экологически абсолютно неэффективными процедурами согласования проектов;

отсутствие экологических нормативов и односторонняя ориентация ЭЭ на санитарно-гигиенические нормативы, что не позволяет решать собственно природоохранные проблемы;

отсутствие гласности при выдвижении проектов и их обсуждении, доминирование узковедомственных подходов и интересов;

множественность форм зависимости экспертов от разработчиков проектов, низкая квалификация экспертов, отсутствие альтернативных вариантов;

отсутствие системы "обратной связи" или ретроспективной экологической экспертизы, на основании которой можно было бы судить о качестве и правильности экспертизы проектов;

ЭЭ пока следует за проектированием, а не предшествует ему;

идеи проекта не проходят экспертизу и потому постоянно существует угроза выдвижения экологически опасных проектов;

отсутствие системного подхода к рассмотрению ЭЭ.

В зарубежных странах история развития ЭЭ насчитывает более 15 лет, сложилась методология прикладного системного анализа, опубликовано множество книг и пособий по ЭЭ. Практика ЭЭ в странах Европы в последние 10 лет со всей остротой поставила вопрос о необходимости осуществлять не только экспертизы проектов, но и послепроектные (ретроспективные) экспертизы, что позволяет определять фактическое соответствие уровней экологического ущерба и нагрузок на среду со стороны объекта. Ретроспективная экспертиза рассматривается в качестве инструмента так называемого адаптивного управления качеством окружающей среды, так как позволяет выявлять ранее неучтенные факторы экологического риска. Ретроспективная ЭЭ является важнейшим инструментом и для экологического нормирования, а также для всесторонней экологической аттестации действующих объектов или технологий,

для создания детериорационных кадастров. ЭЭ должна быть ориентирована на достижение конкретных и определенных конечных результатов по охране природы и рациональному использованию ее ресурсов. Лишь во вторую очередь ЭЭ должна оценивать конкретные способы достижения этих целей и необходимые объемы капитальных затрат. На практике это должно означать последовательное применение в ЭЭ метода программно-целевого планирования, предполагающего обязательную предварительную экспертизу конечных целей нашей деятельности.

Научной концепцией, которая позволяет четко сформулировать конечные цели ЭЭ, является, на наш взгляд, концепция В.И.Вернадского о биосфере и ее трансформации в ноосферу. Следуя этой концепции, мы приходим к выводу, что цель ЭЭ – создание ноосферы и ее структурно-функциональных ячеек, названных нами **н о о ц е н о з а м и**. Поэтому основным критерием ЭЭ должны быть критерии ноосферосовместимости плановых и проектных решений. Именно на этой основе и следует формировать в дальнейшем систему экологических нормативов.

Настоящий период можно рассматривать как начальный этап становления в СССР научных исследований ноосферного содержания. Развитие теории ноосферы затронуло многие научные дисциплины и направления, в том числе и классическую экологию – биологическую дисциплину, которая изучала общие закономерности взаимодействия биосистем (видов, популяций, сообществ), с окружающей е с т е с т в е н н о й с р е д о й. В эпоху интенсивной индустриализации в экологии возникло направление по изучению реакции биосистем на эти новые техногенные изменения среды.

В общем виде экологическую экспертизу можно определить как междисциплинарное исследование, направленное на выработку четкого заключения о фактическом или будущем состоянии биосистем разного уровня организации при прошлых, текущих или планируемых воздействиях на объекты экспертизы.

Экологическая экспертиза – особый вид деятельности экологов-экспертов. Эта деятельность включает: а) анализ конкретной проблемы (с широким использованием методологии прикладного системного анализа); б) постановку точного диагноза – объяснение природы выявленных на фазе анализа эффектов; в) выработку на основе диагноза обоснованного заключения о состоянии экосистем (с возможно более широким использованием количественных оценок) в качестве базы для суждения о степени экологической безопасности или риска. Если эколог классического направления нацелен на разработку экологической теории и "идет" от частного к общему, то эколог-эксперт использует наиболее разработанные теоретические представления из области фундаментальных экологических НИР и в ходе подготовки экспертного заключения или э к о л о г и ч е с к и х о ц е н о к в г н о с е о л о г и ч е с к о м п л а н е "идет" от общего к частному. В этом состоит принципиальная методологическая специфика ЭЭ.

Первоочередными задачами формирования основ ЭЭ являются: а) организация комплексных обследований базовых предприятий основных отраслей; б) экологическая аттестация действующих технологий; в) выработка ознакомительных экологических нормативов (плюс установление текущих и перспективных нормативов) на основе натуральных и специальных лабораторных исследований. Предстоит экстренно решить вопрос о создании лабораторных аналогов типичных экосистем (микроекосмов), подобно тому, как гигиеническое нормирование основано на экспериментах с лабораторными животными. Другой принципиальный вопрос экологического нормирования — необходимость последовательной реализации единого пространственно-временного подхода к определению условий устойчивого самовоспроизведения экосистем. Ранее объектом нормирования был человеческий организм и нагрузка на него вообще не рассматривалась в качестве пространственно распределенной. Как только мы начинаем нормировать нагрузку от пространственно ограниченных локальных источников воздействия на протяженные в пространстве природные комплексы, возникает ряд ранее не существовавших вопросов: какова допустимая доля опустынивания для данного природного комплекса, на какой срок надо рассматривать кумулятивные эффекты (для биогеоценозов счет идет не менее, чем на столетия), какова допустимая площадь частичного поражения экосистем без риска для его самовоспроизведения и для сохранения им важнейших жизнеобеспечивающих функций. Только на примере фактора инсуляризации местообитаний можно показать всю сложность экологического нормирования и важность безотлагательного развития прежде всего ретроспективных экспертиз, так как в противном случае экспертизы проектов будут осуществляться на основе интуиции, а не на основе реальных знаний.

Опыт последних десяти лет (прежде всего в Японии) показывает, что на современном уровне затрат на охрану природы, реальное улучшение состояния среды на локальном, региональном уровне и даже на уровне государств вполне возможно. Деятельность по охране биосферы требует значительных вложений, но не только окупается, но и приносит доход через десятилетия после начала инвестиций. При этом реальный эффект имеют лишь тщательно спланированные и продуманные мероприятия, ориентированные на территориальные структуры, а не на ведомственные интересы. Их целью должно быть достижение четко определенных экологических норм и стандартов.

Основная цель исследований по экологическому нормированию — разработка путей и методов формирования н о о с ф е р ы. Концепция ноосферы В.И.Вернадского основана на признании необходимости превращения разумной человеческой деятельности в основной детерминант развития общества и природы как единого целого.

Промежуточными целями исследований по экологическому нормированию должна быть разработка путей и методов формирования элементарных ячеек будущей ноосферы — нооценозов.

Эта должна качественно отразить совокупное техногенное воздействие объекта, сопряженное с выпуском условной единицы продукции. При этом должно быть обеспечено снижение удельной нагрузки на рубль себестоимости продукции или на душу населения. Только снижая удельную нагрузку, можно предотвратить рост общей нагрузки в условиях расширения масштабов производства, роста населения и его материальных потребностей.

Последовательная экологизация природопользования, инструментами которой являются экологическое нормирование, экспертиза и прогнозирование, представляет собой коренную ломку многовековых традиций и потребует преодоления массы объективных и субъективных препятствий, но альтернативой является только экологический крах цивилизации, чего допустить нельзя. Важнейший подготовительный этап по информационному обеспечению экологического нормирования, экспертизы и прогнозирования — разработка специальных методов для выявления факторов экологического риска и количественной оценки отклика биосистем разного уровня организации с конечной целью оценить отклик целого природного территориального комплекса или конкретной экосистемы.

Задача состоит в разработке биоиндикационных методов и создании на их основе целостной системы биодиагностики, с подсистемой ранней биодиагностики экологического риска (дифференцированной для объектов локального и регионального уровней). В настоящее время разработаны процедуры прикладного системного анализа, но необходимо расширить сферу системного подхода на диагноз и синтез и тогда станет возможно весь цикл научного исследования (анализ — диагноз — синтез) вести в рамках системной методологии.

Фаза анализа отвечает на вопрос, что происходит. Фаза диагностики отвечает на вопрос, почему это происходит, а фаза прогностики должна дать ответ на вопрос, чем это может кончиться и что следует предпринять.

Первый тип системной диагностики поисковый — активный поиск ранних признаков вновь возникающих угроз, оценка вероятности проявления стресс-реакций на новые виды нагрузки (по номенклатуре или по интенсивности и сочетаниям) в ситуациях, когда вероятно проявление новых, неконтролируемых действующими системами мониторинга факторов риска. При обнаружении риска поисковая диагностика решает вопрос конкретизации ведущего фактора риска.

Второй тип — нормативная системная диагностика — решает вопрос (для конкретных ситуаций), будет или не будет превышен уровень допустимой нагрузки с точки зрения допустимого риска или экономически оправданного риска (при данных результатах системного анализа) ситуации и, как правило, имеет дело с новыми объектами диагностики, а не с новой номенклатурой или новой интенсивностью нагрузки, т.е. имеет дело с известными факторами риска.

Нормативная диагностика подготавливает с и н т е з или заклю-

чение о том, какое именно состояние взаимодействия среды и тест-системы является оптимальным с точки зрения поддержания экологической стабильности и эффективности функционирования эколого-экономической системы. Нормативная диагностика — основа текущих оценок состояния, кратко-, средне- и долгосрочного прогнозирования. Ранняя диагностика реально существует в целом ряде естественных дисциплин: метеорологии, гидрологии, геологии, биологии, агрономии, ветеринарии, гигиене и санитарии.

УДК 574.4

АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА
ВЕРХОВЬЯ БАССЕЙНА ДНЕСТРА И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

М.А.Голубец, Я.П.Одинак, Ю.Н.Чернобай, А.И.Шевчук,
Д.В.Борсук, Б.А.Крок, В.Е.Лесничий, В.Т.Ямковой

Институт ботаники АН УССР, Львов

Понятие о биogeоценотическом покрове впервые сформулировал основоположник биogeоценологии В.Н.Сукачев. Он определил этот покров как "совокупность всех биogeоценозов на земной поверхности", одновременно отмечая, что: "Биogeоценозы на поверхности Земли имеются всюду, где существуют растительные или животные организмы, независимо от того, покрыта или не покрыта водой эта поверхность" (Сукачев, 1964, с.31).

Развивая понятие о биogeоценотическом покрове, Н.В.Дылис (1964, 1978) назвал его биogeосферой, понимая под ней поверхностный слой земной оболочки, в котором сосредоточена жизнь растений, животных и человека. Биogeосфера, по Н.В.Дылису, не имеет глобального распространения. Из нее должны быть исключены участки, где, по его мнению, биogeоценозов нет или они выражены фрагментарно: вечные льды и снега, некоторые разности горячих песчаных пустынь, многие пляжи морских побережий, промышленные карьеры, полотна дорог, городские территории (за исключением садов, парков, скверов) и др. (Дылис, 1964). С этим, однако, вряд ли можно согласиться. Согласно В.И.Вернадскому, "живое вещество — совокупность организмов — подобно массе газов растекается по земной поверхности и оказывает определенное давление в окружающей среде, обходит препятствия, мешающие его передвижению, или ими овладевает, их покрывает" (Вернадский, 1967, с.244). Биogeосфера настолько насыщена живым веществом, что оно незамедлительно растекается на все девастированные участки земной оболочки. Поэтому имеется больше оснований для того, чтобы биogeоценотический покров рассматривать как сплошную общепланетную пленку (Голубец, 1982; Голубец, Одинак, 1983). Крупные населенные пункты и промышленные комплексы довольно сильно насыщены всеми формами живых существ (растения, животные,

микроорганизмы и сам человек), они представляют собой своеобразные искусственные экологические системы (Andzejewski, 1975; Pisarski, Trojan, 1976; Karolewski, 1981) и, несомненно находятся в составе биогеоценотического покрова. Между ними и окружающими их природными экосистемами существуют многообразные каналы естественной и искусственной миграции материально-энергетических ресурсов (органических и минеральных веществ, воды, воздуха, промышленных отходов, пыли, газов), они существенно влияют на структуру и функционирование сопредельных с ними наземных и водных систем и без познания этих мощнейших межсистемных связей невозможно понять современную структурно-функциональную динамику как отдельных естественных экосистем, так и биогеоценотического покрова в целом.

Исходя из этого, биогеоценотический покров рассматривается нами как функциональное единство наземных и водных, природных и созданных человеком (в том числе урбанизированных) экосистем, тесно взаимодействующих посредством межэкосистемных связей и определяющих общие особенности трансформации веществ и энергии (биотическую продуктивность, баланс влаги, солнечной радиации и тепла, динамику биомасс и круговорот химических элементов) на земной поверхности. Он является основным материально-энергетическим блоком биосферы и ареной активной хозяйственной деятельности человека, обусловившей наиболее ощутимые преобразования его структуры и функционирования. Все более очевидной становится необходимость всесторонней оценки этих преобразований в локальном, региональном и глобальном масштабах с целью их прогнозирования и управления ими. Основой этой оценки должны стать исследования первичной и современной структуры биогеоценотического покрова конкретных регионов, определение направлений и глубины его антропогенных изменений, сравнительное изучение структурно-функциональной организации коренных и производных биогеоценозов, экологический анализ межэкосистемных связей, существующих между природными и техногенными экосистемами.

Верховье бассейна Днестра отличается глубокими и контрастными преобразованиями биогеоценотического покрова. Об этом свидетельствует густота дорог и населенных пунктов, плотность населения на единицу площади, величина использования земель в сельском хозяйстве, глубина дигрессии первичного растительного покрова, распространение искусственных лесных группировок и рудеральной флоры. Интенсивная трансформация биогеоценотического покрова повлекла за собой ощутимые изменения экологических условий территории, обусловила снижение продуктивности и ослабление защитных функций экосистем. Все это привлекло внимание отдела биогеоценологии Львовского отделения Института ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР, который посвятил 1973-1982 гг. комплексным исследованиям структурно-функциональной организации наземных биогеоценозов данной территории, сравнению материально-энергетической специфики коренных и производных группировок, оценке последствий антропо-

нионного вмешательства в структуру и функционирование ее биогеоцено-
тического покрова.

По физико-географическим условиям верховье бассейна Днестра неод-
нородно. В геоморфологическом отношении оно разделяется на две части:
горную (Верхнеднестровские и Сколевские Бескиды, Стрийско-Санская
Верховина) и предгорно-равнинную (долина Днестра и небольшие бассей-
ны его левых притоков). В горной части бассейна исследованиями охваче-
ны условно коренные буковые и буково-пихтовые биогеоценозы с возра-
стом древостоев от 33 до 137 лет, относящихся к влажным эвтрофным, ме-
зотрофным, олиготрофным и предположенным олиго-мезотрофным чистым бу-
чинам и влажным эвтрофным и мезотрофным буковым пихтачам (названия
таксонов приняты по классификации М.А.Голубца, К.А.Малиновского,
1967), а также производные еловые группировки (35-70 лет), искусствен-
но созданные на месте буковых. В равнинной части объектами исследова-
ний были искусственные и измененные хозяйственной деятельностью чело-
века естественные дубовые сообщества (возраст древостоев 33-106 лет),
принадлежащие к экологической группе ассоциаций - влажная эвтрофная
грабовая дубрава, а также вторичные 36-50-летние грабняки, сформиро-
вавшиеся на месте дубовых и дубово-грабово-буковых ценозов.

Установлено, что в исследованном регионе наивысшей продуктивностью
отличаются буковые группировки (табл. I). В зависимости от условий
местопроизрастания общая фитомасса их спелых древостоев достигает
 $240-620 \text{ т.га}^{-1}$ в абсолютно сухом состоянии, что по шкале оценки про-
дуктивности сообществ, разработанной Н.И.Базилевич и Л.В.Родины
(1971) соответствует баллам УП-Х. В общей фитомассе стволовая древе-
сина составляет 52-72, корни - 21-29, живые ветви - 7-17, листья -
0,4-1%. Масса растений травяно-кустарничкового яруса обычно не превы-
шает $0,2-0,9 \text{ т.га}^{-1}$.

Годичный прирост фитомассы колеблется в зависимости от условий
произрастания и возраста древостоев в пределах $9-20 \text{ т.га}^{-1}$, а коэф-
фициент использования поглощенной ФАР - от 1,7 до 3,7%. Наиболее ин-
тенсивно продуцируют органическое вещество молодые группировки с мак-
симальной листовой массой. Однако и в 100-летнем возрасте прирост
еще достаточно высок. Например, во влажных эвтрофных чистых бучинах
он достигает 15 т.га^{-1} , что лишь на 25% ниже прироста 30-летних дре-
востоев.

Достаточно высокой первичной продуктивностью характеризуются так-
же буково-пихтовые биогеоценозы. Суммарный запас растительной фито-
массы в 55-60-летних древостоях влажных мезотрофных и эвтрофных бую-
вых пихтачей достигает $200-320 \text{ т.га}^{-1}$, годичный прирост - $12-17$
 т.га^{-1} , а коэффициент использования поглощенной ФАР - 2,5-3,4%. По
этим показателям они близки к бучинам.

Вторичные еловые сообщества, созданные на месте буковых, до 30-40
лет отличаются интенсивным продуцированием органического вещества.

К этому возрасту у них накапливается до $240 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ фитомассы, что в 1,3 раза больше, чем в бучинах. Однако, после 40-50 лет наблюдается значительное усыхание ели, обуславливающее снижение полнот и ослабление текущего прироста древостоев. Уже в 30 лет годичный прирост фитомассы в коренных буковых ценозах на 12% выше, чем в производных еловых, а к 70-75 годам его превышение достигает 22%. Поэтому в приспевающем и спелом возрасте запас фитомассы ельников ниже, чем бучин.

Дубовые леса равнинной части бассейна по показателям продуктивности значительно уступают буковым лесам Бескид. Общий запас растительной массы дубняков в возрастном ряду от 33 до 106 лет колеблется в пределах $120-240 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что в 1,5-2,6 раза меньше по сравнению с близкими к ним по возрасту буковыми группировками. В лесах исследованного региона (как и во многих других) наблюдается усыхание дуба, причины которого еще недостаточно изучены. Вследствие отмирания деревьев, полноты дубовых древостоев старше 70 лет обычно не превышают 0,6, что отрицательно сказывается на продуцировании и накоплении в них органической массы. В таких ценозах создаются благоприятные условия для развития подлеска и травянистого покрова, доля которых в общей фитомассе достигает 5-11%. Годичный прирост в них варьирует от 10 до $14 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а коэффициент использования поглощенной ФАР — от 2 до 3%. Заметный вклад в продуцирование органики вносят растения нижних ярусов, на которые приходится 17-40% годичной продукции.

Производные грабовые древостои в молодом возрасте растут очень быстро и интенсивно накапливают органическую массу. Запас ее в 35-летнем грабнике зеленчуковом эвтрофной грабовой дубравы достигает $164 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что в 1,4 раза больше по сравнению с 35-летним дубняком лещиново-зеленчуковым, произрастающим в сходных лесорастительных условиях. Немного ниже продуктивность грабовых сообществ, сформировавшихся на месте буковых ценозов. Запас фитомассы в 50-летнем грабнике ясенниковом влажной эвтрофной дубово-грабовой бучины составляет $156 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а в 48-летней влажной эвтрофной бучине зеленчуково-волосистоосоковой — $250 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. После 35-40 лет годичный прирост растительной массы грабовых древостоев заметно снижается, и в старшем возрасте они по продуктивности уступают коренным ценозам. Коэффициент использования поглощенной ФАР грабниками не превышает 1,7 - 2%.

Анализ основных звеньев биотического круговорота в исследованных сообществах показал, что буковые и дубовые группировки характеризуются приблизительно одинаковым выносом из почвы питательных элементов на построение годичного прироста. В 33-100-летних бучинах вынос составляет 320-380, в 33-106-летних дубняках — 370-400 $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ (табл.2). Более существенно сравниваемые группировки различаются по величине возвращения поглощенных элементов с опадом и отпадом. Если в бучинах ежегодно в детритный блок поступает 240-260 $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ зональных элементов и азота, что составляет 70-80% поглощения их на прирост, то в

Запас, фракционный состав и годичный прирост растительной массы лесных сообществ

Сообщество	Возраст древос- тая, лет	Общая фито- масса, т.га ⁻¹	В том числе				Годичный прирост, т.га ⁻¹	Коэффициент использо- вания пог- лощенной ФАР, %
			ство- лов	вет- вей	листья (хвои)	корней		
Условно коренные группировки								
Влажная эвтрофная бучина зе- ленчуково-волосистоосоковая	33	178	119	15	4	40	20	3,7
То же	48	250	174	17	3	55	16	3,1
"	75	490	342	38	3	106	16	3,1
"	100	618	445	42	3	127	15	2,9
Влажная мезотрофная бучина ожиково-волосистоосоковая	122	365	221	50	2	92	11	2,1
Влажная олиготрофная бучина черничная	97	242	127	42	3	69	10	2,0
Предполонинная влажная олиго- мезотрофная бучина кисличная	137	270	141	56	2	70	9	1,7
Влажный мезотрофный буковый пихтач кисличный	55	202	140	11	10	40	12	2,5
Влажный эвтрофный буковый пихтач ежевиковый	60	322	230	21	11	59	17	3,4
Производные группировки								
Ельник кисличный	35	242	164	15	13	50	17	3,2
Буковый ельник кисличный	70	346	255	21	12	57	13	2,5
Дубняк лещиново-зеленчуковый	33	121	75	10	4	31	14	3,0
Дубняк лещиново-ясменниковый	54	171	108	20	4	38	12	2,5
То же	75	205	129	26	4	45	11	2,4
Дубняк лещиново-трясунковид- ноосоковый	106	240	151	32	3	48	10	2,0

Продолжение табл. I

Сообщество	Возраст древос- тая, лет	Общая фито- масса, т.га ⁻¹	В том числе				Годичный прирост, т.га ⁻¹	Кoeffици- ент исполь- зования по- требленной фар, %
			ство- лов	вет- вей	листьяв (хвой)	корней		
Грабник зеленчуковский	36	164	105	21	3	35	10	2,0
Грабник ясменниковый	50	156	100	21	3	31	8	1,7

Т а б л и ц а 2

Запас и перемещение химических элементов по основным звеньям
биотического круговорота в бучинах и дубняках, кг.га⁻¹

Возраст древос- тая, лет	Запас в фитомассе	Потребление на построение годич- ного прироста	Возвращение с опадом и отпадом	Закрепление в истинном приросте
Бучины				
33	1818	379	255	124
48	2311	321	243	78
75	4156	338	262	76
100	5110	324	259	65
Дубняки				
33	1973	396	297	99
54	2459	367	312	55
75	2825	385	329	56
106	3262	378	333	45

дубняках этот показатель достигает 300-330 кг га⁻¹ или же 80-90% от поглощения. Таким образом, в истинном приросте закрепляются лишь 20-30% поглощенных элементов в бучинах, 10-20% - в дубняках.

Темпы разложения подстилки в буковых лесах несколько ниже, чем в дубовых. Подстилочно-опадный коэффициент в их возрастном ряду варьирует от 1,8 до 2,2, в дубняках - от 1,4 до 1,6. Исследованные ценозы различаются также по ритмике разложения мертвого органического вещества. В бучинах по сравнению с дубняками более четко выражена "пауза" в процессах деструкции растительных остатков в холодный период года, что объясняется, по-видимому, различиями в климатических условиях горной и равнинной частей бассейна, а также спецификой строения блока редуцентов.

Сравнительные исследования биотического круговорота в бучинах и производных на их месте ельниках показали, что емкость его (в понимании Н.И.Базилевич, 1978) в буковых ценозах в 1,5 раза выше. Например, запас зольных элементов и азота в фитомассе 75-летнего букового древостоя достигает 4160, а 70-летнего елового (в сходных лесорастительных условиях) - 2440 кг·га⁻¹. Потребление химических элементов на формирование годичного прироста составляет соответственно 340 и 230, а возвращение их в почву с опадом и отпадом - 260 и 180 кг·га⁻¹. Отличительной особенностью химизма фитомассы ельников, по сравнению с бучинами, является высокое содержание в ней алюминия (в 3 раза больше, чем в фитомассе бучин). Поступление последнего в почву с опадом и отпадом приводит к постепенному накоплению его подвижных форм, повышению потенциальной кислотности почв, ухудшению условий минерального питания растений, снижению продуктивности древостоев.

Радиационный режим исследованных сообществ характеризуется следующими показателями. Приход суммарной радиации к деятельной поверхности за вегетационный период (май - август) в дубовых лесах составляет 52,0, буковых - 56,4 ккал·см⁻² или 59-64% ее возможного прихода (обличность в данных условиях колеблется от 3,1 до 7,8 балла). В интегральном потоке на долю прямой радиации приходится соответственно 42,6 и 52,1%, на долю ФАР - 46,0 и 45,3%. Альbedo в среднем за май - август в дубовых ценозах равно 14,7, буковых - 19,9% интегрального потока. Пропускание радиации в подкروновое пространство древостоев зависит от величины поверхности листьев, а также особенностей их пространный сложения (характера размещения деревьев по площади, наличия "окон", прогалин и т.п.). В буковых и дубовых фитоценозах с индексом листовой поверхности (LAI) более 5 пропускание ФАР не превышает 2,1-3,2%. С уменьшением индекса листовой поверхности до 4-4,5 коэффициент пропускания ФАР возрастает в 2-2,5 раза, а при куртинном размещении деревьев (даже при высоком LAI) в 3 - 7 раз.

За период вегетации сомкнутый буковый фитоценоз поглощает 45,2, дубовый - 44,3 ккал·см⁻² радиационного тепла. Эта теплота соответствует балансу коротковолновой радиации экосистемы. Потери энергии пу-

тем длинноволнового излучения за указанный период достигают соответственно 10,9 и 9,7 ккал·см⁻². Таким образом, полный радиационный баланс букового леса равен 34,3, дубового - 34,6 ккал·см⁻².

Основная часть радиационного тепла (в бучинах - 90, дубняках - 80%) затрачивается на суммарное испарение. За вегетационный период данный показатель в буковых ценозах достигает 30,6, дубовых - 27,9 ккал·см⁻², при этом испаряется соответственно 510 и 465 мм воды (табл.3). Величина испарения определяется в основном транспирацией, в процессе которой расходуется в бучинах 69-74%, в дубняках - 48-69% влаги. Испарение осадков, задержанных кронами, составляет соответственно 13-14 и 14-18%, и из поверхности почвы и травяного покрова - 12-17 и 12-38%.

Распределение жидких атмосферных осадков в сомкнутых буковых древостоях в среднем за период вегетации имеет следующий вид: 25-33% их задерживаются кронами, 5-6% стекает по стволам, 63-69% попадает под полог в капельном виде. В дубовых древостоях, имеющих полноты 0,6-0,8, это распределение несколько иное. Задержание осадков кронами здесь составляет 13-18%, сток по стволам - 2-3%, а проникновение сквозь кроны - 80-85%. Максимальное количество осадков задержанных кронами древесного яруса во время одного дождя в буковых ценозах не превышает 1,2-1,4 мм, дубовых - 0,8-1,0 мм.

Т а б л и ц а 3

Испарение влаги деятельным слоем лесных фитоценозов
за май - август, мм

Возраст древостоя, лет	E^x	E_p	E_k	E_t	E_t/E
Буковый лес					
33	510,6	61,0	70,5	379,1	0,74
48	510,6	75,3	64,2	371,1	0,73
75	510,6	81,5	73,0	356,1	0,70
100	510,6	85,2	71,8	353,6	0,69
Дубовый лес					
33	464,5	57,7	84,6	322,2	0,69
75	464,5	88,7	76,7	299,1	0,64
106	464,5	178,8	64,9	220,8	0,48

х) E - суммарное испарение; E_p - испарение под пологом леса; E_k - испарение осадков, задержанных кронами; E_t - транспирация.

Результаты выполненных исследований были использованы для количественной оценки экологических последствий антропогенных изменений биогеоценотического покрова верховья бассейна Днестра. Предварительно был проведен тщательный анализ современной структуры угодий регио-

ни, а также ее ретроспективный анализ с целью выяснения первичной структуры биогеоценотического покрова. При этом использованы материалы М.А.Голубца (1978) о современном и восстановленном лесном покрове Карпат.

Согласно полученным данным, в коренном растительном покрове горной части бассейна преобладали буковые леса (чистые и смешанные с пихтой и елью). Они занимали около 58% покрытой лесом площади и вместе с буково-пихтовыми и елово-буково-пихтовыми группировками (29% площади) создавали фон растительного покрова (общая лесистость достигала 97%). Площадь смешанных (с участием пихты, бука) еловых древостоев, встречающихся преимущественно на верхних частях склонов и на северных экспозициях, не превышала 10%. Заросли серой ольхи и высокогорные дуга были распространены незначительно. Субформация чистых еловых лесов здесь отсутствовала.

В равнинной части бассейна доминировали смешанные и сложные дубовые ценозы со вторым ярусом граба и густым подлеском. В поймах рек на небольших площадях встречались черноольховые леса, ивовые и сероольховые заросли, довольно значительные площади занимали заливные переувлажненные дуга (лесистость составляла около 87%).

В современном биогеоценотическом покрове исследованной территории (табл.4) большой удельный вес занимают земли сельскохозяйственного использования в сочетании с населенными пунктами, искусственными водоемами, промышленными комплексами. В горной ее части общая лесистость лишь немногим превышает 50%, т.е. уменьшилась почти наполовину. Существенно изменился породный состав лесов. Площадь буковых древостоев уменьшилась в 3,5 раза, пихтовых - в 1,5 раза, а еловых возросла в 6 раз. На данной территории сосредоточено около 40% карпатских мелколиственных (главным образом сероольховых) группировок.

В равнинной части бассейна коренные лесные биогеоценозы вообще не сохранились. Современные дубовые леса здесь, как правило, одноярусны, чисты, изрежены. Лесистость едва достигает 23%.

Изменение в структуре биогеоценотического покрова повлияли на гидрологический режим, энергетический баланс, продукционные и другие функциональные показатели территории. При современной структуре угодий в горной части бассейна задержание осадков на кронах деревьев (по сравнению с первичной лесистостью и природным составом лесов) уменьшилось на 320 млн. м^3 или в 1,6 раза, инфильтрация влаги в почву - на 140 млн. м^3 (в 1,3 раза), а поверхностный сток увеличился на 460 млн. м^3 , т.е. в 4 раза (табл.5). В последние десятилетия на данной территории участились наводнения, в периоды проявления поверхностного стока значительной интенсивности достигают эрозия почв, селевые потоки, заиление русел малых рек. В настоящее время в сельском хозяйстве региона числится 41% эродированных земель.

Несколько иной характер изменений гидрологического режима отмечен

Динамика структуры угодий верховья бассейна р.Днестр

Биогеоцено- тический покров	Горная часть				Равнинная часть			
	Общая площадь, тыс.га	В том числе			Общая площадь, тыс.га	В том числе		
		леса	луга	пашни, огороды, сады		леса	луга	пашни, огороды, сады
Первичный	390,9	<u>377,6^х</u> 96,6	<u>9,0</u> 2,3	-	<u>4,3</u> 1,1	553,5	<u>51,0</u> 8,1	-
Современный	390,9	<u>199,7</u> 51,1	<u>68,7</u> 17,6	<u>79,7</u> 20,4	<u>42,8</u> 10,9	633,8	<u>130,5</u> 20,6	<u>290,6</u> 45,8
Разница, %	-	-45,5	+15,3	+20,4	+9,8	-	+12,5	+45,8

х) В числителе площадь, тыс.га; в знаменателе % от общей площади.

Антропогенные изменения в гидрологическом режиме территории верховья бассейна р.Днестр

Биогеоцено- тический по- ров	Горная часть				Равнинная часть			
	Поверх- ностный сток	Просачива- ние сквозь почву	Суммарное испарение		Поверх- ностный сток	Просачива- ние сквозь почву	Суммарное испарение	
			Всего	Осадков, задержанных кронами			Всего	Осадков, задержан- ных крона- ми
Первичный	<u>154,4^х</u> 4,7	<u>620,6</u> 19,0	<u>2489,9</u> 76,3	<u>900,4</u> 27,6	-	<u>1057,6</u> 23,5	<u>3442,3</u> 76,5	<u>1020,5</u> 22,5
Современный	<u>611,7</u> 18,8	<u>477,3</u> 14,6	<u>2175,9</u> 66,6	<u>578,4</u> 17,7	<u>257,0</u> 5,7	<u>1331,8</u> 29,6	<u>2911,1</u> 64,7	<u>257,9</u> 5,7

х) В числителе - млн.м³; в знаменателе - %.

в равнинной части бассейна. Задержание осадков на кронах деревьев здесь уменьшилось в 4 раза. За счет строительства дорог, населенных пунктов, трасс газопроводов, линий электропередач возник поверхностный сток в размере свыше 250 млн.м³. Одновременно возросла инфильтрация влаги в почву (на 270 млн.м³). Таким образом, если в горной части бассейна сведение лесов приводит к некоторому иссушению территории, то в равнинной — к переувлажнению.

В обоих случаях отмечено увеличение отражения (на II—I2%) и уменьшение поглощения (на 3,4—4,6%) лучистой энергии (табл.6).

Т а б л и ц а 6

Антропогенные изменения в энергетическом балансе территории верховья бассейна р.Двостр (ккал·10¹⁵·год⁻¹)

Биогеоцено- тический покров	Горная часть		Равнинная часть	
	Отраженная радиация	Поглощенная радиация	Отраженная радиация	Поглощенная радиация
Первичный	0,8	2,9	1,6	4,4
Современный	0,9	2,8	1,8	4,2

Значительные изменения произошли также в микробиологических особенностях почв, структуре и биомассе их микробного населения. Характерной их чертой является значительное преобладание в почвах и подстилках грибного мицелия над бактериальной плазмой, что свидетельствует о преимущественном грибном разложении растительного детрита не только в лесных, но и в травянистых сообществах, а также на распаханных участках бурых лесных почв. Чем глубже антропогенная сукцессия в производных биогеоценозах, тем беднее микрофлора их почв, тем менее активны в них биотические процессы (Голубец, Евтушенко, 1983).

Хозяйственная деятельность человека в лесных биогеоценозах (создание монокультур ели и пихты на месте смешанных лесов, интродукция новых пород, трансформация лесных площадей в пастбища и пашни, выпас скота и др.) привела к ощутимым изменениям численности отдельных видов, формированию антропогенных комплексов насекомых, появлению новых фаунистических элементов, исчезновению некоторых видов в природных биотопах, увеличению зараженности лесов грибами, снижению их биотической устойчивости и ухудшению санитарного состояния (Гладушко и др., 1983; Загайкевич, 1983; Трибун и др., 1983).

Сравнение продуктивности угодий коренного и современного биогеоценологического покрова показало, что в своем первичном, естественном состоянии территория горной части бассейна продуцировала ежегодно около 4,5 млн т растительной массы. При современной структуре угодий и теперешних урожаях сельскохозяйственных культур годовичная продукция данной территории не превышает 3,2 млн т фитомассы, т.е. снизилась более чем на 1 млн т или почти на 30%.

В равнинной части бассейна эти различия выражены менее отчетливо.

Произрастающие здесь дубовые дрипстои в старшем возрасте (средне-возрастные и приспевающие) изрежены в ороldии на 30–35%, в связи с чем продуктивность их примерно на треть ниже по сравнению с коренными сложными и смешанными дубовыми сообществами, а урожайность сельскохозяйственных культур здесь значительно выше. По общим показателям фитомассы она приближается к продуктивности коренных для данной территории дубовых лесов. Однако на производство первичной продукции в равнинных районах затрачивается значительное количество дополнительной энергии, направляемой в экосистемы человеком в виде обработки почвы, внесения удобрений, селекции, борьбы с вредителями, мелиоративных работ и др.

В целом можно заключить, что хозяйственная деятельность в верховье бассейна Днестра привела к упрощению структуры и уменьшению мощности биогеоценоотического покрова, ухудшению водного и радиационного балансов территории, снижению КПД фотосинтеза, уменьшению емкости биотического круговорота и, как следствие этого, снижению общей продуктивности угодий, прежде всего в его горной части.

Дальнейшие пути оптимизации биогеоценоотического покрова региона с целью его продукционных, защитных и других полезных функций следовало бы базировать на комплексном эколого-экономическом подходе к решению проблемы. На основании выполненных работ, а также обобщения результатов исследований, проведенных на данной территории разными научными коллективами, полагаем, что особенно актуальным здесь являются следующие мероприятия: глубокая специализация сельского хозяйства в горной части бассейна, направленная на использование наиболее урожайных здесь многолетних трав, картофеля, кормовых корнеплодов и природных кормовых угодий, ограничение посева зерновых только до участков с богатыми, несмытыми и слабосмытыми почвами; дальнейшая интенсификация сельскохозяйственного производства, базирующаяся на широком внедрении противозерозионных методов обработки почвы, коренном и поверхностном улучшении кормовых угодий, борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур; оптимизация структуры лесного покрова, увеличение общей контактной поверхности лесов путем реконструкции расстроенных, низкопродуктивных производных насаждений и восстановления на их месте устойчивых, близких по составу к коренным смешанным ценозов, уплотнения низкополнотных древостоев, облесения неперспективных для сельскохозяйственного использования земель; повышение культуры водного хозяйства, борьба с загрязнением природных и искусственных водных экосистем сточными водами, противозерозионная защита гидрографической сети; охрана генофонда и уникального фитоценофонда, а также эталонных коренных сообществ в разных экологических условиях данной территории.

В верховье бассейна Днестра как густозаселенном регионе с большими площадями пахотных земель, развитым земледелием и животноводством, несомненно, основными отраслями народного хозяйства останутся

сельскохозяйственная, лесохозяйственная и водохозяйственная. Однако, задача состоит в том, чтобы экономически и экологически правильно оп-
ределить их соотношения и основные направления развития.

Л и т е р а т у р а

- Б а з и л е в и ч Н. И. Построение баланса биологического кругово-
рота зольных элементов и азота и некоторые приемы обработки мате-
риалов // Методы изучения биологического круговорота в различных
природных зонах. М.: Мысль, 1978. С.120-126.
- Б а з и л е в и ч Н. И., Р о д и н Л. Е. Продуктивность и кру-
говорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по ма-
териалам СССР) // Биологич. продуктивность и круговорот химических
элементов в растительных сообщ-вах. Л.: Наука, 1971. С.5-32.
- В е р н а д с к и й В. И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.
- Г л а д у к о И. И., З д у н В. И., П а в л ю к Р. С.,
П о л у ш и н а Н. А., Я в о р с к и й И. П., Я л и н с-
к а я Н. С. Состав и количественные изменения фауны под влия-
нием антропогенных факторов // Биогеоценологический покров Бескид
и его динамические тенденции. Киев: Наук.думка, 1983. С.206-216.
- Г о л у б е ц М. А. Ельняки Украинских Карпат. Киев: Наук.думка,
1978. 264 с.
- Г о л у б е ц М. А. Актуальные вопросы экологии. Киев: Наук.дум-
ка, 1982. 158 с.
- Г о л у б е ц М. А., Е в т у ш е н к о А. И. Изменения микро-
биологических особенностей почв // Биогеоценологический покров Бес-
кид и его динамические тенденции. Киев: Наук.думка, 1983. С.182-
187.
- Г о л у б е ц М. А., М а л и н о в с к и й К. А. Принципы
классификации и классификация растительности Украинских Карпат //
Ботан. журн. 1967. Т.52, № 2. С.189-201.
- Г о л у б е ц М. А., О д и н а к Я. П. Современные представ-
ления о биогеоценологическом покрове // Биогеоценологический покров
Бескид и его динамические тенденции. Киев: Наук.думка, 1983. С.5-
19.
- Д ы л и с Н. В. Принципы построения классификации лесных биогеоце-
нозов. // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С.487-
500.
- Д ы л и с Н. В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978.
152 с.
- З а г а й к е в и ч И. К. Изменения энтомологической ситуации,
обусловленные хозяйственной деятельностью человека // Биогеоцено-
логический покров Бескид и его динамические тенденции. Киев: Наук.
думка, 1983. С.195-198.
- С у к а ч е в В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Ос-
новы биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С.5-49.
- Т р и б у н П. А., Г а в р и л ю к М. В., Ш п и л ь ч а к
Т. К. Влияние хозяйственной деятельности человека на фитопато-
логическую ситуацию в лесах // Биогеоценологический покров Бескид
и его динамические тенденции. Киев: Наук.думка, 1983. С.198-206.
- A n d r z e j e w s k i R. Problemy ekologiczne kształtowania śro-
dowiska w mieście // Wiadomości ekologiczne, 1975, 21, zesz.2.
S.175-186.
- K a r o l e w s k i M. A. Specyfika i status ekologiczny miasta //
Wiadomości ekologiczne, 1981, 27, zesz.1. S.3-35.
- P i s a r s k i B., T r o j a n P. Zoocenozy obszarów zurbani-
zowanych // Ibid., 1976, 22, zesz.4. S.338-344.

МЕЖЭКОСИСТЕМНЫЕ АБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ЛАНДШАФТЕ
КЖНОЙ ТАЙГИ (БАЛАНСОВАЯ МОДЕЛЬ)

Н.И.Базилевич, Т.Е.Шитикова

Институт географии АН СССР, Москва

Межэкосистемные абиотические связи в лесных ландшафтах осуществляются преимущественно переносом химических веществ с водными потоками. Боковой (почвенно-грунтовой и подподстилочный), вертикальный почвенно-грунтовой и русловой сток играют основную роль. Вещества, поступающие с вертикальным водным стоком в грунтовые воды из какой-либо экосистемы, при выклинивании последних могут также поступать в другие экосистемы. Перенос веществ осуществляется также ветром, в результате дельювиальных процессов и животными. Однако в лесных ландшафтах наибольшее значение имеет водная миграция.

Изучена водная миграция веществ на примере лесного водосбора кж-ной тайги "Таежный Лог" площадью 45 га. Бассейн расположен на Валдайской возвышенности в области холмисто-грядового конечно-моренного ландшафта. Основная площадь (моренные холмы) занята 100-летними ельниками травными (71,8% площади бассейна) на дерново-слабоподзолистых легкосуглинистых почвах, к песчаным холмам приурочены сосняки травные (2,2% площади) на дерново-скрытоподзолистых почвах. В понижениях рельефа формируются болота с мощностью торфяной залежи 1-3 м. Переходные травяно-кустарничково (черника)-моховые болота облесены сосной с примесью ели (6,2% площади бассейна). В центральной части переходных болот иногда встречаются выпуклые верховые кустарничково (багульник)-сфагновые (1,4% площади) болота. В более глубоких понижениях расположены низинные черноольховые травяно-моховые болота, занимающие до 18% площади бассейна. Долины ручьев, вытекающих из болот и сливающихся в один ручей, впадающий в озеро, занимают всего 0,4% водосборной площади.

Сделана попытка оценить среднегодовой баланс веществ в отдельных экосистемах с учетом поступлений с атмосферными осадками и стоком из соседних экосистем, а также выявить роль отдельных экосистем в формировании баланса веществ всего водосбора. При построении балансовой модели широко использовались данные гидрологических наблюдений Всесоюзного филиала Государственного гидрологического института (Материалы наблюдений ВНИГЛ, 1956 - 1985). Количественные оценки для экосистем даны на метровую почвенную толщу. Для учета водной миграции химических веществ глубже 1 м использовались данные наблюдений в скважинах. Грунтовая толща рассматривалась до глубины, соответствующей средней отметке дна в прилегающей к "Таежному Логу" части озера; средняя мощность грунтовой толщи с учетом гилсометрии бассейна сос-

тавила, таким образом, 23 м. Эта толща представлена суглинистыми и слоисто-песчаными моренными и флювиогляциальными отложениями, а также торфами.

Общая схема водной миграции химических веществ в бассейне следующая. Величина годовых атмосферных осадков и эвапотранспирации приняты едиными на всем бассейне (Федоров, 1977). В автономных ландшафтах (ельники, сосняки, верховые болота) формируется почвенный сток: подподстилочный и почвенно-грунтовый; почвенно-грунтовый сток разделяется на боковой и вертикальный. В сосняках на песках имеет место только вертикальный сток. Сток с ельников перераспределяется, поступая в подчиненные ландшафты в соответствии с занимаемыми ими площадями. Наибольшее количество воды из ельников поступает в низинные болота, несколько меньшее — в переходные и совсем немного непосредственно в долины ручьев. Вертикальный сток с ельников пополняет грунтовые воды. Воды из верховых болот через осы и верхнюю часть торфяной залежи стекают в переходные болота, а вертикальный сток из торфяной залежи поступает в грунтовую толщу. На переходных болотах приходная часть баланса воды и веществ складывается за счет атмосферных осадков, бокового стока с ельников и верховых болот и притока выклинивающихся грунтовых вод. Низинные болота, кроме того, получают воду и вещества из переходных болот, связанных с низинными через ручьи. Часть вод из болот стекает с вертикальным стоком в грунтовую толщу. Ручьи, вытекающие из низинных и переходных болот (расчленение стока из переходных болот на сток в низинные и в долины ручьев основывается на данных гидрологических наблюдений для водосборов переходных болот) пополняются атмосферными осадками и выклинивающимися в долинах грунтовыми водами и сливаются в один ручей, впадающий в озеро. В русловой сети имеет место некоторое просачивание вод вглубь грунтовой толщи.

Перейдем к количественной характеристике потоков воды, минеральных, органических веществ и азота, связывающих экосистемы бассейна. Годовой слой осадков на водосборе составляет 800 мм, а отдельные экосистемы получают от $2 \cdot 10^6$ до $258 \cdot 10^6$ кг воды в год в соответствии с их площадями. Осадки имеют кислую реакцию, ультрапресные (сумма минеральных веществ без азота 10 мг/л), содержат органические вещества (4,5 мг/л) и имеют небольшую нелетучую кислотность (табл. I). Среднее содержание минеральных и органических форм азота в них составляет 1,4 мгн/л. Наибольшее количество воды и веществ поступает с осадками в экосистему ельников (табл. 2). Из них 62% приходится на минеральные вещества, 29% — на органические и 9% на азот во всех формах. Расходные потоки воды и веществ для ельников также весьма значительны. При эвапотранспирации 500 мм в год в ельниках испаряется наибольшее количество воды ($161 \cdot 10^6$ кг), оставшая часть стекает в форме бокового подподстилочного (3,4 мм в год), почвенно-грунтового (191 мм в год) и вертикального (106 мм) стока. При этом химический состав

Осредненный химический состав природных вод водосбора "Таежный"

рН	Кислотность, мг-экв/л		HCO ₃	SO ₄	Cl	NO ₃	NH ₄	Ca	Mg
	веле- тучая	лету- чая							
<u>Осадки</u>									
4,6-7,0	0,05	0,04	0,1	3,7	2,7	1,49	0,50	1,4	0,5
<u>Снег</u>									
4,3	0,02	0,06	0,0	2,0	2,4	2,44	0,50	0,9	1,8
<u>Боковой поверхностный</u>									
6,7-7,6	0,02	0,08	8,2	5,0	2,4	7,90	0,69	3,3	2,9
<u>Боковой почвенно-</u>									
5,9-7,6	0,01	0,22	36,1	22,9	4,2	2,12	0,32	20,2	4,5
<u>Твердые взвеси в</u>									
-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	0,04
<u>Вертикальный</u>									
5,3-7,1	0,08	0,55	18,8	49,6	8,8	35,40	0,67	16,2	5,8
<u>Вертикальный</u>									
6,4	0,12	0,25	16,5	19,2	5,3	24,60	1,11	13,6	2,9
<u>Болотные воды</u>									
3,7-4,9	0,58	0,44	0,0	10,2	6,6	0,54	0,50	3,1	2,0
<u>Болотные воды торфяной</u>									
4,1	Н.д.	Н.д.	0,0	13,9	2,6	0,01	0,09	2,0	1,0
<u>Болотные воды торфяной</u>									
5,8-6,7	0,04	Н.д.	39,7	11,4	3,7	0,18	1,62	10,2	2,2
<u>Воды ручьев, вытекающих</u>									
3,6-6,5	0,37	0,16	5,0	11,2	7,2	0,57	0,48	5,8	3,3
<u>Твердые взвеси ручьев,</u>									
-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	0,03
<u>Болотные воды торфяной</u>									
7,2-7,6	0,00	0,41	102,6	18,0	5,2	0,29	0,73	37,4	2,1
<u>Воды ручьев, вытекающих</u>									
6,2-7,4	0,02	0,26	35,0	10,0	5,3	1,33	0,60	15,0	3,4
<u>Твердые взвеси ручьев,</u>									
-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	0,04
<u>Грунтовые</u>									
7,0-8,0	0,04	0,11	252,0	14,0	4,9	10,38	0,39	69,7	14,8
<u>Грунтовые воды (скважина)</u>									
7,4	0,00	0,46	303,2	14,0	3,9	0,18	0,56	71,6	12,5
<u>Грунтовые воды (скважина)</u>									
7,6	0,00	0,23	186,7	34,0	5,0	5,66	0,43	32,4	8,0
<u>Грунтовые воды (средний по скважинам)</u>									
7,3	0,00	0,41	300,1	45,0	4,4	1,96	0,43	41,4	10,0

Т а б л и ц а I

Лог"

Na	K	P _{мин}	P _{общ}	SiO ₂	Fe _{мин}	Fe _{общ}	ОВ (2С)	N	M
мг/л									
<u>жидкие</u>									
0,3	0,6	0,006	0,011	0,3	0,08	0,25	6,3	1,3	9,7
0,9	0,5	0,012	Н.д.	1,0	0,06	Н.д.	2,6	1,5	9,5
<u>(подподстильный) сток ельников</u>									
0,7	1,3	0,071	0,114	4,7	0,21	0,53	29,0	5,0	28,8
<u>грунтовый сток ельников</u>									
2,8	1,4	0,009	0,115	6,9	0,11	0,66	12,1	2,2	99,1
<u>боковом стоке ельников</u>									
0,02	0,1	Н.д.	Н.д.	3,4	Н.д.	0,39	2,6	0,2	4,2
<u>сток ельников</u>									
7,6	23,0	0,188	0,408	10,3	0,14	1,47	19,0	9,5	140,4
<u>сток сосняков</u>									
1,0	1,0	0,007	0,073	10,5	0,10	0,25	14,0	7,2	70,1
<u>очеса верховых болот</u>									
1,0	3,0	0,400	1,000	3,3	0,31	0,64	228,2	2,5	29,9
<u>задежи верховых болот</u>									
0,2	0,2	0,115	0,406	2,4	0,50	1,00	173,0	2,5	22,9
<u>задежи переходных болот</u>									
2,7	2,2	0,047	0,330	7,9	0,60	0,94	88,8	2,6	80,6
<u>из переходных болот</u>									
1,0	1,4	0,250	0,730	5,2	0,81	1,18	152,6	3,3	41,2
<u>вытекающих из переходных болот</u>									
0,01	0,01	Н.д.	Н.д.	2,0	Н.д.	0,22	1,4	0,09	2,4
<u>задежи низинных болот</u>									
3,8	1,7	0,110	0,325	7,6	1,49	4,02	81,0	2,6	180,0
<u>из низинных болот</u>									
1,4	1,0	0,021	0,081	5,6	0,24	0,98	100,0	4,6	76,9
<u>вытекающих из низинных болот</u>									
0,02	0,1	Н.д.	Н.д.	3,4	Н.д.	0,39	2,9	0,2	4,2
<u>воды в роднике</u>									
3,6	1,8	0,014	Н.д.	10,5	Н.д.	Н.д.	6,3	2,6	371,3
<u>17н глубиной 5,8 м)</u>									
8,0	2,1	Н.д.	0,218	6,8	0,12	0,27	5,0	0,6	422,4
<u>15н глубиной 5,0 м)</u>									
5,0	1,0	0,024	0,048	6,3	0,50	Н.д.	19,0	1,7	279,0
<u>14н, 20н, 16н вблизи устья ручья Таежный)</u>									
8,9	2,8	0,005	0,054	6,8	0,50	Н.д.	20,0	1,0	420,0

рН	Кислотность, мг-экв/л		HCO ₃	SO ₄	Cl	NO ₃	NH ₄	Ca	Mg
	неле- тухая	лету- чая							

6,2-7,7	0,00	0,16	32,0	11,6	6,0	1,67	0,65	13,2	3,6
									Воды ручья
									Твердые взвеси
-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	0,03

П р и м е ч а н и е. М — сумма минеральных веществ без учета всех

стекающих вод различается. Подподстилочные воды нейтральны, в них преобладают гидрокарбонаты, сульфаты и нитраты кальция и магния, содержится больше органических веществ и азота, чем в осадках. Концентрация минеральных веществ в водах бокового и вертикального почвенно-грунтового стоков выше, однако органических ниже, чем в подподстилочных водах (см.табл. I). Их реакция близка к нейтральной. В водах вертикального стока отмечается увеличение минерализации за счет сульфатов калия и азота в форме нитратов. С поверхностным стоком в ельниках мигрируют органоминеральные взвеси, однако содержание минеральных, органических веществ и азота во взвесах в пересчете на 1 л воды соответственно в 25, 4 и 10 раз меньше, чем в боковом почвенно-грунтовом стоке. Органическое вещество твердых взвесей имеет гумусовую природу, поскольку отношение S/N равно 7. В итоге для минеральных веществ в ельниках складывается отрицательный баланс, а для органических и азота — положительный^{х)}. При этом в выносе как минеральных, так и органических веществ основную роль играет боковой сток (около 70% общего выноса).

Баланс воды и веществ в сосняках определяется поступлением с осадками и выносом вертикальным почвенно-грунтовым стоком (300 мм в год). Химический состав вертикального стока в сосняках сходен с его составом в ельниках, однако минерализация вод в 2 раза меньше (см.табл. I). Содержание органических веществ и азота в этих водах в сосняке лишь немного меньше, чем в ельнике. В итоге баланс минеральных веществ в сосняках отрицателен, а органических веществ и азота слабодекompенсационный. В связи с малой площадью сосняков их роль в миграции веществ на водосборе незначительна.

На верховых болотах источником воды и веществ являются лишь атмосферные осадки. Миграция веществ происходит с боковым стоком в слое очеса (принят равным 15 см), достигающим 100 мм в год вследствие высокого уровня стояния болотных вод и рыхлого сложения очеса. Несмотря на большую мощность торфяной залежи (15-100 см)

^{х)} Баланс азота носит условный характер, так как не учитывалась азотофиксация и денитрификация.

Na	K	P _{мин}	P _{общ}	SiO ₂	Fe _{мин}	Fe _{общ}	ОВ (2С)	N	M
мг/л									
<u>Таежный</u>									
1,4	1,5	0,016	0,071	8,0	0,25	0,46	106,5	4,4	77,5
<u>лучья Таежный</u>									
0,01	0,1	Н.д.	Н.д.	2,9	Н.д.	0,14	2,0	0,1	3,2
форм азота.									

боковой сток из нее также равен 100 м в год. Еще 100 мм стекает с болота в виде вертикального стока. Воды из очеса кислые, ультрапресные (50 мг/л), в них преобладают сульфаты кальция и калия, содержание азота в них 3,5 мг/л, а органических веществ достигает 228 мг/л (см. табл. I). Воды вертикального и горизонтального стока из торфяной залежи имеют сходный с водами из очеса солевой состав, но несколько меньшее содержание минеральных, органических веществ и азота. В итоге на верхних болотных складывается нулевой баланс минеральных веществ и резко декомпенсационный для органических (см. табл. 2)

Т а б л и ц а 2

Баланс минеральных, органических веществ и азота
в экосистемах водосбора южной тайги (кг/год)

Экосистема	Составляющие баланса		Вода, кг·10 ⁶	Органи- ческие в-ва	Азот	Минераль- ные в-ва
Ельнички 52 га	Привнос	Осадки	258	1166	371	2494
	Вывнос	Эвапотранспи- рация	161	-	-	-
		Боковой сток	63	943	155	6411
		Вертикальный сток	34	649	323	4787
	Баланс		0	+426	+107	-8704
Сосняки 1 га	Привнос	Осадки	8	36	12	77
	Вывнос	Эвапотранспи- рация	5	-	-	-
		Вертикальный сток	43	42	22	210
	Баланс		0	-6	-10	-133
Верхнее болото 1,8 га	Привнос	Осадки	5	22	7	46
	Вывнос	Эвапотранспи- рация	3	-	-	-
		Боковой сток	1	241	3	32
		Вертикальный сток	1	104	2	14
	Баланс		0	-323	+2	0

Экосистема	Составляющие баланса		Вода, кг.10 ⁶	Органи- ческие вещества	Азот	Минераль- ные веще- ства
Переход- ные бо- лота 8,1 га	Привнос	Осадки	22	101	32	216
		Боковой сток с ельников	16	238	38	1615
		То же с верхо- вых болот	1	235	2	31
		Грунтовый сток	1	9	3	520
	Вынос	Эвапотранспи- рация	14	-	-	-
		Боковой сток	20	3212	71	909
		Вертикальный сток	6	528	15	480
		Баланс	0	-3157	-11	+993
	Баланс					
Низин- ные бо- лота 11,6 га	Привнос	Осадки	65	292	93	625
		Боковой сток с ельников	46	687	113	4680
		То же с пере- ходных болот	7	1125	25	319
		Грунтовые воды	8	40	5	3421
	Вынос	Эвапотранспи- рация	41	-	-	-
		Боковой сток	66	6818	317	5373
		Вертикальный сток	19	1561	51	3467
		Баланс	0	-6235	-132	+205
	Баланс					
Долины ручьев 0,2 га	Привнос	Осадки	2	7	2	15
		Боковой сток с ельников	1	18	3	116
		То же с пере- ходных болот	14	2088	46	591
		То же с ни- зинных болот	66	6820	318	5376
		Грунтовые во- ды	0	4	0	56
	Вынос	Эвапотранспи- рация	1	-	-	-
		Сток в озеро	81	8788	365	6537
		Вертикальный сток	1	83	3	60
	Баланс		0	+65	+1	-443
Грунто- вая тол- ща 45 га	Привнос	Вертикальный сток	65	2970	416	9018
	Вынос	Грунтовый сток в боло- та и долины	10	53	9	3994
		Сток из грун- товой толщи	54	1084	54	22756

Экосистема	Составляющие баланса		Вода, кг·10 ⁶	Органические вещества	Азот	Минеральные вещества
	Баланс		0	+1824	+360	-17736
Бассейн 45 га	Привнос	Осадки	360	1624	517	33473
	Вынос	Эвапотранспирация	225	-	-	-
		Сток ручья	81	8788	365	6537
		Сток из грунтовой толщи в озеро и вглубь	54	1084	54	22756
	Баланс		0	-8248	+98	-25820

Экосистемы подчиненных ландшафтов в отличие от экосистем автономных ландшафтов получают значительно больше воды и веществ. В переходные болота поступает за год 1458 мм воды, что почти в 2 раза больше, чем в ельники за счет осадков 800 мм, бокового стока ельников 566 мм, бокового стока верховых болот 42 мм и грунтовых вод 50 мм. Из них 500 мм расходуется на эвапотранспирацию, боковой сток из торфяной залежи (ручей) 745 мм и вертикальный сток из торфяной залежи 213 мм. Химический состав осадков и стока из ельников рассматривался выше. Грунтовые воды, подпитывающие переходные болота более минерализованы по сравнению с почвенно-грунтовыми в ельниках (371 мг/л) за счет гидрокарбонатов кальция. Воды ручьев из переходных болот вследствие их разбавления осадками и поглощения веществ торфами имеют ультрапресный состав (минерализация 41 мг/л), гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевые имеют слабокислую реакцию и высокую концентрацию органических веществ (153 мг/л). Воды вертикального стока из торфяной залежи несколько более минерализованы за счет гидрокарбонатов кальция, но в них меньше органических веществ (см.табл.1, воды торфяной залежи). Небольшое количество веществ выносится в ручьях с твердым стоком (см.табл.1) В целом как на переходных, так и на верховых болотах, основная роль в выносе веществ принадлежит водам бокового стока (ручьев из болот). С ними выносятся 65% минеральных и более 85% органических веществ от суммарного их выноса. Характерной чертой переходных болот является значительное поглощение торфяной залежью минеральных веществ, поступающих на болота. Особенно выражено поглощение гидрокарбонатов и сульфатов кальция, отчасти магния. Переходные болота поглощают наибольшее количество минеральных веществ на водосборе (см.табл.2). Наряду с поглощением имеют место и некоторые потери для хлора, кремния, железа и фосфора. Баланс органических веществ резко отрицательный, а азота - слабоотрицательный.

Поток воды и веществ в низинные болота возрастает, поскольку они занимают в бассейне наиболее низкие отметки по

сравнению с другими болотами и наиболее значительны по площади. Кроме осадков и бокового стока с ельников здесь наблюдается поступление вод ручьев из переходных болот и выклинивание грунтовых вод из более мощной толщи отложений по сравнению с переходными болотами. Эти грунтовые воды еще более обогащаются гидрокарбонатами кальция (см. табл. I). На низинные болота поступает 1556 мм воды в год, из них 800 мм осадки, 566 мм боковой сток с ельников, 100 мм грунтовые воды и 90 мм сток ручьев из переходных болот. Годовая эвапотранспирация составляет 500 мм. Сток осуществляется главным образом в виде бокового, образующего ручьи из болот (818 мм в год). На вертикальный сток из верхней толщ (I м) торфяной залежи, как и на переходных болотах, приходится около 1/5 от суммарного стока. Воды ручьев, вытекающих из низинных болот, имеют близкую к нейтральной реакцию, в 2 раза больше минерализованы, чем воды ручьев из переходных болот, по минеральному составу гидрокарбонатно-кальциевые, обогащены органическим веществом. Но концентрация органических веществ в них немного меньше, чем в ручьях из переходных болот. То же самое отмечается и для взвешенных веществ, возможно вследствие их осаднения под воздействием более высоких концентраций гидрокарбонатов кальция. Минерализация вод, просачивающихся вглубь торфяной залежи, выше, чем в ручьях (см. табл. I), но они содержат меньше органических веществ и азота. На низинных болотах также имеет место поглощение торфами приносимых с осадками и из других экосистем минеральных веществ, в частности сульфатов магния, натрия и калия. Отмечаются некоторые потери железа и кремния. В целом баланс минеральных веществ положительный, а для органических веществ и азота резко отрицательный. Таким образом, роль низинных болот в миграции веществ из ландшафта состоит в том, что они являются основными поставщиками органических веществ (см. табл. 2).

Д о л и н ы р у ч ь е в рассматриваем как одну из сложных экосистем, включающую узкие, местами заболоченные поймы, и собственно русловую сеть. Преобладают слабо облесенные луга. Обводнение ручья происходит за счет стока из низинных болот (33140 мм в год), переходных болот (6780 мм в год), атмосферных осадков (800 мм в год), бокового стока с ельников (570 мм) и выклинивающихся в долины грунтовых вод (100 мм в год). Таким образом, основная масса воды поступает из низинных болот, занимающих наибольшую площадь среди подчиненных ландшафтов. Эти воды, сливаясь в нижней части водосбора, выносятся в озеро (40500 мм в год). Кроме того небольшая часть вод расходуется на эвапотранспирацию (500 мм в год) и просачивание в грунтовую толщу (390 мм в год). Воды, стекающие в озеро (ручей Таежный) по химическому составу наиболее сходны с водами ручьев из низинных болот (дающих 80% стока) по минерализации, pH, концентрации гидрокарбонатов кальция, азота и органических веществ. При расчете вертикального потока веществ из ручьев химический состав вод условно принят таким же, как

и в ручье Таежном. В итоге в экосистеме долин ручьев наблюдается отрицательный годовой баланс минеральных веществ (см.табл.2) за счет превышения выноса гидрокарбонатов, отчасти сульфатов и хлоридов калия, натрия и магния над их поступлением. Вместе с тем выявлена небольшая аккумуляция кальция, железа и фосфора, а также азота и органических веществ. Баланс веществ в форме твердого стока также положителен. Это свидетельствует о частичном поглощении растворенных и взвешенных в воде веществ почвами, торфами и грунтами, а также о механическом их осаждении. Вынос веществ из почво-грунтов экосистемы долин связан с развитием глеевого и подзолистого процессов в условиях обводнения. Основная же масса веществ проходит через экосистему долин транзитом (6154 кг минеральных и 443 кг органических). Выщелачивание минеральных веществ из почво-грунтов составляет 443 кг, поглощение органических - всего 65 кг.

Поскольку в экосистемах как автономных, так и подчиненных ландшафтов имеет место просачивание вод в грунтовую толщу, с одной стороны, и, с другой - выклинивание грунтовых вод в экосистемах подчиненных ландшафтов, в балансе веществ всего бассейна учитывается грунтовая толща в пределах водораздельных границ. Годовой приход воды в грунтовую толщу (141,5 мм) складывается за счет поступления из всех экосистем^х: ельников - 75,8 мм, сосняков - 6,7 мм, верховых болот - 1,3 мм, из переходных болот - 13,2 мм, из низинных болот - 42,8 и из долин ручьев - 1,7 мм. Расход воды из грунтовой толщи обеспечивается в основном фильтрацией в озеро и более глубокие грунтовые горизонты (120 мм), меньшая часть поступает в низинные болота (18 мм), переходные болота (3,1 мм) и долины ручьев (0,4 мм). При построении баланса веществ использовался химический состав вод, отобранных в скважинах и роднике. Наиболее минерализованы грунтовые воды в нижней части водосбора (420 мг/л). Они имеют гидрокарбонатно-кальциевый состав (см. табл.1). По химическому составу этих вод рассчитывался вынос веществ из грунтовой толщи в озеро и нижележащие грунты. Химический состав грунтовых вод, выклинивающихся в болота и долины ручьев, описывался выше. С учетом привноса и выноса в грунтовой толще складывается отрицательный баланс минеральных веществ и положительный - азота и органических веществ (см.табл.2). Доля накапливаемых (а частично разлагающихся микроорганизмами) органических веществ составляет около 60% от их поступления.

Годовой баланс всего бассейна с учетом грунтовой толщи представляет собой разность между поступлением воды и веществ с атмосферными осадками (800 мм) и расходом на эвапотранспирацию (500 мм), на сток в озеро через ручей (180 мм) и сток из грунтовой толщи (120 мм). Для

^х) Для расчета слоя стока в грунтовую толщу его величина для каждой экосистемы умножалась на площадь этой экосистемы и делилась на площадь всего водосбора.

минеральных веществ он отрицателен и достигает 25820 кг, для органических веществ также отрицателен, но и их потери в 3 раза меньше (см. табл.2).

Если принять сумму чистых потерь отдельно минеральных и органических веществ за 100%, то можно оценить роль каждой экосистемы и грунтовой толщи в миграции веществ на водосборе. Потери минеральных веществ имеют место в ельниках, сосняках, долинах ручьев и грунтовой толще. Наибольший вклад в отрицательный баланс этих веществ для бассейна в целом дает грунтовая толща (65%), далее следуют ельники (32%), наименьший вклад обеспечивают долины ручьев (около 2%) и сосняки (0,5%). В формировании отрицательного баланса органических веществ бассейна наибольшую роль играют низинные болота (62% от суммарной потери), меньшую - переходные (31%), незначительную - ельники (4%), верховые болота (3%) и сосняки (менее 0,1%).

На фоне общего отрицательного баланса веществ в бассейне ряд экосистем и водоносная толща участвуют в аккумуляции органических и минеральных веществ. Минеральные вещества накапливаются в переходных и низинных болотах, органические вещества - в водоносной грунтовой толще и отчасти в долинах ручьев.

Л и т е р а т у р а

Материалы наблюдений Валдайской научно-исследовательской гидрологической лаборатории. 1950-1983. Л.: Гидрометеиздат. 1956-1985.

Федоров С. Ф. Исследование элементов водного баланса в лесной зоне ЕТС. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 264 с.

УДК 574.4.001.573

ЭКСПЕРИМЕНТ И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

В ОБОСНОВАНИИ СПОСОБОВ УПРАВЛЕНИЯ БИОГЕОЦЕНОЗАМИ

С.Э.Вомперский

Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва

Как известно, эмпирический подход к познанию законов природы и способов пользования ею применяется с незапамятных времен. Эксперимент как метод познания и "как одна из форм практики выполняет функцию критерия истинности научного познания в целом" (Алексеев, 1978). Можно считать, что научное экспериментирование в сельском хозяйстве начало развиваться с образования Ротемстедской опытной станции (1935 г.) в Англии, в России Богдуховской станции (1886 г.), число которых теперь только у нас исчисляется сотнями. По отношению к обоснованию пользования лесами, степями, болотами и другими биотопами опытное дело в нашей стране оформилось позднее, начиная с разработки участниками знаменитой экспедиции В.В.Докучаева научной комплексной программы опытных лесных работ (1892 г.). В соответствии с этой программой был образован ряд опытных лесничеств, станций и до

© С.Э.Вомперский, 1990.

конца 1930-х гг. систематически издавались "Труды по лесному опытному делу".

Организация и методология опытного дела, преследовавшего прежде новую цели обоснования лучших способов практики сельского и лесного хозяйства, постоянно совершенствовались (особенно сильно в 1920-30-х гг.), развившись в самостоятельные отрасли знания - планирование эксперимента, статистическая обработка данных и др. В последние десятилетия все шире стали применяться средства автоматизации сбора и обработки экспериментальных данных, а также значительное развитие получило математическое моделирование изучаемых явлений, процессов, приемов практики с использованием ЭВМ. Расширились и цели опытных работ, которые стали охватывать задачи рациональности природопользования, учета экосистемных последствий антропогенных влияний, прогноза поведения и устойчивости экосистем при возможных внешних воздействиях, разработки норм ПДК загрязнений и т.д. По существу натурный эксперимент в сочетании с математическим моделированием является наиболее эффективным методологическим подходом в раскрытии механизмов функционирования биогеоценозов и обосновании способов управления ими.

Однако современное состояние опытного дела в лесоводстве, агролесомелиорации, болотоведении, гидромелиорации и некоторых других видах природопользования, планирование и осуществление натурных биогеоценологических экспериментов и наблюдений в увязке с построением будущей математической модели изучаемых явлений нельзя признать удовлетворительным. В настоящей статье анализируется эта проблема и автор делится также личным опытом осуществления натурального эксперимента в сочетании с математическим моделированием при решении задачи определения параметров лесной осушительной сети, обеспечивающей тот или иной водный режим мелиорированного леса.

Прежде всего необходимо отметить, что лесное опытно-производственное дело переживает трудное время. Методы лесного хозяйства за последние десятки лет вследствие социальных изменений и технического прогресса резко изменились. Проверенные многолетним опытом приемы управления лесом (рубки ухода, гидромелиорация, удобрения, главные рубки, способы лесовосстановления и т.д.), основанные на значительном использовании ручного труда и конной тяги, устарели. Традиционно главный критерий всех методов лесоводства - максимальное производительное использование земель - перестал быть таковым, главным стали средства механизации работ, имеющиеся в отрасли. Механизированные же способы работ и технологии, а также средства химического ухода пока значительно уступают в экологичности и не позволяют полностью реализовать природный потенциал того или иного участка леса или иного уголка. Новые (компромиссные) способы проверяются лишь в технологическом отношении. Опытные лесные станции обычно не проводят многолетних опытов с использованием современных и перспективных комплексов машин. Да и сами технологии ввиду неудовлетворительности средств механизации

ции и технического прогресса быстро меняются. Поэтому часто не обеспечиваются ни необходимая преемственность многолетних лесных опытов, ни их должное планирование и учет долговременных результатов. Не следует забывать о том, что эффективность методов природопользования существенно меняется в связи с прогрессирующим загрязнением среды.

Состояние натуральных экспериментов научного или прикладного характера, закладываемых лесными научно-исследовательскими институтами и кафедрами вузов, также далеко от благополучия, да и сам метод активного эксперимента (особенно в природе) используется недостаточно широко. Обычно натурные эксперименты не имеют должной научно-технической инфраструктуры, не обеспечены нужными приборами, средствами автоматизации и компьютеризации наблюдений, не имеют длинных рядов наблюдений и организованных банков экоинформации.

Однако, пожалуй, самым досадным тормозом успешного развития биогеоценологии является противостояние ученых — экспериментаторов и специалистов по математическому моделированию. Вследствие этого явно проигрывает эффективность экспериментальных работ, начиная с их планирования и кончая толкованием и применением их результатов. Неудовлетворительно и математическое моделирование, не обеспеченное должной фактической основой. В главном проигрыше остается рациональное природопользование.

Экологи чаще всего "идут" за технократами и экономистами, в основном из-за слабой научной обоснованности аргументации, отсутствия конкурентноспособных с техническими науками количественных методов расчета (прогноза) природных последствий антропогенных воздействий.

Экспериментаторы-биогеоценологи в большинстве случаев не готовы заниматься математическим моделированием и часто относятся скептически к его пользе. Математики-модельеры обоснованно упрекают их в неполноте и разнокачественности фактических данных, неправильной организации опытов, в бесполезности или непригодности получаемых сведений для успешного моделирования, в принципиальной невозможности "покрыть" экспериментом (без модели) всех вариантов условий, подлежащих изучению, точно обосновать оптимальное решение и т.д.

Прогресс кибернетики в 1950-60-х гг., системного анализа, средств вычислительной техники, имитационного моделирования породили большие надежды быстро поднять с их помощью на новый качественный уровень биологические науки, в том числе и экологию (Ллепа, 1971; Моисеев, 1973; Ляпунов, Титлянова, 1974; Буш, Иевинь, 1975; Гильманов, 1975). Широкое развитие получило математическое моделирование динамики популяций, различных процессов в биологических и биосферных системах, поток моделей все более увеличивается. Однако качественного перелома в биогеоценологии не произошло. Эффективность математического моделирования, осуществляемого в большинстве случаев по литературным источникам, в отрыве от экспериментальной основы и без должного знания природы объектов, оказалась низкой. Обычно недостаточная информацион-

ная обеспеченность моделей в биогеоценологии, отсутствие ориентированных на модель серии опытов не позволяют идентифицировать ее параметры и тем более осуществить натурную проверку. Поэтому часто анализ даже считающихся неплохими моделей кончается заключением, что результаты по той или иной модели "не противоречат нашим представлениям ..." о том или ином явлении (см. например, "Математическое моделирование ...", 1985 г.). Содержательность таких выводов мало что дает экологу, а судить о достоинствах примененного математического аппарата могут только специалисты - модельеры.

Математическое моделирование в экологии и биогеоценологии, не опирающееся на эксперимент, не должно иметь места, так как для эколога оно не информативно. Можно, например, назвать очень важные и биологически содержательные результаты такого рода исследований (Свирижев, Лагофет, 1978; Пузаченко, 1986). Однако таких работ в общем немного. Общеизвестна и ситуация, когда непосредственные эксперименты с изучаемым природным объектом или процессом невозможны или затруднительны, и когда попытки математического моделирования целесообразны. Например, объекты типа биосферы, озера Байкал и др. или процессы, подобные циклу углерода в экосистемах (Тихомиров, Мамихин, 1983; Мамихин, 1987). Однако лица, принимающие решение по сложным проблемам, будут озадачены, когда окажутся испытанными хотя бы два способа моделирования, выводы которых могут дать разные, а то и противоположные результаты. Имеются даже предложения "модельного штурма" (Брусиловский, Розенберг, 1983) в надежде облегчить решение проблемы в условиях недостатка информации. Но любые математические модели не могут извлечь из ограниченного или ущербного фактического материала больше нужных сведений, чем в нем самом заключено.

Важное содействие в разработке моделей практических методов хозяйственных мероприятий имеет общий уровень теории биогеоценологии, знание законов структурно-функциональной и пространственно-временной организации биогеоценозов. Подавляющее большинство математических моделей посвящено организменному и популяционному уровню биологической организации, значительно меньше сообществам, фитоценозам и экосистемам, не ограниченным пространственными рамками. Например, модели динамики больших территорий лесов США (Shugart, 1973, 1984), таежного ландшафта в СССР (Батурин, Черкашин, 1981), а также модели динамики болотообразовательных процессов (Александров, 1986 и др.).

Во многих областях природопользования (лесное хозяйство, агрономия, гидромелиорация, добыча полезных ископаемых) объектом управления и эксплуатации является не популяция и не отдельный вид организмов, а вся экологическая система в конкретных границах - биогеоценозов или совокупность биогеоценозов на том или ином участке. Такого рода замкнутых моделей очень мало, можно упомянуть о работах в этом направлении, проводимых под руководством Т.Г. Гильманова (Мамихин, Гильманов, 1986; Честных, Гильманов, 1986 и др.). Однако составление та-

ких сложных моделей, с нашей точки зрения, пока может носить лишь теоретический характер.

Хотелось бы подчеркнуть, что в отличие от сложных "портретных" моделей типа моделей Азовского моря (Горстко, 1977) или Балтийского моря (Sjöberg et al., 1972), ориентированных на управление именно этими объектами, модели в лесоводстве более абстрактны, так хозяйство ведется по типам леса (совокупностям участков генетически сходных биогеоценозов). Поэтому помимо трудностей информационного наполнения сложных моделей конкретного биогеоценоза, возникает задача репрезентативности этой, во многом, индивидуальной модели для совокупности участков подобных биогеоценозов, субъективно объединяемых в тип. В этих участках имеет место и какое-то статистическое распределение величин признаков и неясные синергические эффекты и другие потенциально важные различия. Как известно, попытки группы лесных типологов разработать наиболее информативный состав биогеоценологических признаков и предложить формальные методы отнесения разных участков леса к одному типу встретились с очень серьезными проблемами (Колесников, 1975; Буш и др., 1975). Поэтому о возможности обоснования методов лесоводственной практики, исходя из сложных имитационных моделей лесных биогеоценозов, пока говорить не приходится. Даже для более просто устроенных и лучше изученных агроценозов модель "Погода - Урожай" О.Д.Сиротенко (1981г.) дает точность оценки фитомассы посева 15 - 20%, послойных влагозапасов почвы - 20 - 25%, а суммарного суточного испарения - 30%. И эта модель, по оценке Ю.К.Росса, в настоящее время лучшая в СССР и одна из наиболее полных в мире. И хотя численные эксперименты на этой модели информационно весьма содержательны, в целом они носят больше качественный характер.

Довольно распространенным является стремление обеспечить логическую безупречность и строгость расчета в моделях, несмотря на грубые представления об объекте, неполные данные, наличие оценок разной точности структурных единиц объекта. Это нарушает принцип равнопрочности в решении задачи, о чем неоднократно упоминалось (Ляпунов, Багриновская, 1975; Тимофеев-Ресовский, 1975; Громов, 1986; Грид, 1987) в литературе.

В связи с вышеизложенным у многих ученых сложилось мнение, что для исследования лесных, болотных и других сухопутных биогеоценозов (не говоря о разработке способов практики) перспективны более простые модели, описывающие отдельные структурные компоненты и их динамику. Последовательное увеличение содержательности относительно простых, но хорошо проверенных устойчивых моделей и агрегирование их в более сложные представляется весьма логичным путем. Однако основой моделирования функционирования биогеоценозов должна быть хорошая информационная база.

Отмеченная выше неготовность и нежелание экспериментаторов ориентировать свои опыты на будущее моделирование мешают последовательной

организации работы, включая (Базилевич, Гильманов, 1985) такие, как тщательное выявление целей и условий задачи, разработку концептуальной схемы, изучение взаимосвязей в биогеоценозе и возможностей ее упрощения, планирование опытов и наблюдений, получение балансовых оценок потоков веществ и т.д. с последующим моделированием разного уровня сложности. Игнорирование этого часто обедняет собственную информативность экспериментальной работы. Особенно важно для понимания природы биогеоценозов знание балансовых оценок материально-энергетического обмена, затрагиваемого тем или иным управляющим воздействием. К сожалению, хороших балансовых сведений по круговороту веществ вообще крайне мало.

Между тем нельзя с полной уверенностью дать экосистемное объяснение количественного эффекта хозяйственной меры и "побочных" ее следствий без знания изменений в балансе веществ, вызванных этой мерой. Известные теперь отрицательные результаты некоторых методов практики (засоление или ухудшение свойств почв, сработка торфяных залежей при землепользовании, истощение водных ресурсов и пр.) были результатом и недостаточного внимания к установлению изменения балансов веществ при обосновании тех или иных управляющих воздействий на природные системы. И хотя все балансовые исследования очень трудоемки, без них невозможно истинное знание функционирования биогеоценозов.

Серьезной трудностью прикладного натурного эксперимента на биогеоценозическом уровне является планирование и размещение вариантов опыта. Как правило, приходится отступать от классических рекомендаций по схемам экспериментов и их рандомизации из-за большой площади (несколько га), занимаемой одним вариантом (следствие технологических требований того или иного метода-приема практики), а также из-за сложности горизонтальной структуры биогеоценоза. По той же причине часто приходится отказываться от желательного разнообразия вариантов опыта и числа повторностей: все они обычно должны разместиться в пределах одного или очень близких типов леса (болота) сходной фитоценозической структуры, почвенных условий и т.п., чтобы выявить "силу" управляющего хозяйственного приема. Имеются также и организационные и экономические ограничения. Поэтому случайный выбор точек с объектов наблюдения выдерживается обычно внутри одного варианта опыта и затруднителен в обеспечении размещения самих вариантов и их повторностей. Примером успешного использования масштабных натуральных опытов и разработки практически важных рекомендаций могут служить организация опытов по составу и нормам макро- и микроудобрений болотных лесов в Финляндии (Huikari, Paarlahti, 1973; Паавилайнен, 1983), а также обоснование программы рубки ухода за лесом в Латвийской ССР (Бух, Иевен, 1984).

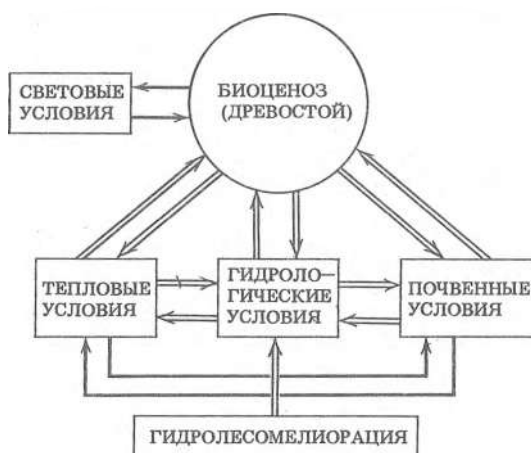
Один из сложных и неопределенных вопросов "эксперимента-моделирования" является принятие для непосредственного исследования необходимых упрощений структуры связей в биогеоценозе. По возможности следует стремиться не слишком потерять в содержательности изучаемых про-

цессов. Конечно, для обоснования практического приема исследования обычно носят более эмпирический характер со значительным объемом "черного ящика". Однако и планирование опытов, и состав наблюдений, и подбор математического аппарата должны быть наиболее адекватными природе объектов, мерам хозяйственного воздействия, соответствуя по возможности сущности физических и эколого-биологических механизмов, хотя и не раскрываемых непосредственно. Во всем этом еще очень много от интуиции, личного опыта и удачи исследователей.

Примером решения актуальной для лесного хозяйства прикладной задачи может быть определение параметров лесной осушительной сети (глубины канав и расстояния между ними) (Вомперский и др., 1984).

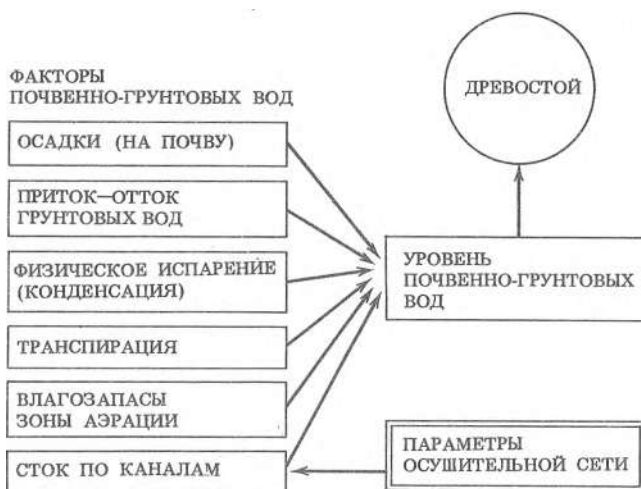
Как известно, регулирование водного режима заболоченного леса (болота) делается ради повышения его продуктивности, выращивания хозяйственно ценного леса. В общем случае критерием оптимальности лесосушения должно служить достижение максимального (или экономически обусловленного) лесоводственного эффекта при минимальном регулировании водного режима и минимизации каких-либо сопутствующих нежелательных следствий для окружающей среды. Исходя из биогеоэкологических представлений, оптимальная конструкция осушительной

сети, строго говоря, не должна бы быть постоянной во времени и в то же время должна быть индивидуальной



Р и с. 1. Увеличенная блок-схема взаимосвязей в лесоболотном биогеоценозе, затронутого гидроресомелиацией

дуальной в каждом конкретном биогеоценозе. Разная мера повышения продуктивности болотного леса, как и необходимый для этого водный режим достигаются не только за счет варьирования конструкции осушительной сети. И первое и второе – совокупный результат сложного комплекса взаимоотношений в биогеоценозе, опосредованных влиянием разной степени мелиорации (рис.1). Анализ показал, что построение на экспериментальной основе динамической модели мелиорированного леса, которая охватывала бы большинство абиотических и биотических параметров его в связи с той или иной конструкцией сети, – задача нереальная. Она потребовала бы количественной оценки многих десятков взаимосвязей в биогеоценозе. (Вомперский, 1982). Да и численное решение на ЭВМ такой задачи, как и проверка модели, были бы проблематичными.



Р и с. 2. Схема прямого влияния параметров осушительной сети на сток и статьи водного баланса на уровень почвенно-грунтовых вод (Взаимосвязи между статьями водного баланса и древостоем опущены)

Поэтому, имея ввиду прикладную, частную цель, необходимо было в соответствии с ней упростить концептуальную схему взаимосвязей и сузить задачу "эксперимента-моделирования". Было решено сосредоточиться только на гидрологическом блоке схемы, разработав модель динамики глубины почвенно-грунтовых вод в межканавном пространстве как косвенную функцию параметров сети (рис.2), т.е. без количественного раскрытия всей цепи прямого влияния конструкции осушительной сети на сток, а стока на другие статьи водного баланса, результирующей которых является уровень почвенно-грунтовых вод.

Постоянство конструкции создаваемой лесной осушительной сети (несмотря на годичную и сезонную динамику избытка влаги) избавляет от необходимости знать, как при конкретном значении разных статей водного баланса (см.рис.2) сработает осушительная сеть. Достаточно знание вероятностных в многолетнем ряду характеристик водного режима, обеспечиваемых данной конструкцией сети. Это кардинально упрощает состав наблюдений на экспериментальных объектах и саму математическую модель. Кроме того, если параметры модели устанавливать на экспериментальном материале, сгруппированном по генетически родственным типам леса (болота), то в первом приближении снимается необходимость непосредственного учета в модели влияния других биогеоценотических факторов, исходя из концептуальных представлений (см.рис.1). Приходится допускать, что влияние различий в условиях питания, свойствах почвы, тепловых условиях, структуре фитоценозов несущественно в пределах участков, относимых к одной группе типов леса (болота). В таком случае облег-

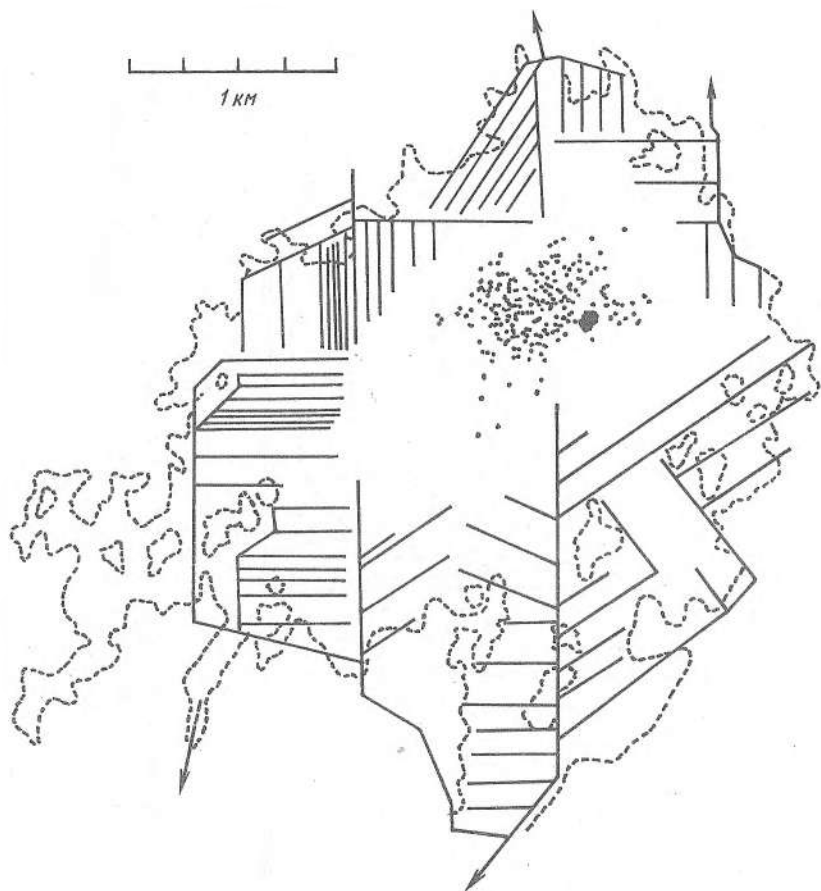
чается выявление собственного действия конструкции осушительной сети как на водный режим, так и на продуктивность мелиорированного леса. Особенно важно первое, так как связь продуктивности мелиорированных лесов различных типов с глубиной почвенно-грунтовых вод достаточно хорошо известна (Бун, 1962; Вомперский, 1968; Залитис, 1983 и др.).

Таким образом, все эти упрощения приводят, во-первых, к необходимости обеспечить в эксперименте различные сочетания параметров осушительной сети, распределенные по участкам, относимым к основным группам типов лесоболотных биогеоценозов. Во-вторых, требуется организация длительных (8-10 лет) наблюдений за режимом почвенно-грунтовых вод, принимая во внимание и кривую депрессии их уровня в межканавных полосах. В последующем необходимо также учесть по метеоданным тепло-влажностнообеспеченность периода наблюдений для ввода возможных поправок.

С учетом изложенного, а также, имея в виду более широкие задачи биогеоценологического изучения природы мелиорированных лесов, в Западнодвинском леспромхозе Калининской области, где расположен научный стационар Лаборатории лесоведения АН СССР, было осуществлено экспериментальное осушение болот и заболоченных лесов, фрагмент которого представлен на рис.3. Общая площадь опытной мелиорации составляет около 3000 га, параметры осушительной сети варьировались: расстояние между канавами от 30 до 250 м, а глубина их от 0,5 до 1,8 м. Было оборудовано около 500 скважин для еженедельного измерения уровня почвенно-грунтовых вод. Часть развернутых на стационаре исследований послужила основой для разработки обсуждаемой модели, обобщавшей 10-летние ряды наблюдений за динамикой уровня почвенно-грунтовых вод.

На основе статистического анализа большого массива данных гидрологических наблюдений была построена математическая модель, которая в аналитическом виде выражает функцию распределения во времени уровня почвенно-грунтовых вод для произвольной точки межканавного пространства в зависимости от расстояния между канавами и их глубины, а также с учетом уклона поверхности почвы. Модель позволяет выбирать определенные параметры осушительной сети, которые по вероятностному критерию обеспечивают требуемый режим колебания уровня почвенно-грунтовой воды в течение вегетационного периода. Модель открывает большие возможности для понимания особенностей динамики почвенно-грунтовых вод при вариации параметрами сети, а также для решения разнообразных оптимизационных задач, имеющих практическое значение в гидролесомелиорации.

На примере осушенного кустарничково-сфагнового сосняка (рис.4) показана средняя вероятность уровня грунтовых вод для случая постоянной глубины канав в 1 м, не превышения в межканавной полосе заданного максимального уровня воды - Z_{\max} при увеличении расстояния между канавами от 20 до 200 м (А) и вероятность нахождения заданного уровня в определенных пределах - Z_{ϵ} (Б). Понятно, что подобные графики мож-



Р и с. 3. Фрагмент схемы опытного лесосошения. Размещение осушительной сети в плане на склонах выпуклого болотного массива "Роговской мох" (в центре - озерковый комплекс), площадь массива 729 га. Западно-Двинский район Калининской области

но получить с помощью модели для разных глубин канав и самых разных z_{\max} и z_{ϵ} . Из рис. 4А видно, в частности, что при умеренных вероятности $\bar{p}=0,8$ и $z_{\max}=30$ см расстояние между канавами не должно превышать 40 м; это условие по действующим инструкциям лесосошения в данном типе далеко не обеспечивается, так как на практике применяются расстояния порядка 80–100 м, которые поддерживают этот гидрологический режим лишь с вероятностью 0,3–0,4 и ожидаемый лесоводственный эффект осушения, конечно, не достигается.

Поскольку близкий водный режим на осушаемой площади может создаваться разными сочетаниями глубины канав и расстояний между ними, то для практического удобства выбора оптимальной конструкции сети на основу модели построены многочисленные серии номограмм с шагом измене-

ный шторм при исследовании экологических систем. // Общая биология. Т.44, № 2. 1983. С.254-261.

- Буш К. К. Эффект осушения в зависимости от условий лесопроизрастания и гидротехнических условий. // Мелиорация с/х и лесных угодий северо-запада СССР. Петрозаводск. 1962. С.204-211.
- Буш К. К., Буш Х. К., Дыренок С. А. Математические методы и ЭВМ в области лесной типологии // Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига: Зинатне, 1975. С.25-71.
- Буш К. К., Иевинь И. К. Применение системного анализа в лесоведении. // Лесоведение. 1975. № 1. С.3-11.
- Буш К. К., Иевинь И. К. Экологические и технологические основы рубок ухода. Рига: Зинатне. 1984. 173 с.
- Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесосушения. М.: Наука, 1968. 312 с.
- Вомперский С. Э. Экосистемные последствия гидролесомелиорации // Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидроимелиорацией. М.: Наука, 1982. С.5-9.
- Вомперский С. Э., Рубцов В. В., Дудоров А. И. Модель динамики почвенно-грунтовых вод в межканавном пространстве // Использование математического моделирования в экологических исследованиях лесов и болот. НПО "Силава". Саласпилс. 1984. С.100-105.
- Гильманов Т. Г. Методы системной динамики в моделировании биогехимических циклов // Имитационное моделирование и экология. М.: Наука, 1975. С.26-34.
- Горстко А. Б. Имитационная система "Азовское море" // Труды ВНИР, т.18. Вопросы математического исследования и моделирования экосистемы Азовского моря. М. 1977. С.48-55.
- Громов Г. Р. Автоформализация профессиональных знаний // Микропроцессорные средства и системы. 1986. № 3. С.81-90.
- Грин А. М. Принципы, методы и способы осуществления стационарных исследований геосистем. М. Ин-т географии АН СССР. 78 с.
- Залитис П. П. Основы рационального лесосушения в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1983. 228 с.
- Колесников Б. П. Математизация методов исследований - неотложная задача лесной типологии // Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига: Зинатне, 1975. С.9-25.
- Лиела И. Я. Системный подход и математическое моделирование в биогеоэкологии // Ботан. журн. 1971. Т.56, № 5. С.577-581.
- Ляпунов А. А., Батриновская Г. П. О методологических вопросах математической биологии // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С.5-18.
- Ляпунов А. А., Титлякова А. А. Системный подход к изучению обменных процессов в биогеоценозе // Ботан. журн. 1974. Т.59, № 8. С.1081-1092.
- Мамихин С. В. Математическое моделирование сезонной и многолетней динамики углерода органического вещества в системе: атмосфера - растение - почва // Автореф. кандидатской диссертации. М.: МГУ, 1987. 19 с.
- Мамихин С. В., Гильманов Т. Г. Имитационная модель продукционно-деструкционных процессов в экосистеме сытевой дубравы // П Всесоюз. совещание. Общие проблемы биогеоэкологии: тез. докл. М. 1986. С.165-166.
- Математическое моделирование в биогеоэкологии: тез. докл. Всесоюз. школы. Петрозаводск. 1985. 224 с.

- Молчанов А. М. Математические модели в экологии. Роль критических режимов // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С.133-141.
- Моисеев Н. Н. Имитационные модели // Наука и человечество: Междунар. ежегодн. М.: Знание, 1973. С.259-269.
- Наавилайнен Ээро. Применение минеральных удобрений в лесу. М.: Лесн. промышлен., 1983. 91 с.
- Пузаченко Ю. Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Вопросы географии. М.: Мысль, 1986. С.96-111.
- Свирижев Ю. М., Лагофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 352 с.
- Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплого режима и продуктивности агроэкоистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 167 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Популяции, биогеоценозы и биосфера земли // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С.19-29.
- Тихомиров Ф. А., Мамихин С. В. Математическая модель ^{14}C в лиственных лесах на дерновоподзолистых почвах // Экология. 1983. № 3. С.42-46.
- Честных О. В., Гильманов Т. Г. Почвенно-гидрологический блок модели продукционного процесса экосистемы ельника-кисличника // Биологические науки. 1986. № 3. С.93-101.
- Löberg S. e. a. The Use of Computer Simulations for Systems Ecological Studies in the Baltic // AMBIO. 1972. Vol.1, N 6.
- Hugart H. H. Forest succession models: a rationale and methodology for modelling forest succession over large regions // Forest Science. 1973. Vol.19. P.203-217.
- Hugart H. H. A Theory of Forest Dynamics. N. Y., Tokyo: Springer-Verlag, 1984. 278 P.
- Huikari Olavi ja Paarlahti Kimmo. Kivisuon metsänlannoituskokeet. Helsinki. 1973. 56 P.

УДК 591.553.001.573

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ

Ю.Г.Пузаченко, В.С.Скулкин, К.А.Роговин

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

Исследование структуры растительности, животного населения - традиционная задача экологии. Интерес к этой теме определяется, с одной стороны, относительной легкостью наблюдения и описания физиономических черт структуры, а с другой, вполне обоснованными представлениями о том, что структура как отражает, так и определяет важные функциональные свойства объекта.

Синонимом понятия структуры в общем случае является строение. В теории множеств структура есть отношение порядка на множестве. Поряд-

© Ю.Г.Пузаченко, В.С.Скулкин, К.А.Роговин, 1990.

док определяется понятиями: выше-ниже, ближе-дальше, позже-раньше, чаще-реже и т.п. Если мысленно представить различные типы структур, рассматриваемые в экологии, то легко убедиться, что во всех случаях речь идет о множестве элементов, упорядоченных относительно друг друга в пространстве или во времени перечисленными выше подобными отношениями. Такой подход позволяет, не детализируя понятие "структура", строго ограничить класс рассматриваемых отношений.

По мере совершенствования технологий наблюдений и обработки данных исследуются все более и более сложные структуры. Так, в биогеографии на первых этапах рассматривалась видовая структура целых фаун и флор, затем внутризональная структура животного населения и растительности, наконец, горизонтальная структура сообществ, отражающая размещение взаимодействующих популяций видов на конкретной территории.

При исследовании структуры животного населения естественно было оперировать понятием местообитания как территории, в той или иной степени однородной для рассматриваемого комплекса видов. Местообитание описывалось через характеристики растительности, почвы, рельефа и т. п. Естественным обобщением этого понятия было введение представления о многомерном пространстве факторов или условий среды, определяющем численность или территориальное размещение каждого вида и их совокупностей. Именно в таком смысле рассматривал местообитание Дайс (Dice 1952), соединив его с понятием экологической ниши. До него ниша рассматривалась в основном как абстрактное представление о функциональном месте вида в сообществе. При этом чаще всего рассматривалась трофическая функция. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) показал, что в принципе целесообразно рассматривать в качестве экологической ниши многомерное факторное пространство, образуемое как ресурсами, так и условиями среды. Именно он сформулировал представление об экологической нише как о многомерном факторном пространстве (гиперпространстве).

Так или иначе многомерное пространство является лишь обобщением представлений о привычном для нас трехмерном пространстве, в котором традиционно и исследовалась структура.

Соответственно также как и в трехмерном случае в многомерном справедливы отношения типа выше-ниже, ближе-дальше, больше-меньше и т.п., то есть отношения определяющие порядок. Следовательно, можно говорить и о структуре животного населения в многомерном пространстве факторов.

С содержательной и методической точки зрения целесообразно рассматривать особо два класса факторов:

- 1) ресурсы, определяющие вещественно-энергетические отношения;
- 2) условия (в том числе и те, которые создают одни виды для других).

Условия отражают в первую очередь отношения информационного типа, т.е. те, в ходе которых изменяются наименования объектов и отношения

между ними, но существенно не затрагиваются вещественно-энергетические отношения. Например, при изменении климата изменяется видовой состав растительности и животного населения, но вещественно-энергетические отношения в целом могут и не измениться.

Конечно, сразу же следует обратить внимание на неизбежную условность такого подразделения. Существуют факторы, которые одновременно с полным основанием могут рассматриваться и как ресурсы, и как условия, или некоторые характеристики ресурсов, например, пищевых, должны рассматриваться как условия.

Кроме того, фактором является время. Формально время можно рассматривать как условие, обеспечивающее доступ видов к ресурсам, но учитывая особое значение этой внешней переменной, например, при изучении динамических явлений, эту координату целесообразно рассматривать особо (Соколов и др., 1982).

Таким образом, понятие многомерной экологической ниши и экологического пространства является естественным развитием представлений о местообитании и взаимоотношении видов в сообществе.

Долгое время понятие "экологическая ниша" имело лишь семантическое значение, и лишь с развитием средств вычислительной техники начали появляться работы с количественными подходами, прямо связанные с этими многомерными представлениями.

Концепция экологической ниши широко используется при моделировании сообществ. В рамках теоретической экологии на этой основе получены содержательные результаты (MacArthur, Levins, 1967; May, 1973, 1976; MacArthur, 1972; Свирижев, Логофет, 1978; Аброsov и др., 1982 и др.).

Интерес к такого рода исследованиям продолжает сохраняться и в настоящее время. В результате усилий широкого круга исследователей начинают проявляться некоторые общие правила объединения видов в относительно устойчивые во времени и пространстве совокупности. Обычно такие совокупности (часто не имеющие четких границ на территории) называют сообществами. В общем виде термин "сообщество" широко применяется в теоретической экологии.

Концепция экологической ниши имеет в основном методическое значение. Говорить об экологической нише как о реальности не имеет смысла, так как это всего лишь логическая конструкция, упорядочивающая наши представления об объекте. В конечном итоге содержательность концепции может быть доказана лишь в том случае, если на основе изучения взаиморазмещения видовых экологических ниш в экологическом пространстве мы сможем выявить некие правила, позволяющие предсказывать, сочетание каких экологических свойств видов обеспечивает их длительное устойчивое совместное сосуществование, и наоборот, какие объединения видов оказываются неустойчивыми и должны быстро перестраиваться. Очевидно, что знание таких правил позволило бы решать многие практические задачи экологии, в частности, задачи создания искусственных ус-

тойчивых группировок разных видов, совершенствовать подходы к биологическим методам борьбы и т.п. Если объединение видов во времени и в пространстве не случайно, то правила объединения видов и есть по сути дела теория сообществ.

В настоящее время в этом направлении достигнуты интересные результаты. К ним в первую очередь относится принцип устойчивого объединения видов или групп видов, каждый из которых зависит в большей степени от своего специфического фактора среды (Абросов, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1975).

Широко известный принцип конкурентного исключения Гаузе не находит однозначного подтверждения как в математических моделях сообществ, исследуемых с формальной позиций (Абросов и др., 1982), так и в исследованиях природных сообществ с применением концепции экологической ниши (Simberloff, 1982; Simberloff, Boecklen, 1981; Wiens, 1982). В задачу настоящей работы не входит обсуждение этих содержательных аспектов проблемы. Мы хотим обратить лишь внимание на некоторые важные общие результаты и интенсивность работ в направлении в целом и отсылаем читателя к специальным обзорам на эту тему (Роговин, 1986; Шенброт, 1986).

С другой стороны, совершенно очевидно, что теория сосуществования видов в сообществе разработана лишь в некоторых самых простых аспектах. Многие теоретические предположения требуют натурной проверки. Наблюдения же в природе показывают сложность и многозначность многих отношений. Результаты наблюдений, осуществленные в разных условиях иногда удивительно подобны, а иногда без видимых причин прямо противоположны.

Нет сомнения, что результаты во многом зависят от методов исследования и анализа, которые нельзя признать должным образом унифицированными. По сути дела в настоящее время наряду с исследованиями идет поиск наиболее эффективных методов наблюдений, регистрации и обработки материала, разрабатываются единые методологические основы всего подхода. В рамках данного направления разрабатывается собственная система мер, адаптированная к отображению многомерных отношений, исходно связанная с векторной алгеброй, мерами теории вероятностей, евклидовой геометрии и т.п. В целом же направление находится в стадии интенсивного развития, порождает много спорных вопросов, заставляет пересматривать ранее казавшиеся очевидными положения и представляется важным этапом в развитии синэкологии.

Одной из основных задач является разработка способов прямого отображения видов в многомерном пространстве. Если мы располагаем таким отображением, то, собственно, можем исследовать структуру отношений видов, то есть их взаимоположение в этом пространстве; сравнивая независимые наблюдения, можем искать инварианты взаиморазмещения, исследовать условия, модифицирующие взаимоположение видов и т.п.

Пространство размерностью больше четырех нельзя отобразить на

плоскости, а наглядность сохраняется только для трехмерных отображений. На практике размерность экологического пространства некоторого сообщества может быть и большей. Следовательно, прежде чем строить отображение сообщества в многомерном пространстве, мы должны определить примерно его размерность.

Координатами многомерного пространства являются условия и ресурсы среды. Выбор способа описания координат определяется исследователем. Вполне понятно, что способов описания может быть несколько. Кроме того, любое местообитание можно описать очень большим числом признаков. Обычно исследователь, исходя из априорной информации, определяет набор этих признаков и способ их описания. Это часто вызывает возражения со стороны критики подхода. Почему взяты именно эти признаки, а не другие? Почему их такое-то число, а не другое? Следовательно, необходимо предложить метод отбора из множества признаков тех, которые действительно скорее всего влияют на объект, исключив все косвенно связанные и не связанные с ним.

Затем мы должны построить отображения сообщества в многомерном пространстве. Сделать это желательно таким образом, чтобы была гарантирована коррекция окончательного результата на основе независимых построений. В противном случае риск субъективности, связанный с выбором признаков, остается высоким.

Материал и методические приемы сбора первичных данных для решения задач анализа многовидовых сообществ животных

В основу настоящего сообщения положены результаты учетов и описаний микробиотопической приуроченности видов в сообществе грызунов подзоны крайнеаридных пустынь Заалтайской Гоби МНР. Основные черты экологии видов и общая характеристика сообщества были опубликованы ранее (Роговин и др. 1987; Роговин, Суров, 1987). Материал для этого исследования собирался в течение летних сезонов 1982, 1983 гг. на базе Пустынного стационара Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (Эхийн-Гол, Баян-Хонгорский аймак).

В соответствии с указанным выше подходом основной принцип сбора первичных данных должен состоять в следующем. Закладывается пробная площадка, в пределах которой на равном удалении расставляются ловушки или иные средства учета присутствия вида. Расстояние между ловушками выбирается таким образом, чтобы площадь в радиусе наиболее вероятного действия ловушки была по возможности однородной. Каждое орудие лова или приспособление для регистрации присутствия особи вида рассматривается в качестве единицы учета. При этом факт посещения животным регистрирующего устройства отражает вероятность посещения им данного конкретного участка территории. В идеале расстояние между средствами регистрации должно быть соизмеримо с размерами участков

обитания населяющих пробную площадку особей. В противном случае результаты учетов отразят в существенной степени особенности отношения отдельных особей к территории и могут внести искажения, будучи перенесенными на генеральную совокупность (в данном случае популяцию вида). Последнее требование практически не выполнимо при исследовании сообществ млекопитающих из-за больших размеров участков обитания, и может быть компенсировано за счет большого числа пробных площадок, удаленных одна от другой и охватывающих значительную территорию.

В соответствии с принципом расстановки средств учета каждая пробная площадка разбивается на сеть квадратов таким образом, что средства учета находятся в их центрах. Каждый такой квадрат рассматривается как отдельная проба, характеризующая среду обитания вида.

В пределах пробных квадратов проводится описание большого набора характеристик среды, предположительно (на основании предварительных наблюдений) определяющих распределение видов сообщества по территории.

Принцип расположения площадки по отношению к условиям и ресурсам среды зависит от задачи исследования. При исследовании влияния экологических факторов на дифференциацию видов пробные площадки целесообразно закладывать в максимально неоднородных и контрастных условиях. В случае, если стоит задача оценки вклада в разделение видов еще и межвидовых биосоциальных отношений, необходимо сочетание площадок как однородных, так и разнородных по условиям. При исследовании обобщенных региональных отношений необходимо использовать серии площадок, охватывающих все разнообразие условий данного региона.

В разбираемом нами случае материал собирался на 19 пробных площадках размерами в I га каждая, охватывающих в совокупности весь парагенетический комплекс условий внутренних котловин юго-востока Заалтайской Гоби от оазисов до щебнисто-каменистых гамад водоразделов и отдельно стоящих песчаных массивов. Максимальное расстояние между площадками — 20 км. Каждая площадка разбивалась на квадраты со стороной 20 м, в центре которых помещалась живоловка Зайцева для отлова и мечения грызунов, а также слегка закопченная пластинка для регистрации следов от лап грызунов. На такую пластинку помещали несколько семян подсолнечника. Посещения грызунами квадратов в количестве 25 на I га регистрировали в течение 3 суток по следам от лап и по отловам ловушками. Виды, трудноразличимые по следам, метились следовой меткой (отрезанием одного из пальцев задней ноги).

Общее число использованных в расчетах пробных квадратов на всех 19 площадках составило 475. Из них длинноухий тушканчик (*Euchoreutes naso* Solater) отмечался на 74 квадратах, сибирский тушканчик (*Allactaga sibirica* Forster) — на 23 квадратах, южно-гобийский тушканчик (*A. balikunica* Hsia Wu-Ping, Fang Xi-yeh) — на 231 квадрате, мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* Pallas) — на 242 квадратах, полуденная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas) — на III квадратах, большая пес-

чанка (*Rhombomys opimus* Lichtenstein) - на 5 квадратах, серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas) - на 30 квадратах, домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus) - на 30 квадратах.

В подзоне крайнеаридных пустынь Заалтайской Гоби встречаются также жирнохвостый тушканчик (*Salpingotus crassicauda* Vinogradov), тушканчик Козлова (*S. Kozlovi*) и хомячок Роборовского (*Phodopus roborovskii* Satunin). Однако в период наблюдений популяции этих видов находились в состоянии депрессии. Поэтому в рассмотрение включены лишь первые 8 видов, составляющих во всякое время основу фауны грызунов указанного региона (Роговин и др. 1987).

Кроме регистрации встреч грызунов, в пределах каждого пробного квадрата оценивали 28 характеристик среды, предположительно определяющих размещение видов. Описания включали следующие характеристики.

Особенности субстрата

1. Рыхлость почвы (глубина проникновения в почву металлического штырька с гирей 0,5 кг, брошенной с высоты 1 м (см)).

2. Содержание камней в 10-сантиметровом слое почвы (%).

3. Содержание гравия в 10-сантиметровом слое почвы (%).

4. Содержание песка в 10-сантиметровом слое почвы (%).

5. Содержание глины в 10-сантиметровом слое почвы (%).

6. Общая щебнистость поверхности почвы (% покрытия камнями и гравием).

7. Участие в покрытии поверхности почвы камней диаметром более 5 см (%).

8. Участие в покрытии поверхности почвы камней диаметром 2-5 см (%).

9. Участие в покрытии поверхности почвы камней диаметром 0,5-2 см (%).

10. Участие в покрытии поверхности почвы мелких камней и гравия диаметром менее 0,5 см (%).

Особенности растительности

11. Общее проективное покрытие растительности (%).

12. Число видов растений.

13. Высота яруса травяно-кустарничковой растительности (см).

14. Проективное покрытие яруса травяно-кустарничковой растительности (%).

15. Высота яруса кустарниковой растительности (см).

16. Проективное покрытие яруса кустарниковой растительности (%).

Проективное покрытие доминантов ассоциаций растительности (%)

17. Саксаул (*Haloxylon ammodendron*).

18. Джизгун (*Caligonum mongolicum*).

19. Тамариск (*Tamarix ramosissima*).

20. Парнолистник (*Zygophyllum xanthoxylon*).
21. Селитрянка (*Nitraria sphaerocarpa*).
22. Эфедра (*Ephedra przewalskii*).
23. Реомюрия (*Reaumuria soongorica*).
24. Тростник (*Phragmites communis*).
25. Чий (*Achatherum splendens*).
26. Софора (*Sophora alopecuroides*).
27. Адроплан (*Peganum* sp.)
28. Расстояние от ловушки до ближайшего укрытия (куст, кустарничек, дерновинный злак) (м).

Анализ структуры сообщества на основе совместной попарной встречаемости видов

Количественные сведения об обилии каждого вида на каждой пробе дают возможность оценить взаимную сопряженность видов на обследованной территории. Простейшей оценкой сопряженности может быть совместная встречаемость. В рамках концепции экологической ниши встречаемость вида, его численность, биомасса и т.п. есть функции условий и ресурсов среды. Соответственно размещение совокупности видов в физическом пространстве также есть функция этих переменных. При этом под условиями могут пониматься собственные отношения между разными видами.

Следовательно, если мы имеем некоторые оценки отношений между видами в пространстве и во времени, которые являются функциями условий и ресурсов среды, то принимая некоторые дополнительные гипотезы, можно оценить число факторов — условий и ресурсов, определяющих распределение каждого вида в пространстве, и оценить роль каждого фактора. При этом физическая природа этих факторов, вполне понятно, непосредственно из такого расчета не вытекает. Для решения такого рода задачи часто используют метод многомерной параметрической статистики, известный под названием анализа главных компонент (Джефферс, 1981). В результате использования этого метода может быть получено число значимо действующих факторов, то есть размерность пространства, оценена роль каждого фактора, а также получена линейная функция, отображающая положение объекта в системе координат гипотетического факторного пространства.

Если применяется метод главных компонент, то автоматически подразумевается, что экологическое пространство может быть определено как векторное и линейное, в частном случае евклидово. В соответствии с этим должны иметь физический смысл операции суммирования воздействия двух и более факторов на обилие любого вида. Однако, это условие, как правило, в том числе и в нашем случае, не выполняется. Действительно, если некоторый фактор определяет отсутствие вида, то суммарное его действие с любыми другими факторами будет также определять

"отсутствие" вне зависимости от того, каково собственное влияние этих других факторов. Следовательно, прямое применение метода главных компонент при исследовании сообществ по совместной встречаемости видов недопустимо, так как реальность не соответствует базовым аксиомам, лежащим в основе математического аппарата. Действительно, основной операцией метода главных компонент является построение ковариационной матрицы, отражающей попарные сопряженности видов. Расчет коэффициентов ковариации имеет смысл только в случае линейности отношений и нормальности распределений. Тот факт, что количественно наши объекты не определены на всей числовой оси, т.е. не могут иметь отрицательные биомассы, численности и т.п., автоматически приводит к нелинейности отношений и не допускает применения коэффициентов корреляции. Конечно, рассчитать коэффициенты корреляции и выполнить все процедуры метода главных компонент технически можно в любом случае, однако, с биологической точки зрения эти операции не имеют смысла и все трактовки полученных таким образом результатов логически необоснованы.

Однако в сравнительно простых случаях отображения, получаемые с помощью метода главных компонент, часто представляются не противоречащими прошлому опыту и здравому смыслу. Это справедливо постольку, поскольку в любой системе часть отношений обычно носит линейный характер. Такие же линейные отношения частично представлены и в экологическом пространстве. Именно они и отражаются при прямом применении метода главных компонент. Если в реальной системе линейные отношения имеют большой вес, то и результаты реалистичны, если линейные отношения имеют малое значение, то они не будут иметь ничего общего с действительностью. Если мы рассматриваем отношения широко распространенных видов, встречающихся совместно практически на всех пробах, то применение метода главных компонент более обосновано, если же виды встречаются лишь на части проб, то применение метода главных компонент недопустимо. Таким образом, корректное применение метода возможно лишь в частном случае при нормальности распределения и действительно в основном при линейности всех отношений.

Следовательно, нужно искать метод, который позволил бы решить ту же задачу: определить размерность пространства и положение видов в системе координат с учетом собственных свойств экологического пространства.

Поскольку в основе анализа неизбежно лежат оценки связи во всех парах видов, то в первую очередь необходимо обосновать приемлемый способ их измерения. В соответствии со свойствами экологического пространства этот способ должен быть нечувствителен к параметрам распределения и к форме зависимости. Таким образом, применимы только непараметрические методы оценок сопряженности.

В основе этих методов лежит основная аксиома теории вероятностей — совместная вероятность двух случайных независимых событий A и B равна произведению их вероятностей:

$$p(A, B) = p(A) \cdot p(B).$$

Мера сопряженности может быть введена на основе оценки различия реальной совместной встречаемости от предсказываемой на основе гипотезы независимости.

Наиболее доступными и надежными показателями являются регистрации фактов наличия особей соответствующего вида на каждой пробе. В частном случае на одной пробе может быть зарегистрировано несколько особей одного и того же вида. Следовательно, обилие каждого вида в таком варианте характеризуется встречаемостью, т.е. вероятностью встретить особь данного вида на любой произвольно взятой пробе.

$P(A) = n(A)/N$, где n — число особей вида A в выборке, N — число проб. Такая оценка приемлема, если размер проб мал, так что средняя численность вида меньше одной особи на пробу.

Несколько более грубая оценка будет в том случае, если $n(A)$ — число проб с особями данного вида (A). Если не удастся подобрать оптимальный размер пробы, при котором средняя численность всех видов меньше 1, то можно использовать более сложные методы оценки сопряженности, учитывающие различные градации численности, но здесь мы их не рассматриваем.

Для каждой пары видов составляется следующая матрица их совместной встречаемости:

Число совместных встреч видов A и B $n(AB)$	Число встреч вида A без B $n(A)$	Общее число встреч вида A $N(A)$
Число встреч вида B без A $n(B)$	Число точек, где не было встречено ни одного вида $n(\bar{A}\bar{B})$	Общее число точек без вида A $N(\bar{A})$
Общее число встреч вида B $N(B)$	Общее число точек без вида B $N(\bar{B})$	Общее число наблюдений N

Если виды встречаются независимо друг от друга, то в соответствии с аксиомой умножения теории вероятности

$$p(A, B) = [N(A)/N] \cdot [N(B)/N].$$

Отклонение от этой гипотезы может быть статистически оценено и показано отношением:

$$C = n(AB) / [N(A)N(B)].$$

Если это отношение больше 1 и статистически значимо, то виды в пространстве тяготеют друг к другу, если меньше 1, то напротив, ис-

ключают друг друга. Если виды совместно не встречаются, то статистическая значимость этого результата может быть оценена на основе анализа встречаемости по всей таблице.

В качестве меры сопряженности можно использовать тетраэрический коэффициент связи или информационную оценку. И та и другая оценки прямо связаны с критерием χ^2 и по сути дела идентичны (Кульбак, 1967). Однако, в ходе процедуры информационной оценки получаются дополнительные показатели, имеющие собственный смысл и обеспечивающие большую наглядность исследуемых отношений.

В случае использования информационной меры в таблице оценки сопряженности рассчитываются условные вероятности встречаемости и отсутствия вида А при наличии и отсутствии вида В ($p(A/B)$, $p(A/\bar{B})$, $p(\bar{A}/B)$, $p(\bar{A}/\bar{B})$) и коэффициенты:

$$C = \ln \frac{p(A, B)}{p(A) \cdot p(B)} = \ln \frac{p(A/B)}{p(A)} = \ln \frac{p(B/A)}{p(B)},$$

где

$$p(A, B) = \frac{n(A, B)}{N}, \quad p(A) = \frac{N(A)}{N}, \quad p(B) = \frac{N(B)}{N}.$$

По сути это приведенный выше коэффициент, но в логарифмической форме. Такое представление более удобно, так как в этом виде коэффициент может принимать как отрицательные, так и положительные значения, что позволяет легко определить знак сопряженности.

Информационная мера сопряженности $T(A, B)$ рассчитывается следующим образом:

$$T(A, B) = -[(p(A) \ln p(A) + p(\bar{A}) \ln p(\bar{A})) - p(B)(p(A/B) \ln p(A/B) + p(\bar{A}/B) \ln p(\bar{A}/B)) - p(\bar{B})(p(A/\bar{B}) \ln p(A/\bar{B}) + p(\bar{A}/\bar{B}) \ln p(\bar{A}/\bar{B}))].$$

$\chi^2 = 2NT$ при двух степенях свободы.

Мера сопряженности $T(A, B)$ имеет размерность в нитах. Перейти к безразмерному коэффициенту $K(A, B)$ можно следующим образом:

$$K(A, B) = \left(\frac{T(A, B)}{H_{\min}} - 1 \right),$$

где H_{\min} — энтропия встречаемости одного из сравниваемых видов.

$H_{\min} = -p(A) \ln p(A) - p(\bar{A}) \ln p(\bar{A})$ для вида А, если $n(A) < n(B)$.

Формально можно перейти от меры сопряженности к коэффициенту корреляции:

$$\rho = \sqrt{1 - e^{-2T}}.$$

Такое преобразование допустимо, если распределения нормальны, а зависимость линейна. Однако в общем случае это не имеет места.

Полученная оценка сопряженности указывает масштаб сопряженности, но не определяет знак отношений: тяготеют или избегают виды друг друга. Знак может быть определен по коэффициентам направления связи.

Если $\ln[p(A/B)/p(A)] < 0$ и (или) $\ln[p(\bar{A}/\bar{B})/p(\bar{A})] > 0$, то связь положительная, если эти коэффициенты меньше 0, то связь отрицательная и виды избегают друг друга.

Таким образом, в результате оценки сопряженности пар видов мы получаем возможность выделить три типа парных отношений в пространстве: виды в определенной мере исключают друг друга, виды независимы ($K = 0$), виды в определенной мере тяготеют друг к другу. Рассмотрим гипотетические условия, которые могут определять такого рода отношения.

Первый тип

1. Виды могут исключать друг друга пропорционально различиям в своих требованиях к условиям среды и территориально разобленным ресурсам питания. Этот случай соответствует традиционному представлению о разделении ниш (Shoener, 1974; Pianka, 1975 и др.).

2. Требования видов к условиям и ресурсам среды совпадают, но виды исключают друг друга в результате конкурентных отношений типа (0 -) или (- -).

Второй тип

1. Виды могут тяготеть друг к другу, если их требования к условиям среды совпадают, но они различаются по требованиям к ресурсам питания.

2. Требования к ресурсам и условиям среды у видов в той или иной степени совпадают и они должны были бы конкурировать и исключать друг друга, но они имеют различную временную активность. Так же как в случае для третьего типа в многомерном пространстве эти виды оказываются взаимоисключающими друг друга (по оси времени), или независимыми, а при исследовании встречаемости на отрезках времени, превышающих длительность периода активности, ведут себя как положительно сопряженные.

3. Требования видов к условиям среды, ресурсам и пространственно-временная активность совпадают, но условия среды избыточны и существующего уровня конкуренции недостаточно для взаимоисключения видов. Этот случай возможен, по-видимому, в несложившихся сообществах или при наличии сильного "самоингибирования" взаимодействующих видов, когда внутривидовая конкуренция, лимитирующая численность, существенно больше межвидовой.

Третий тип

1. Виды независимы друг от друга, если каждый вид зависит от своего собственного ведущего фактора, характеризующего условия местобитания или ресурсы, причем области оптимума по отношению к каждому из факторов у них практически совпадают. Этот путь экологической дифференциации был продемонстрирован Н.С.Абросовым (1975) на примере

сообществ микроводорослей и Ю.Г.Пузаченко и В.С.Скулкиным (1975) на примере фитоценозов. Сущность явления сводится к тому, что виды, зависящие от разных факторов, хотя и обитают на одной территории, но в силу принципиально разных экологических связей со средой и ресурсами не могут взаимодействовать. Такой эффект возможен только в многомерном пространстве и не может быть получен в сильно упрощенных условиях эксперимента по конкурентному исключению, аналогичного схеме Гауза. Н.С.Абросов с соавторами (1982) и А.Г.Дегерменджи (1981) теоретически показали условия устойчивого совместного обитания независимых видов. Число взаимнонезависимых видов в таком случае не может быть больше числа условий или ресурсов, от которых эти виды зависят. Следовательно, число взаимнонезависимых видов определяет как бы минимальную необходимую размерность экологического пространства. Можно полагать, что чем больше взаимнонезависимых видов входит в состав сообщества, тем соответственно больше существует используемых видами условий и ресурсов среды.

2. Независимость может возникать в случае, когда виды предъявляют в некоторой степени разные требования к условиям среды, но тяготеют друг к другу в результате тех или иных биосоциальных отношений. Исход, отражаемый мерой сопряженности, зависит от масштабов соответствующих противоположных тенденций. Вполне понятно, что разделение среды в этом случае не может быть значительным, так что уже по этому признаку виды близки к условию взаимной независимости.

3. Независимое размещение видов возможно в случае, когда их требования к среде и ресурсам полностью совпадают и они конкурируют друг с другом, но условия среды и ресурсы избыточны, так что ни один из видов не может использовать их полностью. В последних двух случаях в качестве ведущего фактора выступают биосоциальные отношения; в известном смысле они могут рассматриваться как частные случаи условия п.1 для третьего типа.

В соответствии со сказанным в качестве рабочей гипотезы мы можем принять, что число независимых координат и соответственно размерность пространства рассматриваемого сообщества определяется числом взаимнонезависимых по совместной встречаемости видов:

Y_1 независим от Y_2 , от Y_3 , ..., от Y_{K-1} , от Y_K .

Y_2 независим от Y_3 , от Y_4 , ..., от Y_{K-1} , от Y_K .

.....

Y_{K-1} независимо от Y_K .

Согласно гипотезе мы полагаем, что каждый из этих видов зависит от своего собственного неизвестного нам фактора X_1 , а размерность пространства сообщества равна K .

Следовательно, можем записать:

$$Y_1 = X_1, Y_2 = X_2, \dots, Y_k = X_k.$$

Поскольку мы рассматриваем только наличие или отсутствие вида, то любая координата экологического пространства по отношению к данному виду может быть разбита на две подобласти: подобласть наличия вида и подобласть его отсутствия. Соответственно все исследуемые отношения могут быть представлены в двоичной алгебре логики.

Обозначим наличие вида $+I$, отсутствие вида $-I$.

Решением функции $Y_1 = X_1$ будет $I = I, -I = -I$.

Будем рассматривать X_1 в качестве координат пространства изучаемого сообщества. Так как по отношению к каждому из независимых видов все другие оставшиеся виды находятся в определенном соответствии: или тяготеют, или избегают, то, пренебрегая мерами сопряженности, можно каждому из этих видов поставить в соответствие множество независимых видов или подразумеваемых под ними факторов среды.

В терминах двоичной логики это значит, что для каждого вида строится высказывательная функция, в которой аргументы объединяются операцией логического умножения:

$$Y = X_1 \wedge X_2 \quad (\wedge - \text{знак функции логического умножения}).$$

I	I	I
-I	-I	I
-I	I	-I
-I	-I	-I

Соответственно получаем качественное описание места вида Y_1 в экологическом пространстве относительно гипотетических факторов X_1 и X_2 или соответствующих им видов Y_1 и Y_2 .

Для удобства записи введем логическую функцию отрицания: не Y_1 или не X_1 . Не Y будем записывать \bar{Y} , не $X - \bar{X}$. Тогда

$$\bar{I} = -I, -\bar{I} = I.$$

$$Y = X_1 \wedge \bar{X}_2$$

-I	I	I
I	I	-I
-I	-I	-I
-I	-I	I.

Таким образом, имеем все необходимое для качественного анализа размещения видов сообщества в экологическом пространстве.

Рассмотрим приложение анализа к реальной ситуации. В табл. I приведены меры сопряженности между видами с двумя уровнями значимости. В табл. 2 приведены те же отношения в бинарной форме. При этом для удобства чтения матрица упорядочена таким образом, что сопряженности увеличиваются по столбцам и строкам в направлении к главной диагонали.

Т а б л и ц а I

Матрица мер сопряженности видов грызунов по их встречаемости и значения критерия χ^2

Вид	Компоненты							
	I	2	3	4	5	6	7	8
Длинноухий тушканчик (1)	I	0,07 ^{xx}	0,02 ^x	-0,0	0,04 ^{xx}	-0,03	-0,02 ^x	-0,05 ^{xx}
Кюмогобийский тушканчик (2)	37,4	I	0,06 ^{xx}	0,0	-0,03 ^{xx}	-0,11 ^{xx}	-0,10 ^{xx}	-0,16 ^{xx}
Сибирский тушканчик (3)	3,6	10,8	I	0,16 ^{xx}	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01
Мохноногий тушканчик (4)	1,9	0,0	30,5	I	0,00	0,04	-0,17 ^{xx}	-0,17 ^{xx}
Полуденная песчанка (5)	18,9	60,8	2,7	0,2	I	0,26 ^{xx}	0,00	0,00
Большая песчанка (6)	1,9	6,4	0,5	2,0	14,9	I	-0,01	-0,01
Серый хомячок (7)	5,1	22,7	2,6	39,9	0,1	0,6	I	0,03 ^{xx}
Домовая мышь (8)	11,1	38,4	2,7	41,4	0,0	0,6	8,0	I

x) $p > 0,75$.

xx) $p > 0,95$.

Т а б л и ц а 2

Упорядоченная матрица сопряженностей видов грызунов по их встречаемости в бинарном представлении

Вид	Компоненты							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Серый хомячок (1)	-	+I	0	0	-I	0	0	-I
Домовая мышь (2)	+I	-	0	0	-I	0	-I	-I
Полуденная песчанка (3)	0	0	-	+I	0	0	-I	-I
Большая песчанка (4)	0	0	+I	-	0	0	0	-I
Мохноногий тушканчик (5)	-I	-I	0	0	-	+I	0	0
Сибирский тушканчик (6)	0	0	0	0	+I	-	0	+I
Длинноухий тушканчик (7)	-I	-I	-I	0	0	+I	-	+I
Южногобийский тушканчик (8)	-I	-I	-I	-I	0	+I	+I	-

П р и м е ч а н и е. +I - положительная связь, -I - отрицательная связь, 0 - независимость. Выше диагонали при $P > 0,95$, ниже диагонали при $P > 0,75$.

Построим отношения. Для этого выберем вид, который не зависит от наибольшего числа других видов. Таких видов (для уровня значимости 0,95) - два: большая песчанка и сибирский тушканчик. Запишем соответственно $Y_1 = X_1$ и $Y_2 = X_2$. Поставим им в соответствие все прочие виды:

	X_1	X_2
Серый хомячок	0	0
Домовая мышь	0	0
Полуденная песчанка	+I	0
Мохноногий тушканчик	0	+I
Длинноухий тушканчик	0	0
Южногобийский тушканчик	-I	+I

Три вида одновременно не зависят от X_1 и X_2 . Следовательно, размерность пространства больше двух. Возьмем в качестве третьей независимой координаты или серого хомячка или длинноухого тушканчика, виды, у которых из числа трех независимых наблюдается наибольшее число достоверных сопряженностей.

Возьмем в качестве координаты фактор X_3 , определяющий длинноухого тушканчика ($Y_3 = X_3$), и повторим построения:

	X_1	X_2	X_3
Серый хомячок	0	0	0

Домовая мышь	0	0	-I
Полуденная песчанка	+I	0	-I
Мохноногий тушканчик	0	+I	0
Южногобийский тушканчик	-I	+I	+I

Так как серый хомячок не зависит одновременно от трех видов и больше такого рода видов нет, то можно утверждать, что при заданном уровне значимости размерность пространства равна четырем, то есть должно существовать по крайней мере 4 независимых фактора, образующих базис экологического пространства. Первый фактор соответствует большой песчанке, второй – сибирскому тушканчику, третий – длинноухому тушканчику, четвертый – серому хомячку. Обозначим последнюю координату через X_4 и запишем:

	X_1	X_2	X_3	X_4	
Y_5 домовая мышь	0	0	-I	+I	$Y_5 = \bar{X}_3 X_4$
Y_6 полуденная песчанка	+I	0	-I	0	$Y_6 = X_1 \bar{X}_3$
Y_7 мохноногий тушканчик	0	+I	0	-I	$Y_7 = X_2 \bar{X}_4$
Y_8 южногобийский тушканчик	-I	+I	+I	-I	$Y_8 = \bar{X}_1 X_2 X_3 \bar{X}_4$

Таким образом, мы получим описание положения экологических ниш всех видов в четырехмерном пространстве в функциях двоичной алгебры логики. На качественном уровне можно утверждать, что основные факторные нагрузки ложатся на X_3 и X_4 компоненты, так как каждая из них однозначно определяет положение трех видов, в то время как две другие – по два вида.

Отношения между видами определяются через операцию логического умножения, выявляющую область пересечения экологических ниш, отображенных в алгебре двоичной логики. Например, пересечение ниш домовой мыши и южногобийского тушканчика описывается логической функцией:

$$Y_5 \wedge Y_8 = \bar{X}_3 \wedge X_4 \wedge \bar{X}_1 \wedge X_2 \wedge X_3 \wedge \bar{X}_4 = 0,$$

так как $\bar{X}_3 \wedge X_3 = 0$ и $X_4 \wedge \bar{X}_4 = 0$, что тождественно обращает функцию в нуль.

Пересечение ниш домовой мыши и полуденной песчанки $Y_5 \wedge Y_6 = X_1 \wedge \bar{X}_3 \wedge X_4$, что описывает подобласть пространства, в которой совместно должны встречаться оба вида.

В двоичной алгебре логики четырехмерное логическое пространство подразделяется на $2^4 = 2^4 = 16$ неперекрывающихся подобластей. Каждый из видов Y_5 и Y_6 занимает четыре подобласти, а их пересечение две подобласти. Соответственно, виды могут равновероятно встречаться как совместно, так и отдельно. Такое распределение приводит к взаимной независимости. Пересечение ниш южногобийского тушканчика и мохно-

ногого по объему равно нише южнообийского. Следовательно, связь между этими видами должна быть положительной.

Рассмотрим отношения между видами, определяемые пересечением их ниш. Если ниши не пересекаются, то виды взаимоисключают друг друга, если пересекаются, то в зависимости от конкретных соотношений возможны различные результаты:

	y_6	y_7	y_8
y_5	$X_1 \bar{X}_3 X_4$	0	0
	0	-I	-I
y_6		$X_1 X_2 \bar{X}_3 \bar{X}_4$	0
		-I	-I
y_7			$\bar{X}_1 X_2 X_3 \bar{X}_4$
			+I

Сравнение с фактически измеренными парными отношениями показывает, что в 4-х случаях из 6 вид рассчитанных и измеренных отношений совпадает. Несовпадение отмечено для южнообийского и мохноногого тушканчика. На основе реальной встречаемости можно говорить, что эти виды независимы, на основе же расчетов они должны быть, хотя и слабо, но сопряжены положительно. Рассматривая различные варианты парных отношений, мы обращали внимание на возможность такого случая, возникающего в результате слабых отрицательных взаимодействий видов при частичном совпадении местообитаний. Следовательно, можно высказать гипотезу о существовании таких взаимодействий у рассматриваемой пары видов. Но это не более чем гипотеза, и она нуждается в экспериментальной проверке.

Для мохноногого тушканчика и полуденной песчанки на основании расчетов можно ожидать частичного взаимоисключения (каждый вид занимает 4 подобласти, а их пересечение — только одну), на основании реальной встречаемости эти виды независимы. В качестве гипотезы можно предположить существование слабых положительных взаимодействий видов в природе.

В целом можно утверждать, что положение большинства видов относительно друг друга, по крайней мере, на качественном уровне анализа скорее всего определяется внешними относительно сообщества переменными. При этом в сообществе имеется четыре вида, каждый из которых зависит от какого-либо одного фактора, три вида, каждый из которых зависит от двух факторов, и один вид, зависящий от четырех факторов.

Используя исчисление двоичной алгебры логики, можно определить число и координаты незанятых подобластей гипотетического экологичес-

кого пространства, подобласти с любым заданным числом видов и т.д. (Яблонский, 1986; Пузаченко, Кошкина, 1964).

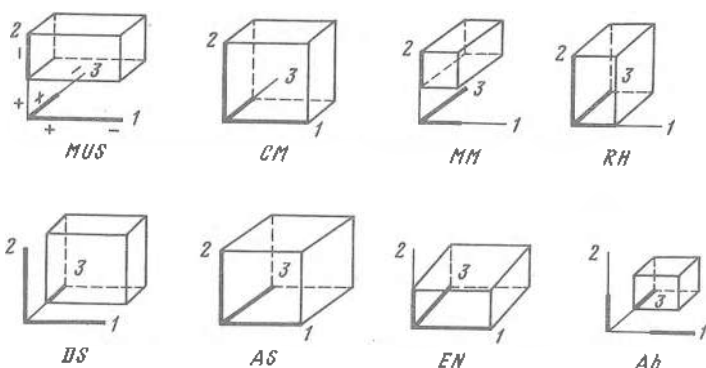
Таким образом, мы получаем вполне конструктивные правила исследования структуры экологического пространства, формируемого на основе анализа совместной встречаемости видов. Принципиально можно перейти от чисто качественного дискретного описания к вероятностному. Однако, с практической точки зрения, имея в виду предварительный характер такого рода анализа и часто неизбежный недостаток материала для строго количественной интерпретации отношений, во многих случаях можно, по-видимому, им и ограничиться.

Как и в методе главных компонент, мы получаем оценки возможной размерности пространства. Эти оценки могут быть различными в зависимости от уровня рассматриваемых в качестве значимых факторных нагрузок. Если в нашем варианте решать ту же задачу при уровне значимости 0,75, то размерность пространства будет равна уже трем, а независимые внешние переменные будут связаны с большой песчанкой, длинноухим тушканчиком и мохноногим тушканчиком. В этой системе координат два вида оказываются полностью неразличимы в экологическом пространстве (серый хомячок и домовая мышь).

Так же как в методе главных компонент, определяется положение каждого элемента в системе координат. На рис. I показаны различные варианты таких отображений. В результате анализа не содержится никакой информации о природе этих компонент (факторов) — координат пространства. Только принимая во внимание известные сведения об экологии видов, прямо и практически однозначно связанных с этими компонентами, можно высказать гипотезы об их материальной сущности. Например, можно предположить, что в компоненте, определяющей распространение большой песчанки отражены некоторые особенности механического состава почв и рельефа, в первую очередь такие, как рыхлость почвы и расчлененность поверхности на уровни микрорельефа. О координате, определяющей распространение сибирского тушканчика, вообще трудно что-либо сказать.

Очевидно, что о природе факторов можно высказать лишь более или менее реалистичные гипотезы, которые полезны постольку, поскольку они могут быть проверены в ходе анализа положения видов в пространстве, образованном характеристиками среды обитания видов.

Точно также, сравнивая реальные оценки совместной встречаемости с расчетными, а также отображения при различных уровнях значимости, можно высказать гипотезы о взаимодействиях между конкретными парами видов. Однако, это только гипотезы и сказать что-то более существенное о вкладе собственных (биосоциальных) отношений в размещение видов невозможно. По сути подхода мы рассматриваем сложившиеся равновесные отношения. Они могут быть продуктом самых разных вариантов взаимодействий, но сами по себе эти взаимодействия не индицируют. Поэтому при рассматриваемом подходе нет оснований говорить непосред-



Р и с. 1. Трехмерные отображения экологических ниш грызунов в пространстве независимых гипотетических факторов (компонент), определяемых по числу взаимнонезависимых видов сообщества

MUS - домовая мышь, CM - серый хомячок, MM - полуденная песчанка, RH - большая песчанка, BS - мохноногий тушканчик, AS - сибирский тушканчик, EN - длинноухий тушканчик, Ab - южнобайкальский тушканчик

П р и м е ч а н и е. Из четырех взаимнонезависимых видов на уровне значимости 0,95 в качестве осей координат использованы три, обеспечивающие максимальное разделение оставшихся зависимых видов.

венно о конкуренции, о кооперации и т.п. Мы можем говорить лишь о том, что наблюдаемые отношения, исходя из принятых логических допущений, возможно, объясняются конкуренцией, кооперацией и т.п. Для доказательства этого необходимо ставить специальные наблюдения.

Анализ структуры сообщества на основе оценок сопряженности видов с условиями среды

Анализ совместной встречаемости заставляет предполагать, что взаиморасположение видов в экологическом пространстве определяется, в первую очередь, их различными отношениями к факторам среды - координатам этого пространства. Применительно к конкретным условиям можно полагать, что такими факторами являются различные характеристики почв и растительности.

В рассматриваемом примере, исходя из самых общих соображений, наблюдения в поле велись за заведомо избыточным числом характеристик среды. Очевидно, если предварительно проведен анализ встречаемости, то перечень этих характеристик может быть менее обширным. Однако, их, конечно, должно быть в два-три раза больше установленного числа независимых компонент.

Дело в том, что в некоторых случаях под одной компонентой может скрываться совместное действие нескольких средовых характеристик.

Рассмотрим последовательно процедуру исследования отношения видов

к характеристикам среды и построения многомерного экологического пространства.

На первом этапе из всего рассматриваемого множества характеристик необходимо выбрать те, которые оказывают влияние на размещение хотя бы одного вида и, соответственно, исключить малозначачие и не имеющие значения.

Как и при анализе совместной встречаемости, наиболее адекватной оценкой сопряженности встреч вида с характеристиками среды может считаться информационная оценка Кульбака (Кульбак, 1967; Пузаченко, Мошкин, 1969; Пузаченко, Скулкин, 1981). Основные приемы анализа в этом случае состоят в следующем.

1. Каждая из характеристик среды, полученная в описаниях, разбивается на градации, рассматриваемые в дальнейшем как состояния данной характеристики. Техника разбиения на градации при условии относительной равномерности взятия проб по территории может быть найдена в разделе непараметрической статистики любого учебника биометрии.

2. Совместная встречаемость вида и характеристики среды может быть оценена числом случаев присутствия вида в каждом из состояний данной характеристики. Иными словами, исходя из N наблюдений, оценивается частота совместной встречаемости различных сочетаний X и Y , где X — характеристика среды, Y — вид грызуна. При этом число состояний Y равно 2 соответственно присутствию и отсутствию вида.

Результаты наблюдений оформляются следующим образом:

Встречаемость вида (Y)	Состояние характеристики среды (X)				
	X_1	X_2	...	X_K	$n(X_i)$
Y_1	$n(X_1Y_1)$	$n(X_2Y_1)$...	$n(X_KY_1)$	$\sum_{i=1}^K n(X_iY_1)$
Y_2	$n(X_1Y_2)$	$n(X_2Y_2)$	$n(X_KY_2)$	$\sum_{i=1}^K n(X_iY_2)$
$n(Y_i)$	$\sum_{j=1}^{C=2} n(X_1Y_j)$	$\sum_{j=1}^{C=2} n(X_2Y_j)$...	$\sum_{j=1}^{C=2} n(X_KY_j)$	N

3. По окончании наблюдений определяется частота каждого состояния в выборке путем суммирования для этого сочетаний по каждому состоянию:

$$n(x_i) = \sum_{j=1}^C n(x_i y_j) \text{ и } n(y_j) = \sum_{i=1}^K n(x_i y_j).$$

Рассчитываются вероятности каждого состояния в выборке:

$$P(x_i) = \frac{n(x_i)}{N}, \quad P(y_j) = \frac{n(y_j)}{N}, \text{ а также}$$

$$P(y_j x_i) = \frac{n(y_j x_i)}{N},$$

и затем — условные вероятности:

$$P(y_j/x_i) = n(y_j x_i) / N(x_i) = P(y_j x_i) / P(x_i).$$

Если y_j не зависит от x_i , то в соответствии с аксиомой умножения теории вероятностей

$$P(y_j/x_i) = P(y_j) \cdot P(x_i) / P(x_i) = P(y_j).$$

Отклонение от этой гипотезы может быть оценено статистически и показано отношением:

$$C = P(y_j/x_i) / P(y_j).$$

Если $C > 1$, то признается, что данный вид животных тяготеет к данному состоянию характеристики среды, если $C < 1$, то вид избегает это состояние.

Величина C может быть выражена в логарифмической форме в виде так называемого критерия максимального правдоподобия или классификационного критерия (Кульбак, 1967):

$$J(y_j/x_i) = \ln P(y_j/x_i) / P(y_j).$$

Если величина критерия больше нуля, то признается, что состояние y_j характерно для состояния x_i , или y_j и x_i имеют наиболее однозначные взаимосоотображения. Под характерным понимается не обязательно наиболее вероятное состояние y_j по x_i , а то состояние y , которое в рамках всей выборки с наибольшей частотой реализуется именно при заданном состоянии x_i . Для каждого состояния x по критерию $J(y_j/x_i) > 0$ существует 2 характерных состояния y . Однако, для нашего анализа наибольший интерес имеет состояние y , соответствующее присутствию вида.

Критерий максимального правдоподобия теряет смысл, когда условная вероятность равна нулю. Однако, такие отношения немаловажны и их следует рассматривать как запрещенные или очень маловероятные. Критерий максимального правдоподобия может быть с успехом использован при задачах анализа проекций экологических ниш на координаты экологического пространства. Области положительных значений $J(y_j/x_i)$ могут трактоваться как характерные области доминирования вида по градиенту состояний фактора (характеристики) среды, отражая таким образом степень экологической пластичности вида в отношении данного фактора. Величина критерия позволяет выявить экологический оптимум вида по каждой из рассматриваемых характеристик среды.

4. Сопряженность вида с каждой из характеристик среды оценивается через различие условного и общего распределений Y . Одной из мер этого различия может служить энтропийная функция:

$$J(Y/x_1) = H(Y) - H(Y/x_1),$$

где $H(Y) = -\sum P(y_j) \ln P(y_j)$ есть максимальная энтропия Y ; $H(Y/x_1) = -\sum P(y_j/x_1) \ln P(y_j/x_1)$ есть условная энтропия при фиксированном $x_1 \in X$. Если все состояния Y не зависят от x_1 , то условное распределение будет тождественно распределению Y по всей выборке и $J(Y/x_1) = 0$.

Мера сопряженности $T(Y, X) = \sum_{i=1}^K P(x_i) J(Y/x_i)$ имеет размерность в нитах. Переход к безразмерному коэффициенту осуществляется следующим образом:

$$K(Y, X) = (e^{T(Y, X)} - 1) / (e^{H(Y)} - 1).$$

Коэффициент сопряженности $K(Y, X)$ может трактоваться как мера чувствительности вида к данной характеристике среды и использоваться для отбора ведущих характеристик. Оценка статистической значимости коэффициента сопряженности производится по критерию $\chi^2 = 2NT$ при числе степеней свободы $\nu = (n-1)(m-1)$, где n — число состояний характеристики среды, m — число состояний численности вида (в нашем случае $m = 2$). На основе оценок статистической значимости коэффициентов сопряженности видов с характеристиками среды их обитания могут быть сразу отброшены те характеристики, величина сопряженности всех видов с которыми не достоверна. В последующем анализе все оставшиеся характеристики рассматриваются как в той или иной степени действующие.

В табл. 3 приведены оценки сопряженности видов с каждой из 28 рассмотренных характеристик местообитаний. Так как оценкам сопряженности (чувствительности видов к характеристикам среды) нельзя придавать абсолютного значения, то подберем к каждому виду не менее трех характеристик с наиболее высокими значениями коэффициентов сопряженности. Для серого хомячка это прежде всего содержание глины в почвах (5), проективное покрытие софоры (26), общая защебенность поверхности почвы (6), содержание камней и гравия в поверхностном слое почвы (2, 3), общее проективное покрытие растительности (II), число видов растений (I2), проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса растительности. Аналогичная операция проводится независимо для всех видов. В результате получаем 16 характеристик, каждая из которых имеет относительно высокую сопряженность хотя бы с одним видом: I, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, II, I2, I4, I7, 25, 26. В сумме эти характеристики исчерпывают около 83% общего влияния всех 28 включенных в анализ параметров. Первые пять характеристик описывают механический состав и структуру верхних горизонтов почвы, следующие пять (6-10) — непосредственно защебенность поверхности почвы, остальные шесть характеристик описывают состояние растительности.

Коэффициенты сопряженности видов грызунов (меры чувствительности)

Вид грызунов	Характеристика												
	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Серый хомячок	<u>.16</u>	<u>.28</u>	<u>.26</u>	<u>.02</u>	<u>.36</u>	<u>.28</u>	<u>.06</u>	<u>.11</u>	<u>.11</u>	<u>.11</u>	<u>.27</u>	<u>.27</u>	<u>.19</u>
Домовая мышь	<u>.18</u>	<u>.33</u>	<u>.33</u>	<u>.09</u>	<u>.37</u>	<u>.34</u>	<u>.07</u>	<u>.12</u>	<u>.12</u>	<u>.12</u>	<u>.30</u>	<u>.19</u>	<u>.23</u>
Полуденная песчанка	<u>.11</u>	<u>.09</u>	<u>.09</u>	<u>.06</u>	<u>.07</u>	<u>.12</u>	<u>.07</u>	<u>.12</u>	<u>.12</u>	<u>.13</u>	<u>.01</u>	<u>.06</u>	<u>.01</u>
Большая песчанка	<u>.23</u>	<u>.22</u>	<u>.22</u>	<u>.21</u>	<u>.17</u>	<u>.20</u>	<u>.04</u>	<u>.08</u>	<u>.07</u>	<u>.08</u>	<u>.11</u>	<u>.20</u>	<u>.11</u>
Мохноногий тушканчик	<u>.03</u>	<u>.06</u>	<u>.08</u>	<u>.02</u>	<u>.09</u>	<u>.11</u>	<u>.06</u>	<u>.10</u>	<u>.20</u>	<u>.23</u>	<u>.01</u>	<u>.06</u>	<u>.02</u>
Сибирский тушканчик	<u>.05</u>	<u>.06</u>	<u>.05</u>	<u>.04</u>	<u>.05</u>	<u>.05</u>	<u>.02</u>	<u>.02</u>	<u>.02</u>	<u>.02</u>	<u>.04</u>	<u>.03</u>	<u>.03</u>
Кжигобийский тушканчик	<u>.06</u>	<u>.11</u>	<u>.13</u>	<u>.06</u>	<u>.08</u>	<u>.16</u>	<u>.37</u>	<u>.35</u>	<u>.35</u>	<u>.35</u>	<u>.03</u>	<u>.08</u>	<u>.02</u>
Длинноухий тушканчик	<u>.06</u>	<u>.07</u>	<u>.11</u>	<u>.06</u>	<u>.14</u>	<u>.11</u>	<u>.41</u>	<u>.32</u>	<u>.37</u>	<u>.34</u>	<u>.05</u>	<u>.07</u>	<u>.04</u>

Примечание. Р 0,95; Р 0,99; Р 0,999.

В соответствии с основной гипотезой независимые виды в своем размещении должны определяться совершенно различными факторами. Если эта гипотеза справедлива, то в нашем случае мы должны иметь три – четыре группы характеристик среды, в каждую из которых входят характеристики с подобной структурой влияния на рассматриваемые виды. Иными словами, попытаемся объединить характеристики среды в группы, адекватные компонентам в факторном анализе.

Для этого проведем классификацию всех выделенных характеристик. Классификацию будем проводить на основе сравнения векторов, образованных коэффициентами чувствительности.

Выбор метода классификации определяется постановкой задачи: выделение минимального числа наиболее ортогональных друг к другу групп характеристик с максимальным подобием соответствующих им векторов в каждой группе. В соответствии с этим процедура классификации должна строиться на поиске наиболее независимых подмножеств векторов: характеристики среды, произведения векторов которых максимально близки к нулю, должны относиться к разным классам.

Векторное произведение $\text{сов} \alpha C) A, B = \sum a_i b_i / \sum a_i^2 \cdot \sum b_i^2$, где $a_i(b_i)$ – коэффициент чувствительности i -ого вида к характеристике $A(B)$. Если $\text{сов} \alpha$ равен нулю, то соответственно угол в многомерном векторном пространстве, отображающем взаимоположение характеристик среды, равен 90° .

с характеристиками

среды

I4	I5	I6	I7	I8	I9	I10	I11	I12	I13	I14	I15	I16	I17	I18
<u>.27</u>	<u>.18</u>	<u>.02</u>	<u>.09</u>	<u>.02</u>	<u>.24</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.20</u>	<u>.30</u>	<u>.11</u>	<u>.11</u>
<u>.47</u>	<u>.04</u>	<u>.02</u>	<u>.14</u>	<u>.02</u>	<u>.05</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.01</u>	<u>.02</u>	<u>.13</u>	<u>.32</u>	<u>.12</u>	<u>.02</u>	<u>.25</u>
<u>.02</u>	<u>.06</u>	<u>.07</u>	<u>.05</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.05</u>
<u>.08</u>	<u>.12</u>	<u>.14</u>	<u>.19</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.01</u>	<u>.01</u>	<u>.01</u>	<u>.04</u>	<u>.00</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.00</u>	<u>.12</u>
<u>.06</u>	<u>.06</u>	<u>.03</u>	<u>.06</u>	<u>.03</u>	<u>.07</u>	<u>.02</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.03</u>	<u>.07</u>	<u>.10</u>	<u>.09</u>	<u>.07</u>	<u>.05</u>
<u>.02</u>	<u>.04</u>	<u>.04</u>	<u>.05</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.02</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.04</u>
<u>.07</u>	<u>.07</u>	<u>.05</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.07</u>	<u>.03</u>	<u>.01</u>	<u>.04</u>	<u>.01</u>	<u>.05</u>	<u>.08</u>	<u>.07</u>	<u>.06</u>	<u>.06</u>
<u>.04</u>	<u>.04</u>	<u>.03</u>	<u>.02</u>	<u>.00</u>	<u>.02</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.00</u>	<u>.01</u>	<u>.03</u>	<u>.02</u>	<u>.01</u>	<u>.05</u>

Следовательно, они ортогональны и могут рассматриваться как разные компоненты факторного пространства, определяющего взаимоположение видов.

Сформулированным выше требованиям отвечает классификация, построенная на последовательной итерации корреляционной матрицы, отражающей подобие исследуемого множества векторов (Скулини, 1978). Следует отметить, что с тем же успехом может быть использована и матрица векторных произведений.

В результате итераций матрица сводится к $\pm I$. Все характеристики, в пределе имеющие коэффициенты $+I$, относятся к одному подмножеству, все остальные характеристики — с предельными коэффициентами $-I$ — к другому. Далее итерации проводятся на каждом из подмножеств. Таким образом мы получаем дихотомическую процедуру классификации, обеспечивающую последовательное разбиение множества на пары подмножеств.

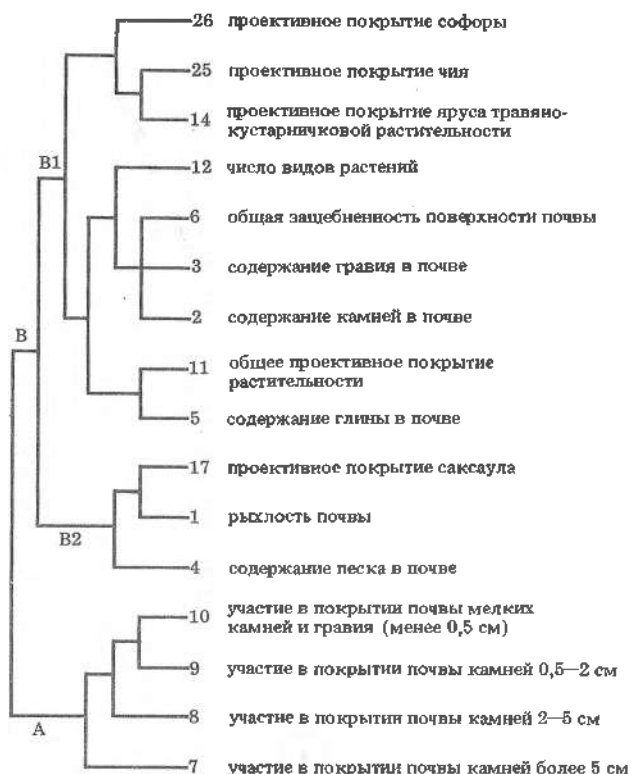
Применение этой процедуры к рассматриваемому множеству дало следующие результаты (табл.4, рис.2). Косинус угла между векторами, образованными коэффициентами чувствительности видов к характеристикам, принадлежащим к подмножествам А и В, варьируется от 0,3 до 0,65, т.е. угол между соответствующими гиперплоскостями изменяется от 72 до 49°.

Действительно, как видно из табл.3, характеристики, принадлежащие к множеству А, в первую очередь, определяют размещение гобийского,

Подобие характеристик среды по отношению к ним видов грызунов

Характеристика среды	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	17	25	26
1	1,00	0,95	0,95	0,90	0,89	0,93	0,42	0,59	0,55	0,56	0,84	0,95	0,77	0,97	0,72	0,66
2		1,00	0,99	0,77	0,98	0,99	0,44	0,60	0,57	0,58	0,95	0,97	0,92	0,91	0,88	0,80
3			1,00	0,79	0,98	0,99	0,51	0,67	0,64	0,65	0,93	0,97	0,91	0,91	0,89	0,79
4				1,00	0,66	0,75	0,47	0,58	0,55	0,56	0,58	0,76	0,52	0,91	0,45	0,32
5					1,00	0,97	0,46	0,61	0,59	0,60	0,97	0,96	0,94	0,84	0,92	0,87
6						1,00	0,54	0,70	0,68	0,69	0,92	0,96	0,91	0,89	0,90	0,81
7							1,00	0,97	0,96	0,93	0,31	0,44	0,31	0,30	0,37	0,35
8								1,00	0,99	0,98	0,46	0,61	0,47	0,47	0,52	0,49
9									1,00	0,99	0,42	0,58	0,44	0,46	0,51	0,50
10										1,00	0,43	0,59	0,45	0,48	0,52	0,51
11											1,00	0,92	0,97	0,80	0,93	0,85
12												1,00	0,92	0,97	0,80	0,85
14													1,00	0,75	0,98	0,78
17														1,00	0,70	0,59
25															1,00	0,83
26																1,00

П р и м е ч а н и е. Подобие измерено в косинусах угла между векторами, образованными коэффициентами чувствительности видов к характеристикам среды (см. текст).



Р и с. 2. Классификация действующих характеристик среды по подобию отношения к ним грызунов (классификация проведена на основе итерационной процедуры кластерного анализа по данным из табл. 4)

длинноухого и мохноногого тушканчиков. Распространение серого комьяка, домово́й мыши и большой песчанки определяется в основном характеристиками подмножества В. Кроме того, в подмножестве В четко различаются еще два подмножества. Характеристики, входящие в первое, слабо определяют распространение большой песчанки, которое связано главным образом с характеристиками второго подмножества.

Таким образом, достаточно надежно можно выделить не более трех компонент, каждая из которых прежде всего определяет одну относительно сопряженную группу видов.

Первая компонента (характеристики 7, 8, 9, 10) отражает щебнистость поверхности почвы основными фракциями щебня. Можно сказать, что эта компонента отражает степень "гамадности" территории. Степень гамадности тем самым является ведущим фактором, определяющим, в первую очередь, длинноухого и южнобайского тушканчиков, в меньшей степени мохноногого тушканчика.

Вторая компонента включает в себя целый ряд качественно различных характеристик среды. Общим их свойством является то, что они определяют размещение серого комья и доменной мыши. К этим характеристикам относятся: степень покрытия поверхности почвы камнями и гравием (6), содержание гравия в поверхностном горизонте почвы (3), содержание камней в том же горизонте (2), видовое богатство растительности (I2), содержание глины в поверхностном горизонте почвы (5), общее проективное покрытие растительности (II), проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (I4), проективное покрытие чия (25) и софоры (26). Таким образом, мы имеем дело с комплексным фактором, отражающим в целом наиболее общие физиономические черты местообитаний. С одной стороны, признаки, включаемые в него, отражают важные эдафические условия, а с другой, — важнейшие черты состояния растительного покрова.

В рамках этого множества можно выделить четыре группы характеристик, слабо зависящих друг от друга (табл.5). Такими относительно независимыми характеристиками являются: содержание глины в почве (5), щебнистость почв (2, 3, 6 характеристики), видовое богатство растительного покрова и его общее проективное покрытие (II, I2) и, наконец, покрытие травяно-кустарничкового яруса (I4). Покрытие софоры и чия являются функциями от этих переменных.

Таким образом, сочетание состояний рассмотренных характеристик определяет значительную часть разнообразия местообитаний и соответственно экологическую дифференциацию наиболее характерных видов животных.

Как следует из рассмотрения системы знаков, отражающих положение оптимума экологических ниш видов по оси состояний каждой из действующих характеристик среды (табл.6), серый комьячок и доменная мышь (виды с основными факторными нагрузками по второй компоненте) будут занимать местообитания с малой щебнистостью, высоким содержанием глины и высоким разнообразием и продуктивностью растительности.

Третья компонента включает следующие характеристики: рыхлость почвы (I), проективное покрытие саксаула (I7) и содержание песка (4). Максимальная рыхлость почвы при высоком проективном покрытии саксаула (I7) и высоком содержании в почве песка (4) определяет экологический оптимум большой песчанки. При этом все эти характеристики слабо зависят друг относительно друга.

В табл.7 приведена матрица коэффициентов чувствительности видов к трем комплексно действующим факторам (компонентам), объединяющим рассмотренные выше действующие характеристики среды.

Коэффициенты чувствительности определены как средние геометрические частных коэффициентов чувствительности видов к характеристикам, входящим в каждую из компонент.

В табл.8 приведены соответствующие углы пересечения гиперплоскостей экологических ниш рассматриваемых видов. Углы определены на ос-

Парные меры сопряженности действующих характеристик среды обитания грызунов
(названия характеристик см. в тексте)

Характеристика среды	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	17	25	26
I - 0,12	0,12	0,12	0,04	0,08	0,14	0,23	0,23	0,25	0,29	0,02	0,03	0,04	0,02	0,16	0,05
2 -	-	0,24	0,16	0,12	0,21	0,57	0,58	0,62	0,75	0,02	0,06	0,13	0,03	0,56	0,50
3	-	-	0,07	0,16	0,28	0,57	0,64	0,59	0,86	0,05	0,09	0,11	0,05	0,56	0,50
4	-	-	-	0,09	0,07	0,27	0,21	0,22	0,27	0,02	0,04	0,06	0,04	0,22	0,34
5	-	-	-	-	0,18	0,29	0,29	0,30	0,40	0,06	0,09	0,15	0,09	0,68	0,58
6	-	-	-	-	-	0,53	0,59	0,65	0,68	0,10	0,12	0,12	0,09	0,57	0,51
7	-	-	-	-	-	-	0,74	0,50	0,54	0,18	0,34	0,30	0,05	0,22	0,18
8	-	-	-	-	-	-	-	0,63	0,81	0,16	0,29	0,28	0,07	0,30	0,25
9	-	-	-	-	-	-	-	-	0,63	0,10	0,27	0,24	0,03	0,32	0,26
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,19	0,36	0,32	0,06	0,32	0,26
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,23	0,14	0,29	0,30	0,30
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,13	0,10	0,51	0,53
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03	0,67	0,59
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,19	0,18
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,46
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 6

Характерные области доминирования видов грызунов по состояниям 16 действующих характеристик среды

Вид	Характеристика среды															
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	17	25	26	
Серый хомячок	-	-	0	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	
Домовая мышь	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	
Полуденная песчанка	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	0	+	+	+	-	
Большая песчанка	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Мохноногий тушканчик	0	+	+	-	0	+	+	0	+	+	0	+	0	-	-	
Сибирский тушканчик	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	-	
Южно-гобийский тушканчик	+	-	-	0	+	+	+	+	0	0	-	-	-	-	-	
Длинноухий тушканчик	0	-	+	0	+	+	+	+	0	0	-	-	-	-	-	

П р и м е ч а н и е. Знаки отражают положение оптимума экологических ниш видов по оси состояний каждой из действующих характеристик среды. Названия характеристик см. в тексте.

Т а б л и ц а 7

Коэффициенты чувствительности видов грызунов к трем комплексным факторам (компонентам) среды

Вид	Компоненты		
	1	2	3
Серый хомячок	0,09	0,27	0,07
Домовая мышь	0,10	0,29	0,13
Полуденная песчанка	0,11	0,04	0,07
Большая песчанка	0,06	0,09	0,21
Мохноногий тушканчик	0,13	0,06	0,03
Сибирский тушканчик	0,01	0,03	0,05
Южногобийский тушканчик	0,35	0,08	0,04
Длинноухий тушканчик	0,36	0,06	0,04

П р и м е ч а н и е. Коэффициенты рассчитаны как средние геометрические частных коэффициентов чувствительности видов к характеристикам, входящим в каждую из компонент.

Т а б л и ц а 8

Углы пересечения гиперплоскостей экологических ниш грызунов (Углы определены на основании оценки подобия отношений видов к трем компонентам среды через $\text{Arccos } \alpha$)

Вид	Компоненты						
	2	3	4	5	6	7	8
Серый хомячок (1)	10^0	51^0	50^0	44^0	39^0	57^0	61^0
Домовая мышь (2)	-	45^0	40^0	43^0	29^0	57^0	60^0
Полуденная песчанка (3)		-	38^0	19^0	44^0	25^0	26^0
Большая песчанка (4)			-	53^0	14^0	63^0	64^0
Мохноногий тушканчик (5)				-	55^0	14^0	17^0
Сибирский тушканчик (6)					-	67^0	69^0
Южнобайский тушканчик (7)						-	3^0

нове оценки подобия отношения видов к трем компонентам среды через $\text{Arccos } \alpha$.

В результате получаем, что первая компонента определяет размещение двух видов тушканчиков и относительно мало влияет на остальные виды. Вторая компонента определяет размещение серого хомячка и домовой мыши. Третья компонента — большую песчанку. Соответственно эти виды должны быть относительно независимы в своем размещении друг от друга. При анализе совместной встречаемости именно с серым хомячком, большой песчанкой и длинноухим тушканчиком связывались и три гипотетических независимодельствующих компоненты, определяющих размещение видов.

Различия в чувствительности видов к трем компонентам определяют угол между гиперплоскостями соответствующих экологических ниш, больший, чем 45^0 . Это означает, что ниши этих видов приближаются к взаимоперпендикулярности в трехмерном пространстве компонент среды.

Рассматривая совместную встречаемость грызунов, мы выделили четыре компоненты, предположительно определяющие размещение видов. Эти компоненты выделялись на основе взаимонезависимости четырех видов: серого хомячка, большой песчанки, длинноухого тушканчика и сибирского тушканчика. Однако, анализируя отношения тех же видов к характеристикам среды, мы получили независимо три компоненты, связанные с тремя из четырех видов. Лишь сибирский тушканчик не идентифицируется видоспецифичной компонентой. Он слабо и почти в равной степени зависит от всех факторов среды, хотя в целом его отношение к этим условиям

Р и с. 3. Размещение экологических ниш восьми видов грызунов в системе двух независимо действующих характеристик среды

1 - серый хомячок, 2 - домовая мышь, 3 - мохноногий тушканчик, 4 - южно-гобийский тушканчик, 5 - полуденная песчанка, 6 - большая песчанка, 7 - сибирский тушканчик, 8 - длинноухий тушканчик

по чувствительности напоминает отношение большой песчанки. При всем желании мы не можем обнаружить какую-либо характеристику среды, которая адекватно определяла бы размещение сибирского тушканчика и соответственно могла бы рассматриваться как четвертая компонента. Остается сформулировать гипотезу о природе этой компоненты, независимой от условий местообитаний. Это могут быть или биосоциальные отношения, или возмущающее воздействие самого метода наблюдений. Действительно, если сибирский тушканчик чрезвычайно активен и быстро находит кормовые площадки, то его встречаемость автоматически мало связана с условиями местообитания, и он будет в своем размещении мало зависеть от других видов с жесткой привязанностью к конкретным биотопам. Дальнейший анализ позволит уточнить содержательность такого рода гипотез.

Таким образом, на данном этапе мы можем полагать, что имеем дело с трехмерным экологическим пространством, отображающим основное разнообразие местообитаний исследуемого сообщества.

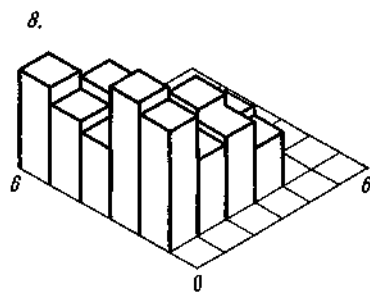
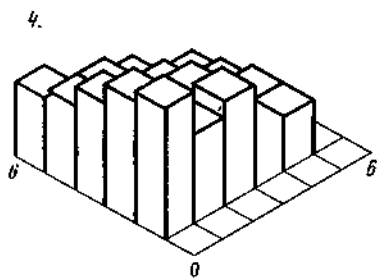
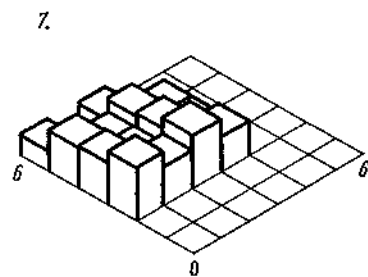
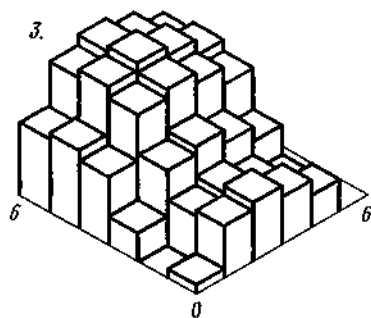
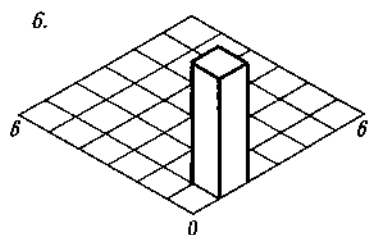
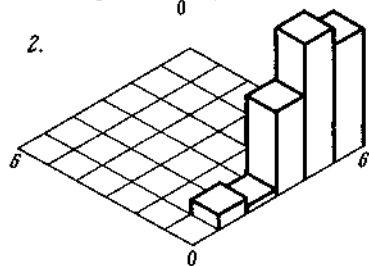
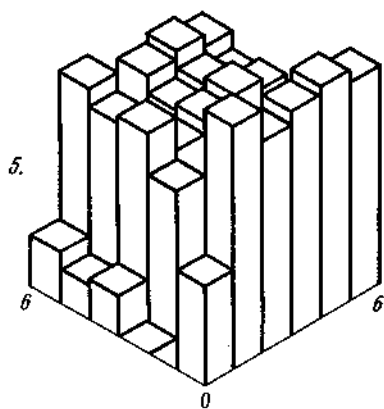
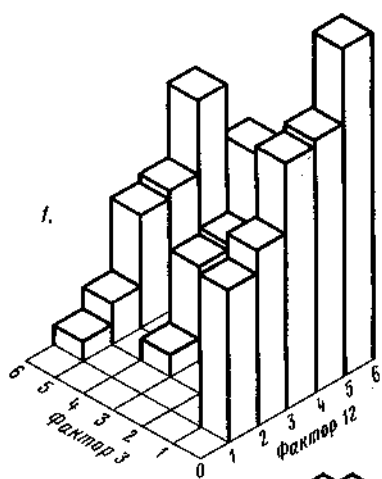
Различия в чувствительности видов к трем компонентам описывают экологическую дифференциацию лишь части видов. Как следует из качественного описания положения экологического оптимума относительно рассматриваемых характеристик среды (табл.6), экологическая дифференциация видов усиливается за счет несовпадения их экологических оптимумов по отдельно взятым компонентам.

На рис.3 показаны проекции экологических ниш на ведущие независимые характеристики среды, принадлежащие к одной (второй) компоненте (содержание гравия в верхнем горизонте почвы и видовое богатство растительности).

Проекция ниш построены с допущением аддитивности двухфакторных отношений, в соответствии с чем коэффициент максимального правдоподобия, отражающий качество сочетания соответствующих состояний условий среды, есть сумма частных коэффициентов правдоподобия для каждого состояния:

$$K = \ln[p(y_1/x_1, x_2)/p(y_1)] = \ln[p(y_1/x_1)/p(y_1)] + \ln[p(y_1/x_2)/p(y_1)]$$

Рисунки наглядно демонстрируют особенности размещения каждого вида в двухмерном пространстве. Экологическая ниша домовой мыши в рамках рассматриваемого двухмерного пространства существенно меньше ниши серого хомячка. При этом очевидно, что эти виды могут встречаться совместно в первую очередь в условиях их общего экологического оптимума: при отсутствии в почве гравия и при видовом богатстве раститель-



Дифференциация видов грызунов по отдельным компонентам среды корреляции нормированных условных распределений встречаемости видов входящих соответственно в I, 2 и 3 компоненты)

Вид грызунов	2			3			4		
	I	2	3	I	2	3	I	2	3
Серый хомячок (1)	0,9	0,7	0,6	0,6	0,3	0,2	-0,4	-0,4	-0,2
Домовая мышь (2)				0,6	0,2	0,4	-0,3	-0,5	-0,2
Полуденная песчанка (3)							-0,2	-0,2	-0,2
Мохноногий тушканчик (4)									
Сибирский тушканчик (5)									
Южнообийский тушканчик (6)									
Длинноухий тушканчик (7)									
Большая песчанка (8)									

ности, близком к максимальному. По рассматриваемым двум координатам ниша серого хомячка существенно пересекаются с нишей полуденной песчанки, но их экологические оптимумы все-таки не совпадают, хотя минимальная встречаемость характерна для одних и тех же условий при сравнительно небольшом включении в почву гравия. Вместе с тем, оба вида демонстрируют высокую пластичность по отношению к обоим факторам. Относительные максимумы их обилия в целом тяготеют к состояниям характеристик среды с высоким видовым богатством растительного покрова. Наиболее узкая экологическая ниша в заданной системе координат у большой песчанки, которая занимает почвы, лишенные гравия при низком видовом богатстве растительного покрова.

Рассматриваемые характеристики принадлежат ко второй компоненте и в существенной степени определяют размещение домовых мышей, серого хомячка, в значительно меньшей степени – большой песчанки. На остальные виды эти характеристики воздействуют сравнительно слабо. Это и определяет относительно широкий охват двухмерного пространства "содержание гравия в почве – видовое богатство растительности" остальными видами.

Вместе с тем, по отношению к этим двум координатам хорошо видна экологическая дифференциация мохноногого тушканчика от длинноухого и южнообийского тушканчиков; ниши последних практически совпадают. Оптимум мохноногого тушканчика лежит в условиях большего содержания

Т а б л и ц а 9

(Оценки подобия видов проведены на основе по состояниям характеристик среды,

5			6			7			8		
Компоненты											
I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3
-0,3	-0,3	-0,5	-0,5	-0,5	-0,4	-0,5	-0,4	-0,4	0,7	-0,1	0,1
-0,1	-0,3	-0,5	-0,6	-0,4	-0,4	-0,5	-0,4	-0,4	0,7	-0,1	0,2
-0,0	0,0	-0,1	-0,7	-0,6	-0,1	-0,6	-0,5	-0,1	0,8	0,7	0,9
0,0	0,1	0,7	-0,1	0,1	0,6	-0,2	-0,0	0,4	-0,3	-0,0	-0,0
			-0,3	-0,0	0,9	-0,2	-0,0	0,8	-0,2	-0,2	-0,2
						0,8	0,9	0,9	-0,5	-0,3	-0,2
									-0,4	-0,3	-0,1

гравия в почве при среднем видовом богатстве растительного покрова. Южнобайский и длинноухий тушканчики занимают противоположные возможному тушканчику условия. Сибирский тушканчик занимает положение промежуточное между этими видами.

Таким образом, по двум относительно независимым характеристикам, принадлежащим к одной компоненте, большинство пар видов существенно дифференцированы относительно друг друга, так что условия, обеспечивающие их экологический оптимум, в большинстве случаев не совпадают.

Вклад в дифференциацию видов отдельных компонент среды можно оценить на основе величин коэффициентов корреляции нормированных условных распределений встречаемости видов грызунов по состояниям всех характеристик среды из числа входящих в каждую компоненту. Иными словами, матрица коэффициентов корреляции для каждой из трех компонент заполняется путем корреляций распределений коэффициентов $C = \frac{r(X_j/X_1)}{r(Y_j)}$

каждого вида с остальными видами. В табл.9 приведены оценки подобия экологических ниш видов по каждой из компонент, полученные таким образом. Если коэффициент $C \approx 1$, то распределения видов по градиентам характеристик среды максимально подобны, а если $C \approx -1$, то, напротив, диаметрально противоположны, так что оптимальным условиям одного вида соответствуют наиболее неблагоприятные условия для другого. Если $C \approx 0$, то соответственно оптимумы примерно в половине случаев перек-

рываются, а в четверти случаев оптимальным условиям для первого вида соответствуют неблагоприятные условия для второго, и в другой четверти случаев — наоборот, т.е. зная отношение одного вида к условиям среды, ничего нельзя сказать определенного об отношении к этим же условиям среды другого вида.

Таким образом, корреляционная мера подобия отношения видов к факторам среды может рассматриваться как интегральный показатель взаиморазмещения видов, учитывающий не только их взаимозамещаемость по градиентам среды, но и особенности их распределения, прямо связанные с видоспецифичной чувствительностью их к совокупности рассматриваемых характеристик.

Полученные оценки позволяют более дифференцированно сравнить отношения видов к условиям среды, обобщенным в компоненты. Как следует из них, степень подобия экологических ниш серого хомячка и домового мыши в целом относительно всех компонент очень велика. Оба вида практически однозначно реагируют на изменения условий среды, обобщенных в первой компоненте (щебистость). Некоторая, но очень небольшая неоднозначность в отношениях к условиям среды выявляется по второй и в большей степени по третьей компонентам. Наиболее близко потребованиям к условиям среды к рассматриваемой паре видов стоит полуденная песчанка. Ее реакция на первую компоненту практически тождественна, но сходство в реакциях на остальные характеристики среды с рассмотренной выше парой видов уже не велико. Еще менее подобна в отношении к характеристикам среды большая песчанка. Ее отношение к среде практически тождественно отношению полуденной песчанки. Особенно сходна реакция двух песчанок на изменения условий среды, обобщенных в третьей компоненте (рыхлость грунта, содержание песка, развитие саксаула).

В соответствии с оценками подобия ниш можно утверждать, что серый хомячок и домовая мышь экологически изолированы от всех тушканчиков. Оптимумы их ниш соответствуют диаметрально противоположным условиям среды. В целом это справедливо и для песчанок. Однако экологические ниши мохноногого и сибирского тушканчиков примерно на 50% перекрываются с нишами песчанок.

В той же степени, что и у серого хомячка с домового мышью, подобны ниши двух видов тушканчиков: южнобайский и длинноухого. Ниши этих тушканчиков лишь наполовину перекрываются нишами сибирского и мохноногого тушканчиков. Наконец, ниши сибирского и мохноногого тушканчиков существенно сходны лишь по третьей компоненте и только частично перекрываются по двум другим.

Таким образом, по отношению к условиям среды имеем три пары видов, резко различающихся в своем размещении по всем компонентам. Промежуточное положение занимают два вида тушканчиков (сибирский, мохноногий), ниши которых в равной степени перекрываются с нишами двух других тушканчиков и песчанок. Точно также ниша полуденной песчанки за-

нимает как бы промежуточное положение между нишей большой песчанки с одной стороны и домового мыши и серого хомячка - с другой.

Таким образом, на качественном уровне размещение видов в экологическом пространстве обобщенных характеристик условий среды представляется достаточно наглядным.

Следует отметить, что в большинстве случаев отношение видов к разнотипным компонентам по знаку тождественно, т.е., если два вида одинаково или, напротив, противоположно взаиморазмещаются по одной компоненте, то сходным образом они размещаются и по другой. Однако имеются и исключения. Так, например, по отношению ко второй компоненте, определяющей в первую очередь распределение домового мыши и серого хомячка, ниша полуденной песчанки тяготеет к этим двум видам ($r = +0,3$; $r = +0,2$), а ниша большой песчанки, напротив, слабо отталкивается ($r = -0,1$). По отношению ко второй и третьей компонентам положение всех тушканчиков однозначно, а по отношению к первой - ниши мохноногого и сибирского тушканчиков не совпадают с нишами южнобайского и длинноухого тушканчиков. Правда, следует отметить, что все эти несовпадения выявляются при небольших значениях коэффициентов корреляции, отражающих подобие размещения ниш в пространстве характеристик среды.

В табл.10 приведена обобщенная характеристика отношений всех видов к трем компонентам среды. Кроме среднегеометрических значений мер чувствительности в ней приведен знак, отражающий область размещения вида по данной компоненте. Для каждой компоненты знак определен, исходя из положения ниши каждого вида по отношению к нишам видов, в первую очередь детерминируемых данной компонентой (см.табл.9). Так, например, первая компонента определяет в наибольшей степени южнобайского и длинноухого тушканчиков. Соответственно положение этих видов на компоненте отражается знаком "плюс". Ниша серого хомячка по данной компоненте практически полностью изолирована от ниш этих тушканчиков ($r = -0,5$). Соответственно положение этого вида на компоненте отображается знаком "минус". Таким образом, в упрощенной форме отображается взаимоположение видов по каждой координате. Обычно вид, занимающий область, близкую к середине координаты, имеет к ней в целом слабую чувствительность и, соответственно, знак отношения имеет меньшую определенность.

Фактически табл.10 представляет собой аналог основных таблиц факторных нагрузок, получаемых в методе главных компонент. Если считать, что компоненты X_1 , X_2 , X_3 есть некоторые факторы, изменяющиеся в диапазоне от нуля до единицы, то соответственно можно записать линейную функцию, описывающую положение каждого вида в координатах трехмерного пространства. Например, Y_1 (серый хомячок) = $-0,09 (1 - X_1) + 0,27 X_2 + 0,07 X_3$.

Таким образом, фактически построена линейная модель обобщенного экологического пространства. Положение вида в каждой точке простран-

ства описывается в условных единицах, которые прямо связаны с мерами чувствительности. Если в первой части статьи при анализе встречаемости грызунов были сформулированы отношения видов к гипотетическим координатам – факторам пространства на языке двоичной алгебры, то в данном случае аналогичные отношения построены уже на основе анализа сопряженности распределения видов с реальными характеристиками среды, обобщенными в группы (компоненты). Две эти алгебраические линейные (в соответствии с принятой схемой анализа) системы вполне сопоставимы.

Т а б л и ц а 10

Коэффициенты чувствительности видов грызунов к трем компонентам среды (с учетом знака, отражающего особенности размещения видов по каждой из компонент)

Вид	Компоненты		
	I	2	3
Серый хомячок	-0,09	+0,27	+0,07
Домовая мышь	-0,10	+0,29	+0,13
Полуденная песчанка	-0,11	+0,04	+0,07
Большая песчанка	-0,06	(-)0,09	+0,21
Мохноногий тушканчик	(-)0,13	-0,06	(-)0,03
Сибирский тушканчик	-0,01	-0,03	-0,05
Южнобайский тушканчик	+0,35	-0,08	-0,04
Длинноухий тушканчик	+0,36	-0,06	-0,04

Так, для каждого вида можно определить область на компонентах X_1 , X_2 , X_3 оптимальную для любого вида. Эти области полностью сопоставимы с теми, которые получены при анализе совместной встречаемости.

Характер взаиморазмещения видов в многомерном пространстве можно получить, как уже было отмечено, рассмотрев векторные произведения коэффициентов чувствительности каждого вида по трем компонентам, представляющим собой косинусы углов между гиперплоскостями экологических ниш. Исследования допустимых углов пересечения гиперплоскостей ниш прямо связаны с задачами оценки условий равновесного сосуществования видов. В нашем случае (табл.8) углы между гиперплоскостями ниш меняются от 3 до 69°. Между видами, имеющими различные ведущие факторы, углы наклона составляют соответственно: домовая мышь – длинноухий тушканчик – 61°, серый хомячок – длинноухий тушканчик – 60°, домовая мышь – большая песчанка – 40°, серый хомячок – большая песчанка – 50°, большая песчанка – длинноухий тушканчик – 64°. Таким образом, ниши наиболее независимых пар видов взаимонаклонены друг к другу в среднем более, чем на 45°. Напротив, ниши видов, занимающих сходные местообитания, имеют малые углы взаимонаклона и соответственно существенно пересекаются.

Взаимоположение видов в многомерном экологическом пространстве можно отобразить несколькими способами, адекватными различным модельным представлениям.

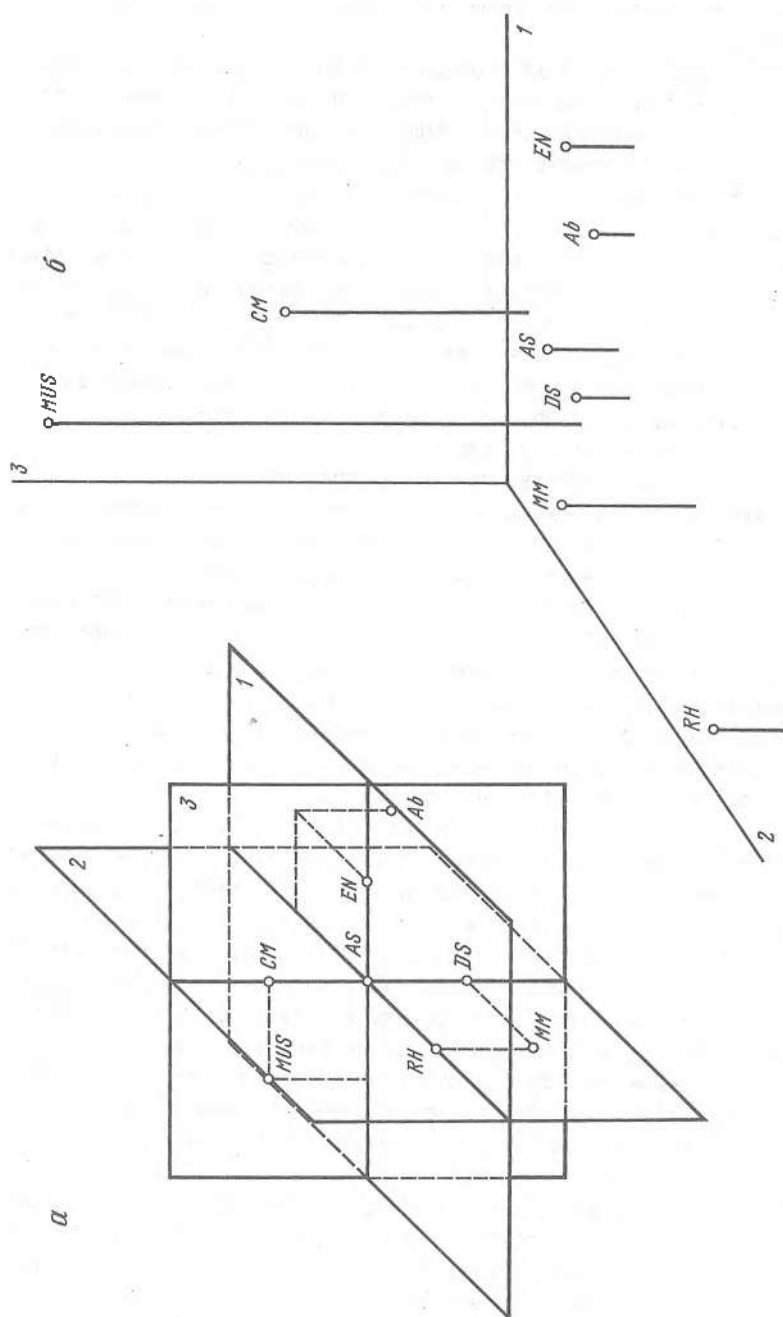
Одним из наглядных вариантов может быть построение, основывающееся на оценках евклидовых расстояний между парами видов в многомерном пространстве признаков. Такое отображение демонстрирует взаимоположение центров экологических ниш видов в пространстве трех компонент среды (рис.4б). Поскольку каждая компонента однозначно определяет один-два вида, положение всех видов по оси каждой из трех компонент может быть найдено путем откладывания расстояний Евклида от точки положения вида, однозначно определяющего данную компоненту. Сравнивая взаиморазмещение видов в пространстве, оси которого образованы тремя взаимозависимыми видами (см. результат обобщения построений на рис.2), и взаиморазмещение видов в пространстве трех компонент, образованных характеристиками среды обитания, можно видеть высокую степень изоморфизма двух отображений (см. рис.4а,б).

В настоящем сообщении не уделяется внимания специальному рассмотрению экологического содержания и способов измерения дистанций, объемов, ширины, перекрываний, экологических ниш. Этому достаточно сложному и дискуссионному вопросу посвящено значительное количество литературы, обсуждение которой выходит за границы настоящего сообщения.

Рассматриваемые методы направлены на конструктивное отображение экологических ниш в гипотетических многомерных пространствах на основе реальных наблюдений взаиморазмещения видов по состояниям различных характеристик среды. Особое внимание было уделено рассмотрению графических методов отображения экологических ниш, способствующих восприятию гипотетических многомерных пространств.

В конечном итоге продемонстрированы возможность исследования взаиморазмещения видов в многомерном пространстве на основе совместной встречаемости и независимый путь исследования взаиморазмещения тех же видов в координатах пространства, образованного характеристиками среды. И в том и в другом случае ниши описываются как в алгебраической, так и в геометрической форме. Использование условных распределений встречаемости видов по состояниям отдельных характеристик среды позволяет описать многомерную экологическую нишу каждого вида в показателях встречаемости. Соответственно на этой основе можно строить и прогнозные зоогеографические карты различного назначения, экологические карты, отображающие качество среды для одного или нескольких видов и т.п.

Все построения, рассматриваемые в настоящем сообщении, справедливы лишь при реальности аддитивных отношений. Иначе говоря, необходимо, чтобы совместное влияние факторов было бы простой суммой влияния факторов, отдельно взятых. Если отношения в существенной степени не аддитивны, то необходимо рассмотрение зависимостей объектов одновре-



Р и с. 4. Размещение центров ниш 8 видов грызунов в пространстве, образованном а) взаимнонезависимыми видами б) факторами среды

менно от двух, трех и большего числа факторов. Хотя такая задача существенно более громоздка, в принципе она вполне разрешима. Необходимо располагать лишь достаточно большим, а часто очень большим объемом материала (число наблюдений с реальной фиксацией объекта - сотни, общий объем наблюдений - тысячи). Сбор такого обширного материала - сложная задача, требующая формулировки ясных целей. Практика же показывает, что аддитивная часть отношений в природе достаточно содержательна и определяет, если не все, то многие существенные свойства любого объекта.

Результаты

Обратим внимание на существенную адекватность отображения экологических ниш на основе совместной встречаемости видов и на основе анализа отношений тех же видов к условиям среды.

На основе анализа встречаемости было высказано предположение о существовании четырех различных независимых факторов - компонент, определяющих размещение видов. На основе анализа отношений видов к условиям среды удалось идентифицировать только три компонента, но, очевидно, самые важные. Виды, практически однозначно определяемые каждой компонентой, оказались идентичными: 1) серый хомячок, домовая мышь; 2) большая песчанка; 3) южногобийский, длинноухий тушканчик. Таким образом, можно утверждать, что мы скорее всего имеем дело с трехкомпонентным экологическим пространством. Принципы размещения видов в этом пространстве в целом идентичны тем, что были получены на других объектах: каждому фактору - компоненте соответствует один - два зависящих от нее вида. Наряду с этим существуют виды со слабой зависимостью от всех факторов, или с одинаковой зависимостью от двух факторов. Такие виды более эврибонтны, и в своем распространении занимают как бы промежуточное положение относительно зависимых видов.

Особенностью рассматриваемого сообщества является то, что не существует пар видов, которые зависят в равной степени от одного ведущего фактора, использовали бы соответственно в равной мере его различные области. Это значит, что значительная часть пространства факторов используется неполностью.

Наибольшее разнообразие видов концентрируется в условиях типичных среднеазиатских супесчаных пустынь, соответствующих пролювиальным сайровым межсочным долинам Заалтайской Гоби. Эти условия являются своеобразным общим оптимумом для полуденной песчанки, большой песчанки, мохноногого и сибирского тушканчиков. В эти же условия проникает серый хомячок и в большей степени виды гомад (южногобийский и длинноухий тушканчик). Как и при анализе совместной встречаемости, так и при исследовании размещения видов по факторам среды выделяют пары видов, устойчиво занимающие сходные местообитания и встречающиеся совместно. То, что их совместное размещение хорошо описывается подобным отношением к условиям среды и одновременно положительной

совместной встречаемостью, позволяет говорить об устойчивости подобных территориальных сочетаний пар видов. Это серый хомячок и домовая мышь, гобийский тушканчик, в меньшей степени большая песчанка и полуденная песчанка. Конечно, нельзя говорить, что пространственные ниши этих видов абсолютно подобны, однако, сходство между ними весьма значительное. Отметим, что разные отображения дают несколько различные оценки этого сходства. Так углы пересечения ниш у серого хомячка и домовой мыши очень малы (10^0), а расстояния в евклидовом пространстве между центрами ниш (см.рис.4) довольно значительны.

Можно полагать, что сосуществование двух видов тушканчиков на гаммадах плакоров определяется их существенно разными пищевыми связями: длинноухий тушканчик является специализированным насекомоядным животным, южногобийский тушканчик имеет четко выраженное смешанное питание (Роговин, Суков, 1986). Пищевая дифференциация полуденной и большой песчанок также значительна (Роговин, Суков, 1986). Кроме того, эти виды различаются по суточной активности. Да и подобие местообитаний здесь не так уж велико.

С чисто трофических позиций нельзя объяснить совместное обитание серого хомячка и домовой мыши. Пространственная ниша серого хомячка существенно шире ниши домовой мыши, причем вторая практически полностью вложена в первую. Однако, в отличие от серого хомячка оптимум экологических условий домовой мыши лежит в области высокого проективного покрытия чия, а оптимум хомячка - высокого проективного покрытия софоры. Возможно, что в летний период с достаточным количеством кормов имеющееся разделение трофических ниш и местообитаний обеспечивает их совместное равновесное существование. Однако, наблюдаемые отношения заставляют все-таки предполагать возможность возникновения антагонистических отношений между этими видами, по крайней мере, при общем ухудшении среды и уменьшении обилия ресурсов. Об этом свидетельствует относительно низкая положительная величина сопряженности видов по их совместной встречаемости при значительной величине подобия видов по отношению к характеристикам местообитания.

Рассматривая условия совместного обитания видов, мы могли лишь выдвинуть более или менее реалистичные гипотезы, объясняющие наблюдаемые факты. В рамках конкретного анализа для доказательства этих гипотез нет никаких оснований. Мы можем лишь констатировать факт однозначного соответствия отношений пар видов к факторам среды и их совместной встречаемости.

Наряду с хорошими соответствиями результатов анализа совместной встречаемости и размещения видов в пространстве характеристик среды наблюдаются и существенные несоответствия. Основная их часть связана с разным положением сибирского тушканчика в двух системах отображения экологического пространства. В первом случае сибирский тушканчик связывается с независимой специфичной для него компонентой, опреде-

лящей наряду с другими размещение и мохноногого и южнообийского тушканчиков. Из рассмотрения отношений к условиям среды следует, что сибирский тушканчик должен быть в своем размещении практически независим от мохноногого и южнообийского тушканчиков. Таким образом, результаты двух вариантов анализа в этом случае противоречат друг другу. По отношению к местообитаниям виды должны быть независимы друг от друга, а реальная их совместная встречаемость значительно выше той, которая имела бы место при истинности гипотезы независимости. В рамках применяемого метода для этого факта не может быть объяснений. Мы можем констатировать достоверное несоответствие двух способов отображения одного и того же объекта, но доказать причину в принципе не можем. Возможно лишь сформулировать гипотезу. Основой для нее может быть очевидное утверждение, что размерность пространства, оцениваемая на основе встречаемости, выше размерности, полученной при исследовании взаиморазмещения видов. Соответственно можно полагать, что существуют какие-то факторы, определяющие размещение и не зависящие от территории. Такими факторами могут быть прежде всего биосоциальные отношения.

Можно предположить, что более подвижный сибирский тушканчик легче находит кормушки и потому чаще встречается с другими видами, чем это определялось бы местообитанием. Действительно, численность сибирского тушканчика крайне неустойчива в условиях крайне аридных пустынь Монголии. Оптимум экологических условий вида (судя по максимальным плотностям населения) лежит в подзоне северных, остепненных пустынь с их значительно более высокой и устойчивой продуктивностью кормовой базы. Особенности поведения сибирского тушканчика могут объясняться малой кормностью мест его обитания в обследованном нами районе после незначительного подъема его численности в предыдущем году. Этому не противоречит и общая низкая зависимость сибирского тушканчика от всех факторов среды. Однако, если это так, то сибирский тушканчик должен был бы встречаться с повышенной частотой не только с южнообийским, но и с длинноухим тушканчиком. В действительности же он в своем размещении независим от длинноухого. Таким образом, сибирский тушканчик тяготеет к двум взаимозамещающим в пространстве друг друга мохноному и южнообийскому тушканчикам. Следовательно, можно предположить, что действует не только фактор "кормушки", но и, возможно, межвидовые связи.

Однако для доказательства этих гипотез необходимо проводить специальные исследования. Здесь же мы можем утверждать, что совместная встречаемость тушканчиков определяется не только разными отношениями к местообитаниям, но существует еще один важный независимый фактор.

Между совместной встречаемостью и отношениями видов к условиям среды существует еще одно существенное несоответствие. Длинноухий тушканчик по своей совместной встречаемости практически независим от серого хомячка (при уровне значимости $P > 0,95$). Точно также должен быть независим от серого хомячка и подобный ему в распределении

жужжогобийский тушканчик. Однако, последний с хомячком совместно не встречается. Оба тушканчика занимают существенно отличные от серого хомячка местообитания и по всем компонентам их ниши существенно различны. Эти различия усугубляются сопряженностью щелбиистости почв с другими факторами. Например, при высокой щелбиистости развитие растительности весьма ограничено. Из двух сходных видов один жужжогобийский тушканчик в полном соответствии с отношениями к условиям среды избегает серого хомячка, а другой независим от него. Возможно, что подобного рода несоответствия объясняются особенностями сопряженности отдельных состояний различных факторов. Проверить это можно лишь при анализе двухфакторных планов. Каких-либо содержательных гипотез о причинах такого несоответствия предложить не удастся.

Таким образом, хотя в целом соответствие результатов двух видов анализа велико, отмечаются несовпадения, часть из которых может иметь содержательный характер.

Рассмотренные нами методические приемы анализа позволяют наглядно отобразить и обобщить сложные многофакторные отношения, сводя их к трех-четырефакторным генеральным планам. В полученных формализованных экологических пространствах могут быть исследованы правила упаковки видов, оценена плотность упаковки, выявлены относительно незанятые области пространства и т.п.

Однако, наиболее интересные результаты можно получить при сравнении наблюдений, осуществленных над сходными объектами в различных регионах. Даже небольшое число исследований такого рода дает основание полагать, что в самых разнообразных условиях некоторые важные, принципиальные черты организации сообществ останутся неизменными. С другой стороны, можно ожидать закономерного изменения некоторых важных черт и параметров сообществ в зависимости от изменений условий среды. Так, например, можно полагать, что плотность упаковки будет увеличиваться с улучшением ресурсной базы сообщества, в то время как размерность пространства не будет претерпевать существенных изменений.

Закономерности отношения видов к условиям среды заставляют полагать, что при прочих равных условиях вид будет вести себя как относительно эврибионтный в условиях своего экологического оптимума и как специализированный у экологических границ своего распространения по какому-либо существенному фактору. Если же границы определяются совместным действием нескольких факторов, то размещение вида в пространстве будет демонстрировать его эврибионтность.

Сейчас, по-видимому, преждевременно формулировать перечень такого рода отношений. Только накопление реального материала, собираемого по одной схеме для разных экологических групп и условий, создаст необходимый базис для конструктивного анализа реальных отношений и исследования их соответствий предположениям, вытекающим из общих теоретических соображений.

Л и т е р а т у р а

- А б р о с о в Н. С. О трофическом механизме регуляции видовой структуры сообщества микроводорослей // Тез. докл. XII Междунар. ботанического конгресса. Л.: Наука, 1975, 176 с.
- А б р о с о в Н. С., К о в р о в Б. Г., Ч е р е п а н о в О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука, 1982. 301 с.
- Д е г е р м е н д ж и А. Г. Проблема сосуществования проточных популяций // Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1981, с.5-20.
- Д ж е ф ф е р с Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981, 252 с.
- К у л ь б а к С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967, 408 с.
- С в и р е ж е в Ю. М., Л о г о ф е т Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 352 с.
- С к у л к и н В. С. Применение итерационной процедуры при классификации растительности // Ботан. журн., 1978, 63,6, с.852-864.
- С о к о л о в В. Е., П у з а ч е н к о Ю. Г., Ч е р н о в Ю. И. Фундаментальные положения экологии в связи с задачами биосферных заповедников // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пушкино, 1982, с.5-35.
- П у з а ч е н к о Ю. Г., К о ш к и н а А. К. Применение конъюнкции при анализе условий обитания ондатры и прогнозирование ее оптимальной численности // Матер. совещания: Современные проблемы изучения динамики численности животных. М.: Наука, 1964.
- П у з а ч е н к о Ю. Г., М о ш к и н А. В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки и техники. Медицинская география. М.: Наука, 1969, с.3-52.
- П у з а ч е н к о Ю. Г., С к у л к и н В. С. Принципиальная схема организации фитоценозов // Тез. докл. XII Междунар. ботанического конгресса. Л.: Наука, 1975, 198 с.
- П у з а ч е н к о Ю. Г., С к у л к и н В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. М.: Наука, 1981, 375 с.
- Р о г о в и н К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.14, М.: ВИНТИ, 1986, с.71-126.
- Р о г о в и н К. А., С у р о в А. В. Питание грызунов млекопитающих Заалтайской Гоби МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1986, с.183-184.
- Р о г о в и н К. А., К у л и к о в В. Ф., С у р о в А. В., В а с и л ь е в а Н. Ю. Организация сообществ пустынных грызунов Заалтайской Гоби Монголии. 1. Основные черты экологии // Зоол. журн., 1987, 66,3, с.418-429.
- Р о г о в и н К. А., С у р о в А. В. Организация сообществ пустынных грызунов Заалтайской Гоби Монголии. 2. Анализ структуры сообществ // Зоол. журн., 1987, 66,4, с.567-578.
- Ш е н б р о т Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.14. М.: ВИНТИ, 1986, с.5-70.
- Я б л о н с к и й С. В. Введение в дискретную математику. М.: Наука, 1986, 383 с.
- D i s e L. R. Natural communities. Univ. Michigan Press, Ann Arbor., 1952, 547 p.

- Hutchinson G. E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. // Quant. Biol., 1957, 22, 415-427 p.
- May R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press., Princeton, N.Y., 1973, 265 p.
- May R. M. (Ed.) Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell, Oxford, 1976, 317 p.
- MacArthur R. H. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row, N.Y., 1972, 269 p.
- MacArthur R. H., Levins R. The limiting similarity, convergence of coexisting species // Amer. Natur., 1967, 101, p.377-385.
- Pianka E. R. Niche relations of desert lizards // Ecology and evolution of communities (M.Cody & J.M.Diamond, eds). Harvard Univ. Press, Cambridge, 1975, p.292-314.
- Shoener T. W. Resource partitioning in ecological communities // Science, 1974, 185, p.27-39.
- Simberloff D. The status of competition theory in ecology // Ann. Zool. Fennici, 1982, 19, p.241-253.
- Simberloff D., Boecklen W. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // Evolution, 1981, 35, p.1206-1228.
- Wiens J. A. On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules // Ann. Zool. Fennici, 1982, 19, p.297-308.

УДК 574.4.001.573

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ МАСШТАБЫ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ
И МОДЕЛИРОВАНИИ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ
Сысуев В.В.

Институт эволюционной морфологии и экологии
животных им. А.Н. Северцова АН СССР, Москва

Введение

Пространственно-временная иерархия — основополагающий принцип общей теории систем. В природе объективно выделяются пространственные системы различного иерархического уровня, поэтому не случайно в советской физической географии достаточно давно общепринятыми являются представления о том, что земная поверхность дифференцирована на сложные геосистемы (природно-территориальные комплексы) разного таксономического (иерархического) уровня (Гвоздецкий, 1973, Сочава, 1975, Раман, 1976 и др.). Правда, в вопросах о том, чем обусловлена сущность и что, следовательно, надо принимать за элементарные единицы классификации, единства до сих пор не существует — имеется три основных подхода к физико-географической дифференциации: генетический, типологический и функциональный. В первом подходе основное внимание обращается на происхождение, во втором — подчеркивается свойство единообразия присущее природе на известном пространстве земной поверхности, в третьем ориентируются на механизмы функционирования объекта как целого (Ретек, 1975). Эти подходы с разных сторон отражают многооб-

разную природную действительность и фактически дополняют друг друга. По сути дела классификация и физико-географическое районирование (на основе последовательного и логичного применения любого из подходов) не что иное, как сложный процесс создания модели пространственной организации ландшафтной оболочки. Различные методы обработки натурных, картографических и аэрокосмических материалов исследований показали, что размеры двух соподчиненных геосистем в среднем различаются в 3-5 раз (Виноградов, 1984; Пузаченко, 1985). В качестве временного масштаба в природных системах принимается их характерное время, соответствующее времени релаксации, т.е. времени, которое необходимо системе для восстановления равновесия после возмущения. Возмущающими "внешними" воздействиями являются изменения условий или свойств иерархически более высокой системы, в которую входит рассматриваемая система. Соотношение характерных времен процессов в природных системах связана с соотношением их пространственных размеров и также составляет 2-5 (Пузаченко, 1985). Необходимость учета временного аспекта остро проявилась в проблемах соотношения принципа актуальности процессов и наличия реликтовых свойств и образований в природных системах (почва-память, почва-момент, филоценогенез, история биогеоценозов и т.д.).

Поскольку основными целями моделирования являются описание структуры и поведения системы в настоящем и предсказание ее структуры и поведения в будущем, то проблемы четкого выделения иерархии гео- и экосистем и системообразующих процессов неизбежно проявились и при развитии методов математического моделирования природных процессов и объектов. Первоначально иерархичность природных систем удавалось легко описать, используя блочный принцип построения имитационных моделей, вводя в каждом блоке свою независимую пространственно-временную сетку. При переходе к более высокому иерархическому уровню производилось просто интегрирование более мелких уровней по пространству и времени. Стремление к более подробному и адекватному описанию реальных экосистем с включением процессов нескольких иерархических уровней привело к созданию сложных имитационных моделей. Однако простым интегрированием сколь угодно большого числа мелких систем нельзя получить новый иерархический уровень, имеющий качественные отличия от составляющих его более мелких систем. Поэтому любой результат в таких сложных моделях дается с большим трудом и зачастую только при наличии корректных комплексных натурных исследований, позволяющих идентифицировать, оптимизировать или просто подогнать многочисленные эмпирические коэффициенты. Отсутствие таких модельноориентированных экспериментов заставляет исследователей наряду с подробными иерархическими моделями экосистем развивать так называемые "минимальные" модели, охватывающие небольшое число агрегированных переменных и поэтому допускающие аналитическое исследование (Мойсеев, 1981, Воинов, Тонких, 1985 и др.). Естественно, что такие "минимальные" модели не могут учесть все многообразие и сложность природных систем и их откликов на те или

инные возмущения, но, выделяя наиболее существенные стороны функционирования, они очень полезны в формировании модельного мышления - мышления скоростями, процессами, отношениями, поскольку сводят рассмотрение множества состояний к наглядному рассмотрению наиболее общих качественных отношений между состояниями и компонентами. Трудности еще больше возрастают при моделировании биосистем, поскольку в этом случае необходимо описывать еще и процессы саморазвития, свойственные самой среде. Эти процессы могут быть сопоставимы по пространственно-временным масштабам с экосистемой и поэтому существенно определять процессы ее развития.

Таким образом, в настоящее время сложилось некоторое несоответствие между разработкой математических моделей частных природных процессов и экосистем и возможностью приложения этих моделей в практику планирования и инженерного проектирования. С одной стороны, имеется и продолжает увеличиваться и "совершенствоваться" набор разнообразных математических моделей, либо совсем не идентифицированных по специальным экспериментам, либо настроенных по одному - двум субъективно выбранным исследованиям. Естественно, что такие модели изобилуют слабо обоснованными гипотезами и предположениями, принимаемыми априори взамен недостающих фактов и зависимостей. С другой стороны, накоплено и продолжает накапливаться огромное количество фактического эмпирического материала, который страдает либо отрывочностью и отсутствием необходимой комплексности, либо методическим несовершенством, вследствие чего несоответствующего задачам моделирования и построения физико-математической теории. Такой материал, как правило, остается слабо обобщенным, а его научная ценность не велика. По-видимому, назрела острая необходимость овладения теоретическими физико-математическими идеями широкими слоями специалистов и переосмысления на основе этих идей методологии и методик исследования процессов в гео- и экосистемах. Ясно, что грамотные целенаправленные исследования конкретных природных процессов могут осуществить лишь специалисты, знакомые с фактическим материалом и в совершенстве владеющие идейным багажом своей отрасли знаний. Однако только широкое использование узкими специалистами физико-математических концепций позволяет унифицировать методы и результаты исследований, резко повысить эффективность работ, создавать обобщенные теоретические построения, надежно прогнозировать состояние и развитие гео- и экосистем, применять результаты исследований в практике инженерного проектирования и т.п. Отсутствие такого физико-математического подхода в широкой среде исследователей и привело в настоящее время к острому дефициту методик и результатов комплексных модельно ориентированных экспериментов и исследований экологических и биогеоэкологических систем.

Несомненно, что первым шагом к освоению физико-математических концепций должно быть строгое упорядочивание объектов исследований - необходима выработка объективных физически обоснованных принципов одно-

иначного дифференцирования и агрегирования огромного многообразия природных систем и процессов. По-видимому, было бы целесообразно выпустить справочник по классификациям различных природных объектов, начиная от классификаций минералов, горных пород, растительных и живых организмов и кончая классификациями гео- и экосистем по типу того, как это сделано в геологии (Геологические тела, 1986, Иерархия геологических тел, 1978 и др.). Немаловажными являются также вопросы создания приборной базы и методик исследований, адекватных различным иерархическим уровням исследуемых процессов и систем: при физико-математическом подходе сравнительные характеристики не удовлетворительны — необходимо абсолютно точно знать, что и на каком уровне геосистемы мы измеряем.

Формализация структуры и выделение элементарных геосистем

Для того, чтобы определить исследуемую систему, прежде всего необходимо выделить ее элементарную составную часть, поскольку состояние любой сложной системы определяется через состояния ее составных частей. Естественно считать элементарной составной частью объекта такую ее структурную единицу, которая в рассматриваемом круге явлений не разрушается и не деформируется (не изменяется) существенным образом.

Наиболее простым модельным представлением для описания структуры объектов и тел является вводимое в теоретической механике понятие материальной точки (частицы) и абсолютно твердого тела. При изучении движения тела как целого материальной точкой (частицей) называют такое тело, размеры, форма и другие структурные свойства которого, а также протекающие в нем процессы в пределах точности измерений не влияют на движение тела как целого (Астахов, 1977). Множество материальных точек образует абсолютно твердое тело в тех случаях, когда его отдельные части остаются неподвижными друг относительно друга. Используя концепцию абсолютно твердого тела, мы тем самым реальное тело, имеющее сложнейшую атомную структуру и обладающее многочисленными свойствами: механическими (пластичность, прочность и т.п.), тепловыми (теплоемкость, тепловое расширение и т.п.), электрическими и многими другими, заменяем на упрощенную модель, лишенную почти всех этих свойств. И тем не менее эти сверхупрощенные модели имеют обширнейшую область применения: почти вся теоретическая механика основана на моделях материальной точки и абсолютно твердого тела (Астахов, 1977).

Продемонстрируем возможность выделения иерархии материальных структурных единиц на примере почвы — одного из самых сложных природных биокосных тел. В наиболее полном виде уровни организации "микроморфологии" (взято в кавычки для отличия от физического понимания микромира) почвы были предложены Брером (Brewer, 1964). За исходные еди-

ницы организации почвы принимается простейший индивидуальный почвенный агрегат — пед, состоящий из сгруппированных первичных частиц и отделенный от прилегающих педов поверхностями с ослабленными связями, такими как естественные поры различного происхождения или пленки на поверхности агрегатов.

Простейшие педы первого порядка могут объединяться в более сложные педы второго порядка, которые в свою очередь могут объединяться в педы третьего порядка. Очень часто границами педов первых порядков служат трещины усыхания. Педы порядков выше третьего встречаются очень редко (Парфенова, Ярилова, 1977), и трещины, разделяющие педы третьего порядка, являются уже элементами мезоморфологии почв — они сами могут быть заполнены педами первых порядков, неагрегированными материалом почвенного скелета и различными почвенными образованиями. Эти трещины могут пронизывать почву вглубь на несколько почвенных горизонтов. Поэтому естественно, что для большинства почв без учета структуры и агрегатного сложения не удастся и математически корректно описать миграцию растворов, особенно в реальных полевых почвах и лабораторных экспериментах на монолитах с ненарушенной структурой (Biggar, Nielsen, 1976). Только рассматривая почвенную матрицу, состоящую из активной и пассивной зон, и моделируя миграцию растворов в магистральных трещинах-каналах и тупиковых трещинах с учетом процессов сорбции-десорбции на границах раздела фаз в каждой зоне, удастся приблизить характер теоретических выходных кривых к экспериментально наблюдающимся (Genuchten M.T. van et al., 1976, Сысуев, 1986).

Таким образом, при исследовании быстро протекающих процессов, таких как гравитационная фильтрация почвенных растворов, жизнедеятельность популяций почвенных микроорганизмов, поглощение влаги корневыми системами и т.п. (табл. I) педы могут рассматриваться в качестве аналога понятия твердого тела, поскольку происходят, главным образом, по трещинам различного порядка и зонам ослабленных связей между структурными отдельностями почв. При наличии процессов увлажнения-иссушения и промерзания-протаивания, т.е. когда имеются перемещения в минеральной матрице почв и происходит собственно агрегирование частиц с образованием структурных отдельностей, лишь педы первого порядка и то, весьма условно, можно рассматривать в качестве аналога абсолютно твердого тела — для более корректного описания необходимо использовать модели вязко-пластичного, упруго-пластичного, либо еще более сложного тела. В результате, описание процессов миграции влаги и химических веществ при нестационарных режимах фильтрации, например, при подтягивании влаги к фронтам иссушения и промерзания значительно усложняется. Для процессов матричной достройки глинистых высокодисперсных минералов, процессов выщелачивания, растворения и метасоматоза первичных кристаллических минералов, т.е. медленной перестройки почвенной минеральной матрицы педы вообще не могут рассматриваться в ка-

честве аналога твердого тела — мы переходим на уровень отдельных минералов.

Во многих суглинисто-глинистых почвах вертикальная трещинная сеть с внутритрещинной массой (ВТМ) и мектрещинной массой (МТМ) представляет собой особые морфологические элементы почвенного тела. Резкое отличие морфологических, физико-химических и химических свойств ВТМ от МТМ в одном и том же почвенном горизонте, обусловленное усиленной миграцией влаги, растворов и суспензий, концентрацией корней именно по трещинам, заставляет выделять во многих почвах наряду с почвенными горизонтами — горизонтальными почвенными морфонами — вертикальные почвенные морфоны, названные В.О. Таргульяном и Л.К. Целищевой вертонами (Таргульян, Целищева, 1983). Это структурное понятие по существу является переходом от описания структуры почвы в точке (почвенном профиле) к описанию структуры почвенного покрова, к почве как трехмерному структурному образованию ландшафтного или геосистемного уровня. Дальнейшим логическим обобщением может стать понятие педона, введенное американскими почвоведом в "Всеобщей системе классификации почв, 7-е приближение" в 1960 г. (цит. по Фридланд, 1972). Педон представляет собой небольшой объем почвы, начинающийся с земной поверхности и включающий в себя все горизонты. В таком виде определение страдает расплывчатостью — явно не хватает мезоморфологических представлений для выделения собственно педона и для перехода от педона к полипедону.

Введение понятия вертикальных почвенных мезоструктур сразу делает это понятие определенным: естественными границами педона являются вертикальные трещины, которые пересекаются и разбивают почву на отдельные трехмерные блоки. Более крупные комплексы, состоящие из нескольких смежных педонов, могут образовывать педоны второго и более высоких порядков, которые в таком понимании не совпадают с понятием полипедона седьмого приближения. Естественными границами педонов различного порядка могут быть, например, реликтовые морозобойные трещины, которые отражаются уже в микро- и мезорельефе поверхности (Бердников, 1976), трещины тектонического происхождения и другие геоморфологические границы. Дальнейшее обобщение пространственных почвенных образований проводится в специальном разделе почвоведения, называемом "структура почвенного покрова".

Основным понятием структуры почвенного покрова является понятие элементарного почвенного ареала (ЭПА), являющегося почвенно-географической единицей. ЭПА могут состоять из одного или нескольких педонов различного порядка. Чередования в пространстве в той или иной степени генетически связанных ЭПА образуют почвенный покров, т.е. трехмерное тело, горизонтальное простираение которого определяется простираемостью почв на рассматриваемой территории, а вертикальное — мощностью почв (Фридланд, 1972). Хочется подчеркнуть, что для создания иерархии почвенных тел не понадобилось введения никаких новых искусственных или дополнительных понятий: все понятия уже созданы ранее

при исследованиях почв в разных целях и на разных уровнях детальности, т.е. на разных иерархических уровнях исследователями автоматически выделялись элементарные объекты, поскольку они реально существуют в природе.

Близки к ЭПА понятия элементарного ландшафта Б.Б.Полынова и биогеоценоза В.Н.Сукачева, однако они относятся к более комплексным образованиям (в которых почвенный покров является лишь одним из компонентов, горизонтом коры выветривания) и являются в соответствии с определением элементарными, т.е. не делящимися далее, геосистемами. "Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющих свою специфику взаимодействия слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющих собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении развития" (Сукачев, 1972, с.329). Элементарный ландшафт — "определенный элемент рельефа, сложенный одной породой или наносом и покрытый в каждый отдельный момент своего существования определенным растительным сообществом. Все эти условия создают определенную разность почвы и свидетельствуют об одинаковом на протяжении элементарного ландшафта развитии взаимодействия между горными породами и организмами" (Полынов, 1953, с.35). Оба эти понятия весьма близки, если не идентичны, хотя к ним пришли разные ученые, отталкиваясь от разных исходных предположений и ставя во главу рассмотрения разные компоненты и разные процессы в природных системах. В обоих случаях речь идет о выделении наименьших системных единиц, характеризующихся прежде всего однородностью взаимодействия основных составляющих компонентов (безотносительно того, включаются или нет некоторые компоненты в число основных). Особенностью этих элементарных геосистем является то, что для них не выявлены (по крайней мере пока) единые внутренние физические механизмы, ограничивающие их площадные размеры; в связи с чем при отнесении какого-либо участка земной поверхности к элементарному ландшафту необходимо учитывать возможность, хотя бы мысленную, распространения данного элементарного ландшафта на значительно большую площадь (Перельман, 1966). Поэтому большой опыт элементаризации геосистем, который накоплен в геоморфологии и гидрологии, может быть очень полезным и в биогеоценологии. А.Н.Ласточкин (1987) обобщил все подходы к формализации выделения геоморфологических систем и предложил достаточно строгие и однозначные принципы выделения основных структурных элементов земной поверхности (ЭП). Как и любая сложная поверхность, ЭП может состоять из точечных элементов — характерных точек (ХТ) и одномерных (линейных) элементов — структурных линий (СЛ), которые выделяются по признаку экстремальности в них важнейших показателей ЭП,

а также заключенных между ними двумерных (площадных) элементов – собственно элементарных поверхностей (ЭП).

Основными показателями ЭП являются: 1) абсолютная высота (глубина) в виде непрерывной функции $H(X,Y)$ плановых координат X и Y ; 2) первая производная от этой функции $H^I(X,Y)$ – градиент функции, модуль которого $|H^I(X,Y)|$ очень часто фигурирует в виде уклонов; 3) вторая производная $H^{II}(X,Y)$, характеризующая выпуклость и вогнутость перегибов ЭП. Структурные линии рассматриваются в качестве геометрического места точек, в которых основные показатели характеризуются экстремальными значениями по отношению к соседним достаточно близко расположенным точкам на перпендикулярах, восстановленных к СЛ: по экстремумам функции $H(X,Y)$ выделяются гребневые и килевые линии – СЛ первого порядка; по экстремумам $H^I(X,Y)$ – линии максимальных и минимальных уклонов – СЛ второго порядка; по экстремумам $H^{II}(X,Y)$ – линии выпуклых и вогнутых перегибов – СЛ третьего порядка. Характерные точки вводятся естественным образом как точечные элементы всевозможных пересечений и сочленений СЛ перечисленных шести видов. Выделение и систематизация ЭП проводится в соответствии с ограничивающими их СЛ и ХТ. По способу выделения ЭП разделяются на ограниченные СЛ с двух сторон (сверху и снизу): пригребневые, прикилевые и все собственно склоновые ЭП, и ограниченные СЛ только с одной стороны (сверху или снизу): привершинные, плосковершинные ЭП, днища бессточных котловин и т.п. В цитируемой работе на основе метода полной группы проведены подробная классификация и индексация всех возможных СЛ, ХТ и ЭП, принципиально возможные соотношения между ними, встречающиеся в рельефе, а также способы и некоторые алгоритмы их выделения.

В связи с тем, что используются только формализованные элементы, вполне реально полностью автоматизировать процесс картографической элементаризации земной поверхности. Поскольку в таком формализованном виде степень элементаризации всегда находится в прямой зависимости от масштабного уровня исследований и качества первичного картографического материала, первостепенное значение приобретают вопросы необходимой детальности исходных материалов и привязки конкретных биогеоценозов к выделенным ЭП.

Феноменология и интерпретация пространственно-временных структур

Возвращаясь к вопросам выделения геосистем, необходимо подчеркнуть важнейшее значение обратных связей в формировании относительной стабильности структуры, ее целостности. Рассматривая реакцию системы на внешнее воздействие, мы можем, прежде всего, наблюдать, что она направлена на смягчение "неблагоприятных" последствий. "Неблагоприятных" взято в кавычки, поскольку корректно понятие применение только к биосистемам в чистом виде, так как живые организмы (и их сообщества)

могут существовать только в пределах некоего диапазона внешних условий и внутренних параметров самого организма. Поэтому, чтобы выжить, организм должен сохранить свою стабильность (или гомеостаз), а последствия неблагоприятных воздействий свести к минимуму с помощью обратных связей — реакций организма на изменение среды.

Естественно, чем больше обратных связей, чем более они дублированы, т.е. чем более сложна система, тем более она стабильна. В работе (Хомяков, 1983) приведен пример абиотической сложной системы с обратными связями. Этот пример интересен с разных точек зрения, в том числе и тем, что выводы получены автором при помощи физико-математического моделирования процессов формирования морфосистем, а конкретно взаимодействия волнового поля на морском мелководье с рельефом береговой зоны. При моделировании выяснилось, что вследствие наличия пляжевых фестонов (форм рельефа с характерными размерами в несколько десятков метров) и наведенной ими неоднородности волнового поля, существует резкая неоднородность вдоль берегового потока наносов. На фоне незначительного переноса за пределы системы происходит формирование местных зон размыва и аккумуляции наносов, что приводит к перемещению положения пляжевых фестонов (причем, совсем не обязательно всегда в одном и том же направлении).

Таким образом, резкое усиление волнового поля совсем не приводит к усилению фонового размыва пляжа — происходит лишь увеличение амплитуды и уменьшение периода ритмического колебания пляжных фестонов. Береговая полоса "подстраивается" к волнению так, что значительная часть его энергии расходуется на ритмические перестройки более мелких форм рельефа, уменьшая тем самым возможность уничтожения самой системы в целом. Аналогичным образом действует система плесов-перекатов речного русла, в значительной степени погашая эрозионную энергию потока, за счет расхода части его несущей способности на поддержание колебательных движений перекатов. Эти примеры выявляют характерную черту геосистем с обратными связями — наличие в них свойств колебательных систем, а, следовательно, возможность исследования их с позиции теории колебаний. Это убедительно продемонстрировано в работе Ю.Г.Пузаченко (1985).

В основе одного из важнейших положений статистической физики — второго закона термодинамики — лежит опытный факт, который показывает, что всякая ограниченная по размерам и замкнутая макросистема (т.е. система, состоящая из очень большого числа частиц) рано или поздно переходит в равновесное состояние, в котором отсутствуют любые макроскопические движения в системе и имеет место постоянство во всех точках всех макроскопических характеристик (таких как температура, давление и др.). Самопроизвольный переход системы к равновесному состоянию называется релаксацией, а длительность этого переходного процесса — временем релаксации. Время релаксации зависит только от

свойств самой системы, поэтому его еще называют характерным временем и используют в качестве временного масштаба в природных системах. Если в ходе процесса изменения система в каждый момент времени находится в равновесном состоянии, то процесс называется равновесным.

Например, рассмотрим сжатие газа в цилиндре под действием поршня. При движении поршня у его поверхности плотность газа увеличивается. Поэтому, в принципе, состояния газа при сжатии не равновесны. Однако, если уплотнение не велико, захватывает малую часть вещества и рассасывается значительно быстрее, чем поршень проходит расстояние, равное толщине более плотного слоя газа, то отклонениями от равновесия можно пренебречь. Другой пример: если системе сообщается теплота через одну из ее границ так, что она практически мгновенно рассеивается по всему объему, то температура в каждой точке будет одинаковой и равновесие сохранится, т.е. любой достаточно медленный процесс всегда близок к равновесному. Если изменения внешних условий (т.е. изменение условий и свойств иерархически более высокой системы) во времени соизмеримы со временем релаксации системы, то процесс изменения системы будет неравновесным: система быстро, а, главное, необратимо изменяет свое состояние.

Так, если средняя продолжительность жизни деревьев, вышедших в полог леса, соизмерима с циклическими колебаниями климата, и засушливые периоды с высокой вероятностью приходятся на время старения леса, то естественный распад древостоя резко усиливается, что, в свою очередь, усиливает всплески численности фитофагов и (или) способствует возникновению пожаров. Причем этот процесс действительно необратим, так как допустим лишь переход от вторичных сообществ к первичным, а не наоборот. Если же изменения климата происходят медленно, причем настолько, что сукцессионные преобразования конкретных фитоценозов могли бы произойти по крайней мере несколько раз, то процесс изменения растительности будет точно соответствовать понятию равновесного.

Поскольку равновесие системы определяется равновесием ее частей и каждой части относительно целой системы, то времена релаксации частей системы должны быть существенно меньше характерного времени системы в целом. Так как размер системы в общем случае определяется числом ее частей, то соответственно средний размер системы должен быть больше размера частей примерно на столько же, на сколько больше время ее релаксации, т.е. мы автоматически получаем обязательность взаимосвязи пространственной и временной иерархии систем. Из анализа общих закономерностей вынужденных колебаний четко продемонстрировано (Пузаченко, 1985), что равновесному состоянию ближайших иерархически соподчиненных систем соответствует отношение их характерных размеров и характерных времен около 2 - 5. Если эти соотношения меньше двух, то процессы неравновесны, и такие соотношения вследствие резонансных явлений с высокой степенью вероятности неустойчивы. В результате системы с частотно соизмеримыми процессами или элиминируют, или образу-

ют новую систему с существенно меньшей частотой. Таким образом, эмпирические соотношения, выявленные в географии, получили достаточно полное объяснение с позиций классической механики и термодинамики. Из рассмотрения соизмеримости процессов в пространстве и во времени вытекает методологическое обоснование выделения системы и системообразующих процессов и исключения из рассмотрения процессов, не имеющих к системе данного иерархического уровня никакого отношения. С этой точки зрения мы попытались систематизировать процессы, протекающие в геосистемах низших иерархических уровней.

В табл. характерных времен основных биогеоценотических процессов и процессов латерального сопряжения процессы, формирующие структуру собственно биогеоценозов, обведены в рамку. Основными были следующие принципы составления таблицы.

1). Сверху вниз рассматривается иерархия процессов, т.е. любые вышележащие вложены в нижележащие процессы как матрешки друг в друга, а точнее, выражаясь языком программирования, как вложенные друг в друга циклы: сначала совершается полный цикл процессов по всем переменным самого детального уровня рассмотрения, проводится (или не проводится) интегрирование, агрегирование или другие логические операции с выходными параметрами, а затем полный цикл процессов по всем переменным следующего иерархического уровня и т.д. Описаны, конечно, далеко не все, а только основные процессы.

Одним из принципов выбора был учет противоположно направленных процессов, для того чтобы имелись обратные связи, и тем самым сохранялся колебательный контур в системе, например: фотосинтез – дыхание, продукционные процессы – процессы редукции органического вещества, вертикальный гравитационный влагомассоперенос – процессы против сил гравитации (испарение, транспирация, капиллярно-сорбционное перераспределение влаги, сорбция и диффузия химических соединений) и др. Такие процессы-антагонисты могут находиться в разных столбцах (т.е. относиться к разным типам миграции), например: поглощение, транспорт и перераспределение элементов минерального питания внутри органов – метаморфизация атмосферных осадков за счет выщелачивания минеральных и органических веществ из полога растений и т.д.).

2). По горизонтали таблица разделена на столбцы по главным типам процессов переноса: биогенные процессы переноса и процессы водной миграции. В последнем столбце в схематичном виде приведены латеральные процессы сопряжения элементарных ландшафтов.

Одним из принципов подбора процессов было наличие связей через параметры на одном иерархическом уровне, хотя это не всегда соблюдается, поскольку может наблюдаться существенное запаздывание при переходе к процессам другого типа миграции (особенно при переходе к последнему столбцу).

В связи с частотой внешних воздействий, главным из которых является солнечная инсоляция с двумя основными периодами – суточным и годо-

Характерные времена основных биогеоценотических процессов и процессов
материального сопряжения

Тип процесса		Биогенные процессы переноса вещества и энергии	Водная миграция веществ за и почвенные процессы	Материальные процессы сопряжения элементарных ландшафтов (биогеоценозов)
Характерное время	Шаг моделирования			
Час - несколько часов	Минуты	1. Фотосинтез и дыхание одельных органов	1. Процессы выпадения и перераспределения твердых и жидких атмосферных осадков	1. Динамика поверхностного склонового стока (водный, ионный, твердый сток) за единичный процесс
		2. Поглощение, мембранный и др. транспорт и перераспределение элементов минерального питания и ассимилятов внутри органов	2. Метаморфизация атмосферных выпадеий биогоризонтами	2. Форма нахождения химических веществ в водах стока
		3. Поглощение влаги и регулирование транспирации устьичными механизмами	3. Вертикальный гравитационный теплогазоперенос и миграция растворенных веществ в почвах	3. Биогенные процессы сопряжения: миграция организмов и биологически активных соединений
		4. Трансформация параметров микроклимата (ветер, температура, влажность, радиация и т.п.) и газового состава атмосферы внутри и под пологом растений		
		5. Процессы метаболизма одельных особей и некоторых популяций редуцентов		
Сутки - несколько суток	Десятки минут, час	1. Продукционные процессы и накопление биомассы растением в целом	1. Выпадение сухих аэрозолей	1. Поверхностный дождевой сток на водосборах перов порядков (водный, ионный, твердый сток)
		2. Активные и пассивные процессы обмена растений с почвой и атмосферой органическими и минеральными соединениями	2. Формирование температурного поля и его точной динамики в почвах	2. Внутри почвенный водный и ионный сток
		3. Трансформация суточного хода параметров микрокли-	3. Испарение, транспирация и капиллярное сорбционное перераспределение влаги по профилю почвы	3. Динамика влажности и влагозапасов поверхностных горизонтов почв

<div>Тип процесса</div> <div>Характерное время</div> <div>Шаг моделирования</div>	Биотенные процессы переноса вещества и энергии	Водная миграция вещества и почвенные процессы	Латеральные процессы сопряжений элементарных ландшафтов (биогеоценозов)
	<p>мата, влияние на мезоклиматические процессы (шероховатость поверхности — поле ветра, осадков и т.п., альbedo поверхности — температура, давление масс, воздуха и т.п., и т.д.)</p> <p>4. Динамика популяций редуцентов</p>	<p>4. Динамика pH, E_h, pX в верхних горизонтах почв под влиянием мезотаболизма</p> <p>5. Сорбция-десорбция, диффузионные, осмотические, когуляционные и т.п. процессы перераспределения минеральных и органических соединений между фазами и по профилю почвы</p>	<p>4. Динамика катастрофических процессов: пожары, ветровалы, наводнения и т.п.</p>
<div>Сезон — год</div> <div>Сутки, декада</div>	<p>1. Фенологические фазы</p> <p>2. Формирование продукции вертикальных ярусов (биогеозонтов)</p> <p>3. Перенос вещества и энергии по трофическим цепям</p> <p>4. Динамика опада и накопления мертвого органического вещества</p> <p>5. Формирование специфической сезонной динамики микроклимата</p> <p>6. Динамика гетеротрофных процессов: минерализация органических веществ, накопление подстилки, тор-</p>	<p>1. Сезонная динамика температур почв, промерзание — оттаивание почв</p> <p>2. Динамика запасов влаги и воднорастворимых соединений в почве и снежном покрове</p> <p>3. Динамика pH — E_h условий почвенной среды и формирование распределения по профилю</p> <p>4. Почвенно-ферментативные процессы</p> <p>5. Динамика содержания элементов минерального питания в почве</p>	<p>1. Динамика сезонного стока на водосборах любого порядка</p> <p>2. Динамика грунтового стока и уровня грунтовых вод</p> <p>3. Балансы питательных веществ и агрохимикатов на склонах и водосборах</p> <p>4. Водно-солевые балансы по элементам рельефа</p>

<p>Этп процесса</p> <p>Характерное время</p> <p>Шаг моделирования</p>	<p>Биогенные процессы переноса вещества и энергии</p>	<p>Водная миграция веществ и почвенные процессы</p>	<p>Латеральные процессы сопряжения элементарных ландшафтов (биогеоценозов)</p>
<p>Годы - десятилетие</p> <p>Месяц, сезон</p>	<p>Биоценоза</p> <p>Динамика свойств органо-генных горизонтов почв</p> <p>Биогеохимический круговорот углерода и зольных элементов</p>	<p>Динамика состава поглощенных ионов в ЦПК</p> <p>Геологические и термореологические процессы и структурообразование в почвах</p>	<p>Гравитационные (механические) склоновые процессы</p> <p>Линейная и площадная эрозия и химическая денудация склонов</p> <p>Уровенный режим рек, озер и морей (конечных водоемов стока водосборов высокого порядка)</p> <p>Покерное заселение извне, территориальное распространение растений</p>
<p>Десятилетия - века</p> <p>Год, десятилетие</p>	<p>Сукцессионные смены растительности</p> <p>Динамика формирования гумусовых, торфяных и других органогенных горизонтов почв</p> <p>Малый геохимический круговорот вещества</p>	<p>Стадийное преобразование почвенных минералов и коллоидов (выветривание легко разрушающихся минералов, прототаллизация, матричная дестройка глинистых минералов и т.п.)</p> <p>Матричная дестройка гумуса почв</p> <p>Формирование микроморфологии почвенных горизонтов</p>	<p>Формирование микро- и мезо-рельефа</p> <p>Формирование и динамика деятельного слоя</p> <p>Уровенный режим морей и океанов</p>

Окончание табл.

Характерное время	Тип процесса		Биогенные процессы переноса вещества и энергии	Водная миграция вещества и почвенные процессы	Латеральные процессы сопряжения элементарных ландшафтов (биогеоценозов)
	Шаг моделирования				
Ближнее - эволюционное (геологическое)	Формирование структуры растительного покрова		Формирование структуры почвенного покрова	Формирование макро- и мезо-рельефа	Глобальные геохимические и литогенные циклы
	Столетия, тысячелетия				
					Глобальные циклы похолодания - потепления и ураганов
					Мировой режим Мирового океана

ным, в биогеоценозе существует ряд процессов с характерным временем порядка суток, порядка сезона и порядка года. В связи с более длительными колебаниями солнечной активности в биогеоценозах существуют процессы с декадными и столетними характерными временами. Кроме того, к системообразующим в биогеоценозах относится ряд процессов с характерными временами порядка одного или нескольких часов. Это обусловлено высокой частотой метеорологических процессов.

Характерным временем биогеоценоза в целом, как элементарной геосистемы, будет длительность полного сукцессионного цикла, т.е. время от начала развития пионерных ценозов через весь сукцессионный ряд до распада климаксовых сообществ и начала нового цикла с учетом временной задержки развития почв. По Г.Д.Дыминой (1987) сукцессионный цикл есть исторически сложившаяся в определенных условиях экотола морфофункциональная система (совокупность видов), обладающая своим жизненным циклом (молодость – зрелость – старость – омоложение), который осуществляется через пространственно-временную смену ценопопуляций, опосредованная к самовозобновлению. Наибольшую продолжительность имеют сукцессии с участием древесных пород, которые развиваются по циклам длительностью 200–600 лет и реже, возможно, до 1000 лет. В естественных условиях с добавкой временной задержки развития почв (20–25%) это время и является, по-видимому, максимальным характерным временем собственно биогеоценоза. Процессы, формирующие биогеоценоз, обведены в таблице рамкой.

При уменьшении или увеличении характерных времен, процессы выходят из геосистем этого ранга – в первом случае на организменный уровень, во втором – на планетарный. Возможно выделение и более дробных характерных времен процессов (с соотношением 2–4 раза), однако в практических целях математического моделирования и натурного исследования это вряд ли целесообразно, так как даже пять–шесть иерархических уровней крайне сложно учесть в одной разработке. Как правило, реально производят объединение двух, реже трех временных уровней, причем только для процессов однотипной миграции вещества и энергии, задавая процессы других временных уровней и типов миграции константными, либо в виде внешних условий, входных параметров и коэффициентов. Стыкование и сопряжение разных блоков и нескольких самостоятельных иерархических моделей – задача очень сложная и до конца не решенная. Еще большие трудности возникают при попытке одновременного учета и территориальной иерархии геосистем.

Продемонстрируем это на примере задач влияния гидрологического режима на функционирование экосистем. Так, прогноз срока и интенсивности поливов сельскохозяйственных угодий является важным для конкретных, часто небольших регионов и даже отдельного поля. Прогноз экологических изменений в этом случае является необходимым на период вегетационного развития, даже на период одного или нескольких лет.

Естественно при этом рассматривать имитационную модель с шагом во времени порядка часов или суток, так как физические процессы всасывания и перераспределения влаги имеют именно такие характерные времена. В то же время изменения климата, например, имеют характерные времена порядка десятков и даже сотен лет.

Поэтому последствия кратковременных воздействий даже глобального характера (в нашем случае широкомаштабной ирригации) должны моделироваться в таких же промежутках времени, иначе неизбежны ошибки в несколько порядков (Крутько и др., 1982). Так, при численном интегрировании систем уравнений большой размерности "шаг интегрирования навязывается быстрой переменной" (Моисеев, 1981). Уменьшение шага численного интегрирования хотя и создает некоторые затруднения в процессе реализации модели на ЭВМ (увеличение времени счета), все-таки на первый взгляд не представляется принципиальным ограничением метода.

Однако при написании системы уравнений, описывающих сложный объект, принципиально не возможно в правых частях уравнений избавиться от параметров, определение которых предусматривает использование эмпирических данных, и которые в любом случае имеют пусть небольшую, но все же не нулевую погрешность. Для этого случая А.Н.Ворожухом (1981) доказана теорема, гласящая, что для разностной схемы, аппроксимирующей систему обыкновенных дифференциальных уравнений, правые части которых заданы с некоторой ошибкой, существует оптимальный шаг интегрирования, уменьшение которого ведет к резкому (экспоненциальному) падению точности. Очевидно, что с увеличением размерности и степени детальности описания системы увеличивается как возможность появления все "более быстрых" переменных, так и вероятность все большей ошибки при описании правых частей. Следовательно, возможности численного решения такой системы будут принципиально ограничены из-за взаимоисключающих требований к величине шага численного интегрирования.

Из вышесказанного очевидна целесообразность не только "складывания" более сложного уровня из "мелких" блоков, но и создания модели более высокого иерархического уровня, а затем "навешивания" на них деталей. На основе такого подхода разработана серия моделей атмосферных процессов различного иерархического уровня сотрудниками ВЦ СО АН СССР (Марчук, 1982, Пененко, Алоян, 1985 и др.), а также глобальные модели биосферных процессов, разрабатываемые коллективом сотрудников ВЦ АН СССР под руководством Ю.М.Свирижева (Крапивин, Свирижев, Тарко, 1982, Свирижев и др., 1985). Оригинальной является попытка моделирования "сверху" динамики целых природно-территориальных комплексов регионального уровня, предпринятая в работах сотрудников ВНИИСИ (Крутько и др., 1982 а, б, Пегов, Хомяков, 1985). В этих работах на основе обобщения и формализации знаний, накопленных в географии, почвоведении, экологии многочисленные параметры и факторы специальным образом сворачиваются до немногочисленных эмпирических интегральных показателей.

В настоящее время наблюдается большой разрыв между глобальным и ре-

гиональным моделированием "сверху" и моделированием биотеоценотических процессов "снизу". Это обусловлено интуитивным, в лучшем случае феноменологическим подходом к выделению иерархии геосистем. Наиболее обоснованным, по-видимому, является объединение биотеоценозов (элементарных ландшафтов) в иерархические более высокие геосистемные единицы на основе выделения и анализа системоформирующих латеральных потоков вещества. В большинстве природных условий такими потоками является водная миграция вещества со склоновым поверхностным, вкруппочвенным, грунтовым, подземным и русловым стоком. В экстрааридных условиях ведущее значение, кроме того, приобретает атмосферный перенос, а в экстракриогенных - гравитационный механический, ледовый и снежный перенос вещества. Такой подход в качестве первого иерархического уровня объединения биотеоценозов позволяет выделить геосистему склона, состоящую из трех-пяти (редко большего количества) биотеоценозов. Это - уровень почвенно-геохимической катены, уровень геохимического сопряжения элементарных ландшафтов. Формализация выделения катены имеет физический смысл - это объединение биотеоценозов вдоль линий тока. Линии тока - это кривые, в каждой точке которых их касается вектор $N'(X,Y)$. Через каждую точку земной поверхности проходит лишь одна линия тока. Совокупность этих линий отражает токовое направление, перпендикулярное к основному направлению горизонталей. Иными словами, линии тока отражают направление вектора напряженности геопотенциала, а горизонталы - эквипотенциальные поверхности действующего поля гравитации Земли.

Следующий иерархический уровень геосистем - система объединения склонов и водотока - это система элементарного (по Хортону) водосбора. Дальнейшая иерархия геосистем хорошо разработана, и по ней сделан ряд обобщений - это система водосборов Хортон-Философова-Стралера. Характерно, что для геосистем, начиная с уровня элементарного водосбора, устойчиво проявляются физические механизмы, ограничивающие их площадные размеры, так называемые бифуркационные механизмы.

При объединении элементарных систем в более иерархически высокие встает вопрос о границах, который до настоящего времени конструктивно и однозначно не решен. Водораздел, принимаемый за границу при бассейновом водосборном членении пространства, часто кажется слабой условной границей. По обе стороны водоразделов, особенно в равнинных районах, находятся одни и те же горные породы, почвы, растительность, животные и микробные ценозы, микроклиматические условия. Воспринимая определение биотеоценоза или элементарного ландшафта дословно, получаем, что водораздел делит их на части. Кроме того, бассейны в ряде случаев, особенно выше третьего-четвертого порядка (по Хортону), могут быть независимы от литологии и петрографии поверхностных отложений, и если структурные границы геосистем выделять по литологическим границам поверхностных отложений и пород, водоразделы далеко не всегда окажутся границами. По-видимому, по этой причине не все принимают

идею водосборно-бассейнового функционирования биогеоценотических и других геосистем.

Однако это препятствие скорее методологического порядка: соотношение реального объекта и его отображения в сознании, соотношение в природных системах дискретности и континуальности и т.п. В практике оно может преодолеваться при переходе на более высокий иерархический уровень геосистем: водораздел на водосборе первого порядка, включающем несколько элементарных водосборов, уже не будет делить элементарные ландшафты (биогеоценозы). Формализация такого перехода на более высокий уровень геосистем не представляет большой сложности.

В термодинамике необратимых процессов любой физический процесс в наиболее общем виде может быть описан соотношениями вида:

$$J_i = \sum_k L_{ik} X_k,$$

где J_i — обобщенные термодинамические потоки, X_k — обобщенные термодинамические силы, а L_{ik} — кинетические феноменологические коэффициенты, характеризующие проводимость среды (обобщенная проводимость), а также подвижность субстанции в среде. Т.е. в упрощенном виде потоки пропорциональны сумме действующих сил, в роли которых выступают градиенты физических полей. При анализе этого выражения можно легко увидеть, что любые природные явления, объекты и процессы в общем случае могут классифицироваться (выделяться) по движущим силам X , либо по величинам феноменологических коэффициентов L , либо по тем и другим характеристикам одновременно.

Так, если классифицировать геосистемы по определяющим полям и их градиентам, то придем к выделению геосистем по потокам вещества в поле геопотенциала, поскольку наиболее общим для любых геосистем является поле силы тяжести. Это и есть так называемый функциональный подход к выделению и исследованию геосистем, который последовательно развивается в работах В.Б.Сочавы (1975), А.Ю.Ретеюма (1975). Именно этот принцип положен в основу выделения геоморфологических систем (Ласточкин, 1987). Если рассматривать поведение элементарных объемов воды в геоморфологических системах по действию силы тяжести, то можно получить иерархию речных бассейнов (водосборов), которая будет соответствовать формализованной схеме Хортон-Философова-Стралера.

Выделение геосистем по принципу резкого изменения (т.е. по скачкам) кинетических феноменологических коэффициентов L приводит к классификации природно-территориальных комплексов по принципу однородности (прежде всего литологического субстрата): фаций, урочищ, ландшафтов по Н.А.Солнцеву (1949).

Очевидно, что оба эти подхода взаимодополнительны и их противопоставление бессмысленно. По-видимому, их роль может быть различна на разных иерархических уровнях. Следовательно, необходимо создавать более унифицированные классификации геосистем, учитывающие выделение

материальных объектов как по действующим силам (градиентам определяющих полей), так и по изменению феноменологических коэффициентов.

Под влиянием идей биогеоценологии исторически сложилось такое положение, что в полевых условиях и при моделировании, исследуются прежде всего наиболее характерные, стандартные участки биогеоценозов, удаленные от своих границ. В полевых исследованиях такой подход связан с методикой закладки стандартных площадок, а в моделировании это хорошо увязывается с аппаратом обыкновенных дифференциальных уравнений, теория решения и исследования которых хорошо разработаны. При таком подходе исследуются характеристики отдельных, пусть и осредненных и характерных точек пространства.

Однако важнейшей особенностью природных экосистем является иной, не точечный механизм распределения видов и сообществ в пространстве, выявленный методами градиентного анализа, обоснованного впервые Л.Г.Раменским (1938). При изучении распределения видов по градиентам среды выяснено, что их популяции занимают различное положение на градиентах и имеют широко перекрывающиеся колоколообразные кривые распределения. Виды эволюционируют в направлении дифференциации отношений как к местообитанию, так и к нише, что ведет соответственно к рассредоточению центров их распределения на градиентах факторов среды (Уиттекер, 1980). Это приводит к континуальности распределения видов в пространстве (именно в плановых координатах). Поскольку основными градиентами среды являются изменения в пространстве реальных геофизических полей, эти выводы предполагают использование теории поля для моделирования поведения биогеоценозов. Если радиусы индивидуальной активности особей малы по сравнению с характерными размерами занимаемого сообществом ареала, и при этом миграция вида в пределах одного местообитания носит случайный характер, то вполне закономерно описание экосистемы в терминах диффузионных уравнений (Свирижев, Логофет, 1978). Несмотря на правомочность применения различных уравнений теории поля, в математической экологии лишь в самые последние годы стал развиваться этот подход (Окиво, 1980; Москаленко, 1983; Математическое моделирование в биогеоценологии, 1985).

Важное значение имеет этот физический подход, основанный на общенаучных понятиях и терминах, в плане включения частных процессов и систем в более общие геосистемы. Так, именно в силу своей общности уравнения математической физики стали довольно широко применяться в сложных системах таких, например, как гидродинамика - экосистема (Меншуткин, 1971, Сергеев и др., 1977, Беляев, 1978 и др.), гидрология - русло (Маккамуев, 1971, Гришанин, 1972 и др.), гидрологический сток - морфология склона (Девдариани, 1967, Трофимов, Московкин, 1983 и др.), почва - растение - атмосфера (Нерпик, Чудновский, 1975, Сиротенко, 1981, Паллигин, 1981 и др.) и т.д. Создание физико-математических моделей необходимо не только для развития теоретической базы экологии и биогеоценологии, но и для развития натурных наблюдений и планирования экспери-

ментов. Необходимость пространственного рассмотрения вытекает и из новых практических задач прогнозирования и проектирования биосистем как важнейшей части механизмов управления качеством окружающей среды, потому что без этого оптимизация структуры и протекающих в биосистемах процессов невозможна.

Переход от точечного к пространственному уровню моделирования решает еще одну важную проблему — проблему идентификации неких фиктивных осредненных характеристик и свойств точки пространства, используемых в нульмерных моделях, поскольку переход к моделям с распределенными физическими параметрами позволяет вводить в модели измеряемые в природе реальные величины и решать задачи в масштабах реального времени и пространства. Основные принципы построения физико-математических моделей и обзор моделей процессов миграции вещества и энергии в геосистемах приведен в работе Сысуева (1986).

Отмечая преимущества физико-математических моделей с распределенными параметрами, нужно отметить необходимость развития специальных методов исследований и разработки методик получения комплекса экспериментальных данных. Поскольку для таких моделей необходима информация о полях физических параметров и изменениях этих полей во времени, получение такой информации традиционными методами является трудоемкой задачей.

О соотношении методов измерений и иерархии объектов-моделей

Несмотря на актуальность, в научной литературе мало обобщающих трудов, которые могли бы дать представление о том, какие существуют принципы, как реально и с какой степенью точности определяется весь комплекс параметров окружающей среды. В этом отношении в более выгодном положении оказались вопросы измерения микроклиматических параметров, которые освещены в ряде серьезных монографий (Monteith, 1973, Schwerdtfeger, 1976, Unwin, 1980, Стернзат, 1978, Манойлов и др., 1980, Богданов и др., 1983 и др.). Описания используемых в сети Гидрометеослужбы стандартных приборов и методов (Гидрологические приборы..., 1978, Стернзат, 1978) показывают, что большинство приборов ориентировано на механические принципы измерений и аналоговое представление информации. Это затрудняет возможность их комплексирования и автоматизации. Вместе с тем, уже 15–20 лет тому назад было совершенно ясно, что "неизбежен переход от отдельных приборов и небольших систем к комплексным системам сбора, передачи и обработки агрометеорологической информации" (Чудновский, 1972, стр.145), который осуществим только при цифровом представлении данных.

Новый этап в развитии приборной базы контроля параметров окружающей среды стал возможен только при нарастающем внедрении микропроцессорной техники и использовании в виде датчиков различных микроэлектронных приборов. Именно по этому пути пошли создатели аппарату-

ры слежения за качеством среды за рубежом. В ряде стран разработаны, созданы и получили широкое распространение полностью автоматизированные сетевые дистанционные комплексы сбора, передачи и регистрации многочисленных физических и химических параметров не только приземных слоев атмосферы, но и природных вод и почв. К таким системам можно отнести "Спартак" фирмы Alcyon Equipment (Швейцария), "Милос" и "Мидас" фирмы Vaisala (Финляндия), "Дорнье" фирмы Dornier (ФРГ) и многие другие. Разрабатываются подобные системы сбора экологической информации и в нашей стране. К сожалению, их производство не выходит за рамки экспериментальных единичных экземпляров, ориентированных на решение специализированных задач. Только применение таких комплексов позволит решить задачи резкого принципиального повышения точности, надежности, объективности, быстродействия приборов и оперативности и эффективности применения получаемой информации. К преимуществам подобных систем относятся также: 1) возможность длительных непрерывных наблюдений за параметрами удаленных объектов при очень большом (не ограниченном принципиально) числе приемных датчиков; 2) гибкость системы, основанная на модульном принципе - возможность быстрой замены и расширения числа датчиков, объектов и типов измеряемых параметров; 3) синхронность наблюдений на всех объектах, причем исключающих присутствие человека вблизи датчиков; 4) автоматический прием и регистрация информации с программируемым режимом опроса различных датчиков обеспечивает отсутствие субъективных ошибок; 5) цифровой выход дает возможность прямого соединения системы с базой данных и пакетами прикладных программ обработки данных и постоянно действующих моделей объектов на ЭВМ и др.

Эти системы могут использоваться для сбора не только традиционных гидрометеорологических параметров окружающей среды таких как температура, давление и влажность воздуха, направление и скорость ветра, интенсивность солнечной радиации и атмосферных осадков, температура и уровни грунтовых и поверхностных вод, температура и влажность почв, но и физико-химических и химических параметров приземных слоев атмосферы, природных вод и почв при подключении соответствующих датчиков таких, например, как газоанализаторы, дозиметры, пылемеры (Манойлов и др., 1980), ионоселективные электроды и т.п. Как известно, последние 20-25 лет наблюдается интенсивный рост числа химико-аналитических методов и способов применения ионоселективных электродов (ИСЭ). К числу наиболее распространенных ионов, определяемых с помощью ИСЭ, относятся Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , F^- , Cl^- , NO_3^- , S^{--} . ИСЭ позволяют определять также концентрации растворенных газов, например, аммиака, окислов азота, двуокиси углерода, кислорода.

В настоящее время исследованы ИСЭ с жидкостными, органическими и кристаллическими мембранами, избирательно чувствительные более чем к тридцати ионам, причем их число еще более расширяется при использовании различных косвенных методов определения (Справочное руководство,

1986, Савенко, 1986). ИСЭ, как правило, характеризуются хорошей чувствительностью и часто применяются для определения концентраций порядка 1 мг/л. Прямые определения можно проводить в объемах жидкости от 300 мкл, в независимости от окраски, вязкости, количества взвесей и коллоидов. Преимуществом методов является их очень малая энергоемкость и возможность работы в автономном и автоматическом режимах, что позволяет использовать их не только в лабораторных условиях, но и непосредственно *in situ* в объектах - природных водоемах и почвах.

Подобные исследования, выполненные, например, в условиях черноземных почв Ставрополья, с одной стороны, выявили достоверную внутрисуточную динамику pH, Eh, pCa, pNO₃, обусловленную не простым отражением гидротермического режима, а сложной ритмикой почвенных физико-химических и биохимических микропроцессов (Быстрицкая, 1987), а с другой - отчетливые закономерности пространственного поля pH и Eh в зависимости от положения почв в геохимически сопряженном ряду, причем не только в мезокатене при сопряжении биогеоценозов, но и в макрокатене восточного склона Ставропольской возвышенности в целом (Алексеев и др., 1987).

Цифровой отсчет активностей и концентраций определяемых ионов на ряде приборов позволяет легко автоматизировать процессы анализа. Необходимо подчеркнуть, что только с появлением ИСЭ возникла возможность экспериментального определения термодинамических параметров активности растворенных солей в природных растворах. Это открывает путь для проникновения в гидрохимию, геохимию и почвоведение идей и методов физической химии - термодинамики электрохимических процессов и теории растворов электролитов. Так, исследования последних лет показали, что ионометрия *in situ* имеет уникальное значение и перспективы для термодинамического анализа карбонатно-кальциевой системы почв (Снакин и др., 1987).

Таким образом, перспективность использования ионоселективных электродов связана с возможностью простых экспресс-методов анализа, созданием автоматических станций контроля состава природных вод и возможностью непосредственного измерения термодинамических параметров.

Если даже удастся расставить датчики во всех точках координатной сетки данной исследуемой природной системы и непрерывно получать все необходимые параметры в масштабах реального времени (или с некоторым интервалом), может возникнуть опасность "утонуть" в потоке сигналов, поскольку их обработка превратится в серьезную проблему. Таким образом, иерархическая пространственно-временная организация биогеосистем, которую мы определим тем или иным способом (например, приведенным выше), требует и иерархической системы наблюдений и соответственно приборов, оборудования и методик. Необходимо организовать эксперименты и наблюдения таким образом, чтобы совершенно отчетливо знать, что и на каком уровне геосистемы мы измеряем, что мы получаем на вы-

ходе приборов, причем ориентированно именно на модели данного иерархического уровня. Следовательно, один и тот же пространственно-временной масштаб должен быть сохранен как для выделения исследуемой природной системы и ее физико-математического описания, так и для инструментального определения различных пространственно распределенных реальных параметров.

Для выявления и исследования иерархичности структуры геосистем, наряду с комплексом традиционных экологических, ландшафтно-географических и биогеоценологических методов исследований, важным является повышение роли комплекса методов автоматического дешифрирования аэрокосмической информации и других дистанционных методов, а также ряда методов прикладной геофизики. Дешифрированию аэрокосмических снимков посвящены работы Б.В.Виноградова (1980, 1984) и др.

Рассмотрим возможность применения методов прикладной геофизики для исследования структуры и процессов миграции вещества в зоне аэрации. Для этого можно применять практически все методы прикладной геофизики: электроразведку, магниторазведку, сейсморазведку, гравиразведку, радиационные и ядерно-физические методы. Однако, как показывает опыт гидрогеологических, гидромелиоративных и инженерно-геологических изысканий, доминирующее положение занимают методы геоэлектromагнитных исследований, что обусловлено рядом причин: относительная экономичность, мобильность и производительность этих методов, их легкая приспособляемость для решения задач в различных природных условиях, высокая информативность, возможность высокой степени автоматизации и интерпретации результатов (Черняк, 1987). Достоинства геоэлектromагнитных методов связаны с тем, что они базируются на измерении большого числа электрических и электромагнитных параметров, тесно связанных с различными свойствами горных пород, почв и других образований. В настоящее время получено большое количество парных и тройных взаимосвязей как между различными петрофизическими величинами (пористостью, плотностью, водо-, газо-, тепло- и электропроводностью, намагниченностью и т.д.), так и с другими величинами (петрохимическими, петрофизико-химическими), такими как минеральный и химический состав и др. (Кобранова, 1986).

Примеров использования этих методов в ландшафтно-географических исследованиях и тем более в биогеоценологических очень мало. В почвоведении возможности электрометрических методов определения влажности и засоленности исследовались с начала 30-х годов нашего столетия. С обобщениями этих результатов можно ознакомиться в работах (Вадюнина, Корчагина, 1986, Качинский, 1970 и др.).

В связи со сложной зависимостью электропроводности почв от их влажности, гранулометрического и минералогического состава, содержания и состава солей в почвенном растворе, температуры и плотности и т.п., прямопропорциональная взаимосвязь электропроводности и влажности почв

обнаруживалась не всегда. Тем не менее, наличие такой связи для неза-
соленных почв в интервале влажностей от 1-1,5 МГ до примерно ПВ, т.е.,
в пределах продуктивной влаги, дало основание для разработки и приме-
нения конструкций влагомеров по электропроводности почв. В СССР зна-
чительным распространением пользуется "Измеритель влажности почвы
АМ-11", а в США - влагомер Боуюкоса, в котором для компенсации разли-
чий в концентрациях почвенных растворов применяется сорбционный гип-
совый датчик. Попытки создания более прочных сорбционных датчиков с
пористой керамикой были предприняты в АФИ (Степанов, 1972). Перспектив-
ными являются диэлькометрические методы определения влажности.

Как известно, диэлектрическая постоянная свободной воды слабо за-
висит от ее минерализации и температуры и близка к 81. Диэлектричес-
кая проницаемость неполярных (нерудных) минеральных компонентов 6-10,
а воздуха - 1. Отсюда следует, что диэлектрическая проницаемость в
природных почвах в естественном состоянии будет определяться, главным
образом, количеством содержащейся в ней влаги. Датчиками диэлектри-
ческих влагомеров являются емкостные конденсаторы, однако изолятором
между пластинами конденсатора является не настоящий диэлектрик, а в
той или иной мере проводящая пористая почвенная среда. Поэтому при из-
мерении необходимо определять и вводить поправку за высокочастотные
диэлектрические потери и обеспечить высокую помехозащитность емкост-
ных измерителей от искажений за счет влияния и вариации электропровод-
ности пород и почв.

В настоящее время эти трудности преодолеваются с помощью подбора
высокочастотных диапазонов измерений и возможностей современной радио-
электроники. Хорошие эксплуатационные качества в полевых и лаборатор-
ных условиях показал прибор ЭВ-76 ВСЕГИНГЕО (Черняк, 1987). Более чем
десятилетний опыт непрерывных наблюдений за влажностью почво-грунтов
зоны аэрации на Шемиловском гидрогеологическом полигоне ВСЕГИНГЕО по-
казал, что абсолютное отклонение значений влажности, полученных из
диэлектрических измерений, от соответствующих данных термостатного ве-
сового метода оказалось $\pm 1,13\%$ для объемной влажности и $\pm 0,75\%$ для
массовой влажности, средняя относительная погрешность диэлькометри-
ческого метода составляет 5 и 6,5% соответственно. Для сравнения: в
гумидных и семигумидных районах в сети Гидрометеослужбы допустима
10% ошибка для определения влажности термостатно-весовым методом, что
же касается оперативности и возможности автоматизации, то традицион-
ный метод вообще не выдерживает никакого сравнения, тем более, что
многократное бурение в одной и той же точке при выполнении режимных
наблюдений вообще может вносить весьма существенные погрешности.

В упрощенном варианте диэлькометрический метод определения влаж-
ности почв предлагается в работе Судницина и др. (1987). Предложенные
в этой работе в качестве датчиков кабели, уложенные на определенной
глубине, позволяют проводить осреднение влажности по длине кабеля,

том самым давая более объективную характеристику поля влажности почв.

Важное достоинство практически всех геофизических методов в том, что модификацией датчиков и их положения относительно измеряемых полей позволяет одним и тем же приборам измерять аномалии от разномасштабных природных объектов. Так, выбирая расстояние между измерительными электродами в два-три раза меньше горизонтальной протяженности исследуемых структур ($MN = 1 \text{ м}$) и малый шаг измерений ($0,5-1 \text{ MN}$), В.В.Бердников применил методы электрического профилирования (ЭП) для дешифрирования, интерпретации и площадной съемки погребенного мерзлотного реликтового полигонально-блочного микрорельефа (Бердников, 1976). Принципиальная возможность применения методов электроразведки была обоснована различием электросопротивлений суглинков, довольно однородных по составу и удельному электрическому сопротивлению ($\rho = 35 \text{ Ом}\cdot\text{м}$), и опесчаненных отложений, заполняющих трещины-жилы. Электрическое сопротивление опесчаненных отложений $55 - 80 \text{ Ом}\cdot\text{м}$ в зависимости от содержания в них глинистых частиц. Таким образом, задача выявления и картирования трещин-жил сводилась к выявлению плохо проводящих линейно вытянутых (в пределах одной стороны полигона) тел, имеющих клинообразное сечение в вертикальном разрезе и находящихся в верхах геоэлектрического разреза на глубине $2-3 \text{ м}$ от поверхности. В то же время методы электроразведки результативны при зондировании геологических структур, расположенных на глубинах в десятки, сотни и даже тысячи метров. Перспективно применение методов геоэлектрики не только для выяснения структуры зоны аэрации, но, по-видимому, и для исследования более мелких структур и свойств собственно почв.

А.Н.Малютин (1972) применял методику точечного определения исходных электрического сопротивления и влажности почв на глубинах $5,20$ и 50 см для исследования скорости инфильтрации во времени вдоль различных склонов. Исследования показали, что колебания интенсивности инфильтрации по длине склона оказались значительными, не имеющими правильного характера и индивидуальными на разных склонах, причем графики электрического сопротивления в продольном профиле в несколько сглаженном виде повторяли их. Ту же закономерность показало и сопоставление пространственных полей этих параметров. Коэффициенты корреляции между интенсивностью впитывания и электрическим сопротивлением оказались во всех случаях достаточно высокими (от $0,75$ до $0,85$), что позволило автору предложить формулы для расчета инфильтрации и коэффициентов вариации впитывания по величинам электрического сопротивления и коэффициентов вариации на соответствующих глубинах почв.

Большие возможности выявления структур и свойств геосистем и их компонентов различного иерархического уровня связаны с использованием высокоточных магнитометрических методов. Это возможно вследствие того, что при поднятии над поверхностью почв магниточувствительных датчиков наблюдаются четкие различия в затухании аномальных магнитных эффектов от объектов разной глубины залегания, разных размеров, протяженности

на глубину, разного вещественного состава и намагнитченности (Ревякин и др., 1986). При аэромагнитных исследованиях с различных высот исследуются наиболее крупные аномалии. Разрешающую способность и информативность магнитометрической съемки, так же и других геофизических методов, позволяет существенно повысить применение автоматизированных систем обработки материалов, методов геофизических исследований, интенсивно разрабатывающихся и развивающихся в настоящее время (Ревякин, 1986; Гура и др., 1987; Арманд и др., 1987 и др.).

Дополнительную информацию дает измерение магнитной восприимчивости χ , также измеряемой непосредственно в поле, в разрезах, шурфах, скважинах с помощью портативных переносных каппаметров типа ИМВ-2 или КТ-5. Магнитная восприимчивость характеризуется соотношением ферро-, ферримангнитных, парамагнитных и диамагнитных минералов, содержащихся в породах и отложениях. К диамагнитным (немагнитным) относятся алюмосиликаты и силикаты, не содержащие ионов Fe^{2+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} и некоторых других; к ферри- и ферромагнетикам — окисные и гидроксидные минералы элементов группы железа. Упрощая, можно сказать, что чем больше в исследуемом объекте ферри- и ферромагнетиков, тем выше напряженность магнитного поля, создаваемого им, хотя решающим фактором образования магнитных аномалий является не столько абсолютная величина интенсивности, сколько различия в намагнитченности вмещающих пород и исследуемых объектов (Дягилева, Андриевич, 1987). Железо является типоморфным элементом, т.е. интенсивно мигрирующим, перераспределяющимся и накапливающимся, обуславливающим характерные геохимические особенности ландшафтов в зонах избыточного и контрастного увлажнения. В процессах формирования кор выветривания и почв наблюдается тенденция к образованию в верхних горизонтах окисных магнитных минералов железа и высокая устойчивость этих минералов в почвах в окислительных условиях, преобладающих в зоне гипергенеза, особенно в автоморфных ландшафтах (Перельман, 1966, Сысуев, 1980). Поэтому максимальные значения магнитной восприимчивости наблюдаются именно в верхних горизонтах почв и достигают значений $300-2000 \cdot 10^{-5}$ ед. СИ, превышая на порядок восприимчивость нижних почвенных горизонтов и почвообразующих пород (Ревякин и др., 1986). Такое распределение и приводит к формированию локальных магнитных аномалий от неоднородности почвенного покрова и рельефа, которые затухают при поднимании датчиков над поверхностью Земли. Методы каппаметрии также успешно применяются почвоведом для исследования превращения минералов железа в почвах и для выяснения генезиса почв (Бабанин и др., 1975, Вадюнина, Корчагина, 1986).

Важные результаты для палеомагнитных реконструкций дает измерение вектора остаточной намагнитченности пород I_n . Достаточно сказать, что палеомагнитные реконструкции наряду с другими геофизическими методами исследования континентальных и океанических участков литосферы дали в конце 60-х годов мощный толчок для превращения почти забытой гипотезы "мобилизма" в достаточно строгую теорию тектоники плит, обще-

приняту в настоящее время во всем мире (Хаин, Михайлов, 1985). Важна роль использования палеомагнитных методов и в геохронологии новейших отложений (Каплин и др., 1973). Кроме того, измерение остаточной намагниченности пород позволяет получать дополнительную информацию об их составе и свойствах. Большое число взаимосвязей магнитных характеристик с другими параметрами пород можно найти в справочных руководствах по геофизике (Физические свойства..., 1984, Кобранова, 1986).

Для выяснения вертикальной и горизонтальной структуры не только пород и почв зоны аэрации, но и структуры напочвенных покровов (снег, лед, растительность и т.п.) перспективно применение методов высокочастотного импеданского электромагнитного зондирования, таких как методы радиоклип, методы сверхвысокочастотной радиометрии (СВЧ РМ) и др. Вследствие возможности ведения непрерывных как наземных маршрутных и автомобильных, так и разновысотных аэро-профилирований, они обладают производительностью и оперативностью, не достижимой другими методами.

В настоящее время с помощью СВЧ РМ может производиться дистанционное площадное измерение толщины льда, запасов влаги в снеге и атмосфере, плотности и объемной влажности почв, температуры и интенсивности волнения моря с самолетов. Возможно применение СВЧ РМ для измерения уровня грунтовых вод (УГВ) неглубокого залегания (до 1,0-1,5 м), степени минерализации и контроля загрязнений пресных открытых водоемов, а также объемов биомассы (Шутко, 1986, Арманд и др., 1987).

Радиолокатор подповерхностного зондирования С-023, основанный на излучении сверхширокополосных наносекундных импульсов метрового диапазона, позволяет производить профилирование минерального дна торфяной залежи глубиной до 7 м, а также дифференцировать слои торфа разного состава; в песчаных отложениях изучение литологической структуры и определение УГВ возможно в диапазоне 1,5-10 м; такие же характеристики получены при исследовании мерзлых пород, а также глубин и отложений пресных водоемов (Финкельштейн и др., 1986).

Даже небольшое количество приведенных примеров показывает, насколько эффективным может оказаться применение комплекса методов прикладной геофизики для выявления иерархичности структуры, выявления границ различного порядка, исследования физических свойств и различных процессов в геосистемах и биогеосистемах.

Заключение

Объективно существующая взаимосвязанная пространственно-временная иерархия природных систем требует однозначного определения объектов исследования, системообразующих процессов, выбора основных переменных состояния и параметров геосистем данного иерархического уровня. Такое определение возможно лишь на основе физико-математической теории природных процессов. Сохранение единого пространственно-временного масштаба как в моделях, так в натурных и экспериментальных исследованиях диктуется необходимостью строгого соответствия приборно изме-

ряемых параметров параметрам теоретических моделей. Для успешного решения проблем прогнозирования состояния окружающей среды постоянно действующая система теоретических моделей должна функционировать совместно с автоматизированными сетевыми комплексами, обеспечивающими соответствующий пространственно-временной шаг при сборе, передаче и регистрации параметров геосистем исследуемого масштаба. Совершенствование и разработка новых методов исследований и приборной базы, ориентированных на обеспечение информацией теоретических систем, является в настоящее время актуальнейшей задачей.

Л и т е р а т у р а

- А лексеева Т. В., Ковда И. В., Моргу н Е. Г. и др. О своеобразии окислительно-восстановительных условий в почвах сопряженного геохимического ландшафта Ставропольской возвышенности // Ионметрия в почвоведении. Пущино, НЦБИ АН СССР, 1987. С.89-98.
- А рманд Н. А., Крапивин В. Ф., Мкртчян Ф. А. Методы обработки данных радиофизического исследования окружающей среды. М.: Наука, 1987. 270 с.
- А ст а х о в А. В. Курс физики. М.: Наука, 1977. 384 с.
- Б а б а н и н В. Ф. и др. О некоторых путях превращения соединений железа в почвах // Почвоведение, 1975, № 2.
- Б е л я е в В. И. Теория сложных геосистем. Киев: Наук. думка, 1978. 156 с.
- Б е р д н и к о в В. В. Палеогенный микрорельеф центра Русской равнины. М.: Наука, 1976. 126 с.
- Б ы с т р и ц к а я Т. Л. О суточной динамике некоторых показателей физико-химического состояния почв // Ионметрия в почвоведении. Пущино, НЦБИ АН СССР, 1987. С.177-190.
- В а д ю н и н а А. Ф., К о р ч а г и н а З. А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
- В а с и л ь е в В. Б., В а в и л и н В. А. Иерархия математических моделей процесса биологической очистки воды // Мат. моделир. в биогеоэкологии. Петрозаводск, 1985. С.148-149.
- В и н о г р а д о в Б. В. О пространственной структуре растительного покрова // Совр. проблемы биогеографии. Л.: Наука, 1980, С.13-19.
- В и н о г р а д о в Б. В. Аэрокосмический мониторинг экосистем. М.: Наука, 1984. 320 с.
- В о и н о в А. А., Т о н к и х А. П. Минимальная модель сукцессии макрофитного водоема // Мат. моделир. в бгц. Петрозаводск, 1985. С.148-149.
- В о р о щ у к А. Н. Имитационная система ТЭС. Назначение и описание // Тр. ВНИИСИ, М., 1981. № 2. С.29-40.
- Г в о з д е ц к и й Н. А. Проблемы физической географии. М.: МГУ, 1973.
- Геологические тела (Терминологический справочник). М.: Недра, 1986. 33 с.
- Гидрологические приборы и гидрометрические сооружения. Л.: Гидрометеоиздат, 1978. ч.1, П. 304 с.
- Г р и ш а н и н К. В. Теория руслового процесса. М.: Транспорт, 1972. 215 с.

- Гура К. А., Стащенко А. Г., Ахметшин В. А. Экспресс интерпретация магнитных аномалий на СВМ типа ЕС // Геофиз. журнал. 1987. № 1. С. 22-34.
- Девдариани А. С. Математический анализ в геоморфологии. М.: Недра, 1967.
- Дымина Г. Д. Онто- и филогенез. Объем основной эволюирующей единицы филогенозов. Новосибирск, 1987. 53 с.
- Дягилева А. И., Андриевич В. В. Основы геофизических методов разведки. М.: Недра, 1987. 288 с.
- Иерархия геологических тел. Хабаровск, 1978. 679 с.
- Каплин П. А. и др. Некоторые результаты изучения и корреляции плейстоценовых отложений с привлечением палеомагнитных данных и радиоуглеродных датировок // Хронология ледникового периода. Л.: Наука, 1971.
- Качинский Н. А. Физика почвы. М.: Высшая школа, 1970, ч. 1. 358 с.
- Кобранова В. Н. Петрофизика. М.: Недра, 1986. 391 с.
- Крапивин В. Ф., Свирежев Ю. М., Тарко А. М. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука, 1982. 272 с.
- Крутько В. Н., Пегов С. А., Хомяков П. М. Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. М.: ВНИИСИ, 1982 а, 36 с.
- Крутько В. Н. и др. Модель динамики средообразующих факторов, М.: ВНИИСИ, 1982 б. 53 с.
- Ласточкин А. Н. Морфодинамический анализ. М.: Недра, 1987. 255 с.
- Маккавеев Н. И. Сток и русловые процессы. М.: Наука, 1971.
- Малютин А. Н. Экспериментальное исследование полей влажности инфильтрации и электрического сопротивления почв // Вест. МГУ. Сер. геогр. 1972. № 3.
- Манойлов В. Е., Неделин П. Н. и др. Приборы контроля окружающей среды. М.: Атомиздат, 1980. 213 с.
- Математическое моделирование в биогеоэкологии // Всес. школа. Петро-заводск, 1985. 224 с.
- Марчук Г. И. Математическое моделирование в проблеме окружающей среды. М.: Наука, 1982. 319 с.
- Моисеев Н. Н. Математические методы системного анализа. М.: Наука, 1980.
- Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.
- Москаленко А. И. Методы нелинейных отображений в оптимальном управлении: теория и приложение к моделям природных систем. Новосибирск: Наука, 1983. 222 с.
- Нерпин С. В., Чудновский А. Ф. Энерго- и массообмен в системе растение-почва-воздух. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 358 с.
- Палагин Э. Г. Математическое моделирование агрометеорологических условий перезимовки озимых культур. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 191 с.
- Парфенова Е. И., Ярилова Е. А. Руководство к микроморфологическим исследованиям в почвоведении. М.: Наука, 1977. 198 с.
- Пегов С. А., Хомяков П. М. Использование индексных

оценок при моделировании развития биогеоценозов регионального уровня // Мат. моделир. биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1985. С.98-112.

- П е н е н к о В. В., А л о я н А. Г. Модели и методы для задач охраны окружающей среды. Новосибирск: Наука, 1985. 256 с.
- П е р е л ь м а н А. И. Геохимия ландшафтов. М.: Высшая школа, 1966.
- П о л ы н о в Б. Б. Учение о ландшафтах // Вопр. географии. 1953. Вып.33. С.30-44.
- П у з а ч е н к о Ю. Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Вопр. геогр. М.: Мысль, 1985. Вып.127. С.53-70.
- Р а м а н К. Опыт понимания геокомплекса как пространственно-полиструктурного единства // Тр. XXIII Межд. геогр. конгр. М., 1976. Сек.5. С.19-22.
- Р а м е н с к и й Л. Г. Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 619 с.
- Р е в ь я к и н П. С., Б р о д о в о й В. В., Р е в ь я к и н а Э. А. Высокоточная магниторазведка. М.: Недра, 1986. 272 с.
- Р е т е м А. Ю. Физико-географическое районирование и выделение геосистем // Вопр. географии, 1975. Вып.98. С.5-27.
- С а в е н к о В. С. Введение в ионометрию природных вод. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 77 с.
- С в и р е ж е в Ю. М., Л о г о ф е т Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- С в и р е ж е в Ю. М. и др. Математическая модель цикла углерода в биосфере с учетом пространственного распределения биогеоценологических процессов // Мат. моделир. биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1985. С.6-24.
- С е р г е е в Ю. Н. и др. Математическое моделирование морских экологических систем. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. Кн.1. 216 с. Кн.2. 427 с.
- С и р о т е н к о О. Д. Математическое моделирование водно-теплого режима и продуктивности агроэкосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 167 с.
- С н а к и н В. В. и др. Ионометрия при анализе карбонатно-кальциевой системы почв // Ионометрия в почвоведении, Пушкино, ИГиЛ АН СССР, 1987. С.152-165.
- С о л ь ц е в Н. А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопр. географии, 1949. Вып.18.
- С о ч а в а В. Б. Учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1975. 39 с.
- Справочное руководство по применению ионоселективных электродов. М.: Мир, 1986. 231 с.
- С т е р н з а т М. С. Метеорологические приборы и измерения. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 392 с.
- С т е п а н о в Л. Н. Измерение влажности и солености почвы кондуктометрическим методом // Исслед. процессов в системе почва-растение-воздух. Л.: Наука, 1972. С.158-163.
- С у д н и ц ы н И. И. и др. Определение влажности почв диалометрическим методом // Почвоведение, 1987. № 2. С.119-123.
- С у к а ч е в В. Н. Основы теории биогеоценологии // Избр. труды. Л.: Наука, 1972. Т.1. С.228-241.
- С ы с у е в В. В. Железо // Круговорот в-ва в природе и его изменение хозяйственностью человека. М.: МГУ, 1980. С.118-131.

- С и с у е в В. В. Моделирование процессов в ландшафтно-геохимических системах. М.: Наука, 1986. 301 с.
- Т а р г у л ь я н В. О., Ц е л и щ е в а Л. К. Трещинная сеть дерново-подзолистых почв и партитуация в профиле // Микроморфологическая диагностика почв и почвообр. процессов. М.: Наука, 1983. С.33-68.
- Т р о ф и м о в А. М., М о с к о в к и н В. М. Математическое моделирование в геоморфологии склонов. Казань: Изд-во КГУ, 1983. 218 с.
- У и т т е к е р Р. Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Физические свойства горных пород и полезных ископаемых // Справочник геофизика. М.: Недра, 1984.
- Ф р и д л а н д В. М. Структура почвенного покрова. М.: Мысль, 1972. 423 с.
- Ф и н к е л ь ш т е й н М. И., К у т е в В. М., З о л о т о - р е в В. П. Применение радиолокационного подповерхностного зондирования в инженерной геологии. М.: Недра, 1986. 128 с.
- Х о м я к о в П. М. Проблема соответствия пространственных и временных шагов при имитационном моделировании динамики береговых морфосистем // Динамика геогр. систем. М.: МГУ. С.8-10.
- Ч е р я к Г. Я. Электромагнитные методы в гидрогеологии и инженерной геологии. М.: Недра, 1987. 213 с.
- Ч у д н о в с к и й А. Ф. Автоматизированные методы исследований процессов тепло- и массообмена в системе почва-растение-воздух // Исслед. процессов в системе почва-растение-воздух. Л.: Наука, 1972. С. 142-147.
- Ш у т к о А. М. СВЧ-радиометрия водной поверхности и почвогрунтов. М.: Наука, 1986. 190 с.
- B i g g a r J. W., N i e l s e n D. R. Spatial variability of the leaching characteristics of a field soil Water Res. Res. 1976. Vol. 12, N 1. P.78-84.
- B r e w e r R. Fabric and Mineral Analysis of Soil. Viley&Sons, 1964.
- G e n u c h t e n M. T. v a n, W i e r e n g a B. J. Mass transfer study in sorbing porous media. 1. Analytical solution // Soil Sci. Soc. Amer. J., 1976. Vol.40, N 4. P.473-480.
- O k u b o A. Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. Springer, 1980. 256 p.
- M o n t e i t h J. L. Principles of Environmental Physics. Edward Arnold. London, 1973.
- S c h w e d t f e g e r P. Physical Principles of Micro-meteorological Measurements. Elsevir, 1976.
- U b w i n D. M. Microclimate measurements for ecologists. Academic Press. 1980. 95 p.

УДК 574.34.001.573

ФАКТОРЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭКОСИСТЕМ
И МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ
Абросов Н.С.

Институт биофизики АН СССР, Красноярск

В современной экологической литературе выделяются и исследуются пять основных факторов, влияющих на разнообразие сообществ (Hutchin-

son, 1961; Абросов и др., 1982; Абросов, 1984): конкуренция за ресурсы питания, метаболические взаимодействия и различные формы кооперации, хищничество, пространственная неоднородность и изменчивость во времени среды обитания. Первые три фактора следует рассматривать как чисто экологические, поскольку они формируют видовую структуру сообщества в идеально однородных экосистемах. Последние два, внося дополнительные особенности, определяют закономерности функционирования экосистем в пространстве и времени.

Задачи биогеоценологии и экологии вообще — поставлять знания, необходимые для объяснения наблюдаемого видового разнообразия экосистем и, в практическом отношении, для выработки стратегий регулирования состава сообщества в конкретных природных и искусственных экосистемах. Эти знания будут поступать благодаря фундаментальным исследованиям принципов регуляции численности популяций и условий экологической совместимости видов. Важнейшую роль при этом играют и будут продолжать играть методы математического моделирования экосистем, являющиеся составной частью экологической биофизики (Сидько, Абросов, 1982). Еще в 1934 году Г.Ф. Гаузе (Gause, 1934) писал, что экспериментальные исследования не позволят нам понять механизмы элементарных процессов борьбы за существование до тех пор, пока мы не выразим эти процессы математически, с тем чтобы провести их количественный анализ.

В настоящей статье ставится цель изложить на содержательном уровне основные теоретические, а где это возможно, и экспериментальные результаты исследований экологических факторов, определяющих видовое разнообразие экосистем. Из-за ограниченности объема будем опираться только на теоретические работы, учитывающие конкретные трофические взаимодействия, и другие, контролирующие рост факторы среды, а значит, учитывающие единство рассматриваемых сообществ и динамических процессов внешней среды (Абросов, 1973; Абросов, Ковров, 1977; Абросов и др., 1982; Абросов, Боголюбов, 1988; Дегерменджи, 1981; Tilman, 1982 и др.).

Разнообразие ресурсов и закономерности трофической конкуренции

Конкуренция за ресурсы питания и за другие факторы жизнедеятельности и обитания организмов широко распространена в природе. Закономерности конкуренции во многих случаях определяют состав сообщества и объясняют ход сукцессионного процесса. Так, Коннел (Connell, 1983) пришел к выводу, что в 527 экспериментах с 215 видами из всех таксономических групп и различных сред обитания конкуренция имела место в большинстве случаев. В другой обзорной статье (Schoener, 1983) на основании анализа более 150 работ делается вывод, что межвидовая конкуренция в природе обнаружена в 90% анализируемых случаев, в том числе ей подвержены 76% таких видов, которые повсюду распространены в экологических системах.

Рассмотрим закономерности конкурентных отношений в сообществе организмов одного трофического уровня X_1, \dots, X_m , взаимодействие между которыми опосредованное: все они функционируют за счет совместного потребления ресурсов питания S_1, S_2, \dots, S_n . На данном этапе нас будет интересовать следующее: 1) какая роль в формировании видовой структуры потребителей отводится разнообразию ресурсов питания; 2) как влияют скорости поступления ресурсов в экосистему (скорости воспроизводства) при условии сохранения их номенклатуры, на исход межвидовой конкуренции; 3) какие условия совместимости видов.

Пусть организм i -го вида ($i = 1, \bar{m}$) потребляет на единицу биомассы (на особь) каждый j -й субстрат со скоростью $\varphi_{ij}(s_1, s_2, \dots, s_n)$. Удельная скорость прироста биомассы (плотности) i -го вида (μ_i) взаимосвязана со скоростями потребления субстратов и в общем случае есть также некоторая функция от концентраций субстратов в среде, $\mu_i = \mu_i(s_1, s_2, \dots, s_n)$. В этом случае динамика экосистемы описывается моделью:

$$\dot{x}_i = (\mu_i(S) - d_i)x_i, \quad i = 1, \bar{m} \quad (1)$$

$$\dot{s}_j = A_j - D_j s_j - \sum_{i=1}^m \varphi_{ij}(S)x_i, \quad j = 1, \bar{n},$$

где $S = (s_1, s_2, \dots, s_n)$ - вектор концентраций ресурсов в среде; d_i - удельная скорость элиминации организмов i -го вида (смертность, дыхание, удаление и пр.); A_j - скорость поступления j -го субстрата извне на единицу объема экосистемы; D_j - удельная скорость удаления ("обесценивания") ресурса в открытой системе. Из модели (1) следует одна из формулировок принципа конкурентного исключения: "для равновесного сосуществования совокупности конкурирующих видов, не взаимодействующих друг с другом, помимо потребления общих субстратов, и не поедаемых хищниками, необходимо, чтобы число различных ресурсов было не меньше числа конкурентов" (Абросов и др., 1982, с.21). Заметим, что такая формулировка принципа конкурентного исключения вытекает из ряда последних работ других авторов и является более корректной и содержательной по сравнению с ранее распространенной в литературе, где указывалось, что два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут существовать совместно длительное время. Однако и эта формулировка не является окончательной. Как будет показано ниже, учет межвидовых взаимодействий, пространственно-временной неоднородности, будет приводить к дальнейшим дополнениям, уточнениям.

Необходимо отметить, что уравнения динамики сообщества, культивируемого в хемостате,

$$\dot{x}_i = (\mu_i(S) - D)x_i, \quad i = 1, \bar{m} \quad (2)$$

$$\dot{s}_j = D(s_j^0 - s_j) - \sum_{i=1}^m \varphi_{ij}(S)x_i, \quad j = 1, \bar{n}$$

где D - скорость разведения культуры; s_j^0 - концентрация j -го субст-

рата в поступающей в реактор питательной среде, являются частным случаем системы (I) при условиях: $d_1 = D_1 = D$; $s_j^0 = A_j/D$. Качественные результаты анализа хемостатных экосистем соответствуют модели (I). Существует преемственность выводов, даже если удельные скорости элиминации видов и субстратов различны.

В случае взаимозаменяемых субстратов на практике чаще всего предполагается аддитивный характер совместного действия смеси субстратов, и зависимость $\mu_1(s)$ описывается выражением

$$\mu_1(s_1, s_2, \dots, s_n) = \min \left\{ \hat{\mu}_1, \sum_{j=1}^n \hat{\mu}_1 s_j / (k_{1j} + s_j) \right\} \quad (3)$$

либо его линейной аппроксимацией

$$\mu_1(s_1, s_2, \dots, s_n) = \min \left\{ \hat{\mu}_1, \sum_{j=1}^n \beta_{1j} s_j \right\}, \quad (4)$$

где $\hat{\mu}_1$ — максимально возможная удельная скорость роста организмов 1-го вида; k_{1j} — константа полунасыщения роста 1-го вида на j -ом субстрате; β_{1j} — коэффициент приспособленности 1-го вида к j -у субстрату. В случае взаимозаменяемых субстратов

$$\mu_1(s) = \hat{\mu}_1 \min \left\{ s_1 / (k_{11} + s_1), s_2 / (k_{12} + s_2), \dots, s_n / (k_{1n} + s_n) \right\} \quad (5)$$

либо

$$\mu_1(s) = \min \left\{ \hat{\mu}_1, \beta_{11}s_1, \beta_{12}s_2, \dots, \beta_{1n}s_n \right\} \quad (6)$$

Коэффициент приспособленности β_{1j} равен произведению удельной скорости потребления, лимитирующего рост j -го субстрата (c_{1j}) на экономический коэффициент его усвоения (φ_{1j}), т.е. $\beta_{1j} = c_{1j}\varphi_{1j}$, в условиях лимитированного роста $\varphi_{1j} \cdot c_{1j} s_j$.

В случае $\mu_1(s)$ линейного вида (4) или (6) $\partial \mu_1(s) / \partial s_j = \beta_{1j}$ — коэффициент приспособленности 1-го вида к j -му субстрату. Поэтому в общем случае функцию

$$\beta_{1j}(\hat{s}) = (\partial \mu_1 / \partial s_j)_{s=\hat{s}}$$

по аналогии будем рассматривать как характеристику приспособленности 1-го вида к j -му субстрату при трофических условиях $s = \hat{s}$. Вектор приспособленности $\beta_1 = (\beta_{11}, \beta_{12}, \dots, \beta_{1n})$ является трофической характеристикой 1-го вида, а матрица сообщества, составленная из векторов приспособленности конкурирующих видов,

$$B = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \dots & \beta_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \beta_{m1} & \dots & \beta_{mn} \end{pmatrix} \quad (7)$$

определяет условия трофической совместимости конкурентов и исход конкуренции.

Обратимся к случаю конкуренции за один ресурс. Как следует из (2), для каждого i -го вида существует свое значение фоновой концентрации ресурса (s_i^*), при которой обеспечивается необходимое для равновесия равенство удельных скоростей прироста организмов и их элиминации, т.е. $\mu_i(s) = D$. Решение этого уравнения определяет значение s_i^* :

$$s_i^* = k_i D / (\mu_i - D) \quad \text{при} \quad \mu(s) = \hat{\mu}_i s / (k_i + s); \quad (8)$$

$$s_i^* = D/\beta_i \quad \text{при} \quad \mu(s) = \min(\hat{\mu}_i, \beta_i s).$$

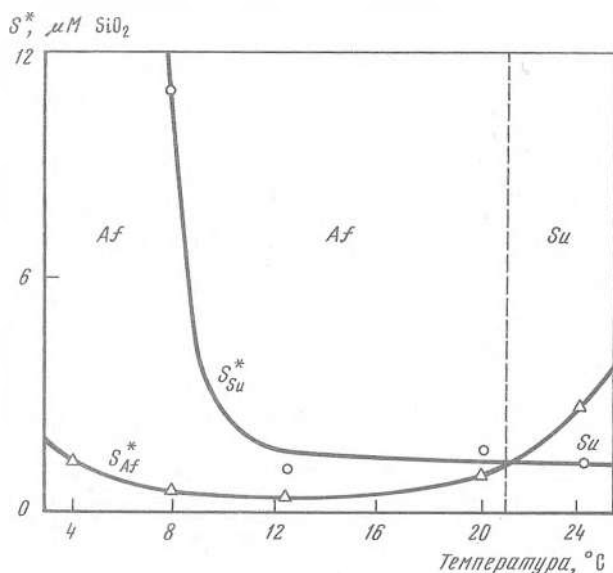
Поскольку при фиксированном D значение остаточной концентрации субстрата s_i^* определяется только трофическими свойствами i -й популяции, то его (s_i^*) также следует рассматривать как трофическую характеристику потребителя.

Из анализа модели следует, что в результате конкуренции m видов за один субстрат выигрывает один вид, для существования в равновесии которого необходима минимальная остаточная концентрация ресурса, т.е. $\hat{s} = \min_i s_i^*$, или, что то же самое, выигрывает вид с максимальным коэффициентом приспособленности к субстрату β . Как видно из соотношений (8), остаточная концентрация субстрата определяется совокупностью кинетических характеристик организмов: скоростью элиминации, скоростью потребления субстрата, приспособленностью к субстрату, которые могут зависеть от ряда физических характеристик (температуры, токсиканта и пр.). На рис. I показаны изменения остаточных концентраций силиката для двух видов диатомовых водорослей *Asterionella formosa* (A_F) и *Synedra ulna* при $D = 0,11$ сутки⁻¹ (Tilman e.a., 1981). Видно, что при температурах ниже $\approx 20,5$ °C кинетические характеристики видов таковы, что соответствующие им $s_{Su}^* < s_{Af}^*$, поэтому при этих температурах должен выиграть в конкуренции за силикат *Synedra*, а при $t > 20,5$ °C $s_{Af}^* < s_{Su}^*$ и поэтому конкурентное преимущество у *Asterionella*, что и наблюдалось в экспериментах (Tilman e.a., 1981).

Конкуренция видов за взаимозаменяемые субстраты изучалась в ряде работ (Абросов, 1973, 1975; Leon, Tamrson, 1975; Taylor, Williams, 1975; Smouse, 1980). Более полно теоретические результаты в их сопоставлении с экспериментальными данными изложены в монографии (Абросов и др., 1982). Основные принципы совместимости видов и регуляции структуры конкурентного сообщества удобно проиллюстрировать на примере конкуренции за два субстрата. В этом случае максимально возможно сосуществование двух таких видов, экологические свойства которых удовлетворяют соотношению (Абросов, Боголюбов, 1988):

$$(\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{21}\beta_{12})S\hat{S}(\varphi_{11}\varphi_{22} - \varphi_{12}\varphi_{21})S\hat{S} > 0, \quad (9)$$

где $\hat{S} = (\hat{s}_1, \hat{s}_2)$ — стационарные фоновые концентрации субстратов.



Р и с. I. Температурная зависимость стационарных остаточных концентраций s_{Af}^* , s_{Su}^* конкурирующих видов

В случае линейной теории последнее выражение сводится к виду

$$(\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{21}\beta_{12})(c_{11}c_{22} - c_{12}c_{21}) > 0. \quad (10)$$

Будем говорить, что j -й субстрат является основным элементом питания i -го вида, если скорость его потребления является наибольшей для данного вида:

$$\varphi_{ij}(s_j) = \max_k \{ \varphi_{ik}(s_k) \}.$$

На основании неравенств (9) или (10), а также условий существования положительных равновесных концентраций субстратов $\hat{s}_1 > 0$, $\hat{s}_2 > 0$:

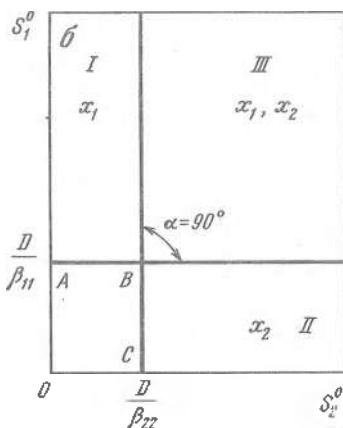
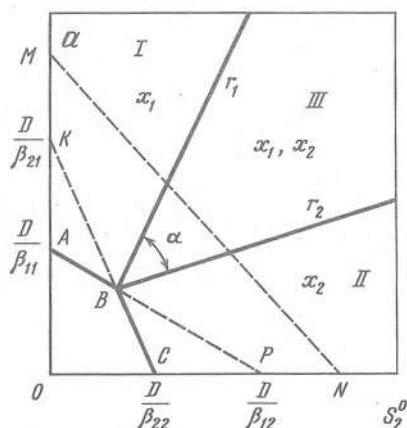
$$\beta_{11} > \beta_{21}, \quad \beta_{22} > \beta_{12} \quad (11)$$

либо $\beta_{12} > \beta_{22}$, $\beta_{21} > \beta_{11}$

можно сформулировать признаки совместимости видов:

1) если основные ресурсы питания видов не совпадают и приспособленность β_{ij} любого i -го вида к своему основному j -му субстрату превышает приспособленность β_{kj} к этому субстрату другого k -го вида ($k \neq i$), то возможно устойчивое сосуществование конкурентов;

2) если для каждого вида можно указать такой j -й субстрат, что



Р и с. 2. Зависимость исхода конкуренции от скоростей поступления субстратов

а) оба вида питаются обоими субстратами, однако, у каждого вида имеется свой основной субстрат; б) каждый вид потребляет только свой основной субстрат

удельная скорость его потребления φ_{ij} и приспособленность к нему β_{ij} превышает удельную скорость потребления этого же ресурса и приспособленность к нему другого вида, то возможно устойчивое сосуществование конкурентов.

Однако вышеуказанные условия совместимости видов еще не гарантируют сосуществование конкурентов. Принципиально совместимые виды будут реально сосуществовать, если вектор входных концентраций субстратов $s^0 = (s_1^0, s_2^0)$ принадлежит области В, точки которой удовлетворяют системе неравенств

$$\begin{aligned} s_2^0 &< \hat{s}_2 + \frac{\varphi_{22}(\hat{s}_2)}{\varphi_{21}(\hat{s}_1)} (s_1^0 - \hat{s}_1) \\ s_2^0 &> \hat{s}_2 + \frac{\varphi_{12}(\hat{s}_2)}{\varphi_{11}(\hat{s}_1)} (s_1^0 - \hat{s}_1), \end{aligned} \quad (12)$$

где \hat{s}_1, \hat{s}_2 - стационарные фоновые концентрации субстратов, определяемые уравнениями $\mu_1(\hat{s}_1, \hat{s}_2) = 0$ (см. (2)). Область В, в которой реализуется сосуществование группы видов X_1 и X_2 , называется групповой нишей (Noda, 1979; Абросов и др., 1982). На рис.2 показано вытекаемое из (12) разбиение пространства скоростей поступления субстратов $\{s_1^0, s_2^0\}$ на три групповые ниши для случая линейных функций $\mu_i(s_1, s_2)$ вида (4). В областях I и II каждый вид соответственно существует раздельно, а в области III оба конкурента устойчиво сосуществуют. При этом размер групповой ниши для (X_1, X_2) определяется величиной угла α , который существенным образом определяется соотношением скоростей

потребления субстратов, $c_{I1}c_{22} - c_{I2}c_{2I}$. Чем меньше для каждого вида различие в интенсивностях потребления основного ресурса и дополнительного, т.е. чем больше сходство между видами, тем меньше размер их групповой ниши и тем менее вероятно их сосуществование. Если же каждый вид питается только своим основным субстратом, т.е. $c_{I2} = c_{2I} = 0$, $\alpha = 90^\circ$ и размер групповой ниши максимальный (рис.2б).

Обратим внимание на следующее примечательное свойство. В области вымывания обоих видов OABC (рис.2) фоновые концентрации субстратов равны входным, т.е. $\hat{s}_1 = s_1^0$, $\hat{s}_2 = s_2^0$, другими словами, значения (\hat{s}_1, \hat{s}_2) и (s_1^0, s_2^0) отождествляются. Ломаная линия ABC является границей максимальных значений фоновых концентраций (\hat{s}_1, \hat{s}_2) , при которых

$$\beta_{11}\hat{s}_1 + \beta_{12}\hat{s}_2 = D,$$

где индекс i соответствует номерам тех видов, на границе групповой ниши которых находится точка (\hat{s}_1, \hat{s}_2) . Если точка (s_1^0, s_2^0) будет передвигаться, скажем, по прямой MN от точки M к точке N, значения фоновых концентраций (\hat{s}_1, \hat{s}_2) будут изменяться по границе ABC от точки A к точке C, т.е. пределы изменений (\hat{s}_1, \hat{s}_2) существенно меньше пределов изменения (s_1^0, s_2^0) , а когда точка (s_1^0, s_2^0) находится в пределах области III сосуществования двух видов на двух субстратах, точка (\hat{s}_1, \hat{s}_2) совпадает с точкой B и вообще не зависит от значений (s_1^0, s_2^0) - принцип аутостабилизации лимитирующих факторов в идеальной форме (Дегерменджи и др., 1979; Абросов и др., 1982). В общем же случае мы можем говорить только о принципе меньшей изменчивости фоновых концентраций ресурсов по сравнению с вариацией их входных потоков.

Рисунок 2 иллюстрирует также другое важное свойство. Прямые KC и AP являются изоклинами стационарных скоростей роста

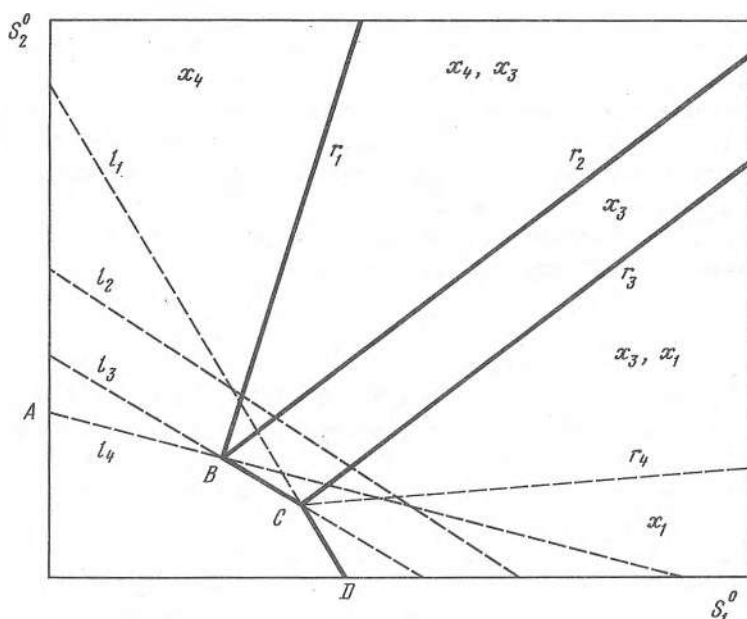
$$\beta_{11}s_1^0 + \beta_{12}s_2^0 = D; \quad \beta_{21}s_1^0 + \beta_{22}s_2^0 = D.$$

Граница же нулевой биомассы ABC (или линия изменений фоновых концентраций (\hat{s}_1, \hat{s}_2)) состоит из тех участков прямых KC и AP, все точки которых наиболее близки к началу координат. Другими словами, если обозначить

$$m_i = \{(s_1^0, s_2^0) / \mu_i(s_1^0, s_2^0) < D\}$$

область нулевой биомассы для i -го вида, если бы он культивировался один на двух субстратах (на рис.2 m_1 совпадает с $\triangle OAP$, а m_2 - с $\triangle OKC$), то пересечение $m_1 \cap m_2$ представляет область OABC нулевой биомассы для сообщества. Видно, что размер (площадь) области нулевой биомассы для сообщества меньше, чем для монокультур - принцип минимизации области нулевой биомассы.

В данном случае линия уровня нулевой биомассы составлена из двух отрезков, принадлежащих к изоклинам уровня D удельных скоростей роста первого и второго видов, что и позволяет как сосуществование этих ви-



Р и с. 3. Определение исхода конкуренции четырех видов за два субстрата по взаимному расположению прямых

дов, так и существование монокультуры каждого. Сказанное позволяет сформулировать геометрическое правило определения возможных исходов конкуренции произвольного числа видов за два субстрата.

Пусть четыре вида конкурируют за два субстрата. Матрица сообщества $B_{4 \times 2} = (\beta_{ij})$ такова, что изоклины

$$l_i : \beta_{i1}S_1^0 + \beta_{i2}S_2^0 = D, \quad i = \overline{1,4} \quad (13)$$

расположены как на рис.3. Линия уровня нулевой биомассы ABCD состоит из трех участков прямых (I3), соответствующих видам с номерами 4, 3, 1. Причем точки B и C являются точками пересечения прямых l_4 с l_3 и l_3 с l_1 соответственно. Поэтому второй вид будет вытесняться при любых (S_1^0, S_2^0) ; возможно сосуществование четвертого вида с третьим, третьего вида с первым, а также существование каждого из трех видов в отдельности. Границы групповых ниш r_1, r_2, r_3, r_4 легко определяются соотношениями (I2) для соответствующих номеров популяций.

Таким образом, сформулированное правило (или принцип минимизации области нулевой биомассы сообщества) позволяет из всех видов выбрать некоторые совокупности (группа), которые при определенных (S_1^0, S_2^0) будут устойчиво сосуществовать. Если произойдет инвазия в сообщество нового вида или мутантной формы, то его судьба определяется прежде всего тем, будет ли уменьшен за счет этого вида размер области нулевой биомассы сообщества, т.е. приведет ли это к более полной утилизации ресурсов.

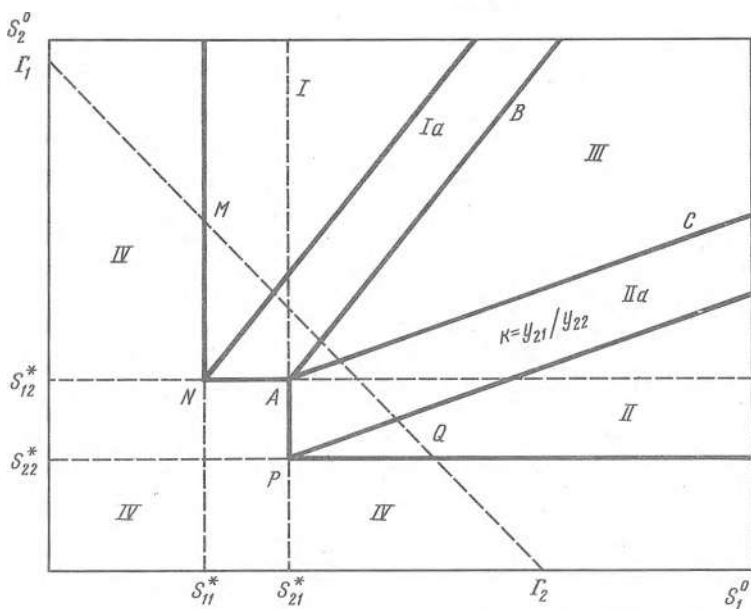
Если да, то в пространстве (s_1^0, s_2^0) найдутся групповые ниши для этого нового вида и инвазия будет успешной, если реальная трофическая обстановка такова, что (s_1^0, s_2^0) попадает в одну из тех же ниш.

В случае конкуренции за $n > 2$ субстратов результаты аналогичны. Получены условия трофической совместимости видов накладывают определенные ограничения на матрицу приспособленности сообщества (Абросов и др., 1982). Для облегчения практического решения вопроса к групповой нише какого сообщества принадлежит точка $(s_1^0, s_2^0, \dots, s_n^0)$, введено понятие мощности пищевой ниши i -го вида (q_i)

$$q_i = \sum_{j=1}^n \beta_{ij} s_j^0,$$

которая характеризует как трофические свойства вида, так и интенсивность поступления субстратов в экосистему. Показано, что интересующие исследователя виды закрепятся в экосистеме при определенных $s_1^0, s_2^0, \dots, s_n^0$, если они трофически совместимы, а мощности их ниш сравнительно одинаковы и превосходят мощности ниш остальных конкурентов. С изменением скоростей поступления субстратов одна группа видов заменяется другой. Причем при сравнительно избыточном поступлении, скажем, j -го субстрата точка \vec{s}_0 будет находиться в примыкающей к j -й оси групповой нише, в которой существует только один, наиболее приспособленный к j -му субстрату вид. В общем случае в пространстве $\{s_1^0, s_2^0, \dots, s_n^0\}$ найдутся групповые ниши для моновидов, для двух, трех и т.д. до n видов. Возможность смены состава сообщества при вариации скоростей поступления ресурсов приводит к тому, что фоновая концентрация определенного субстрата в целом возрастает с увеличением его поступления и убывает при уменьшении. Однако в пределах тех групповых ниш, в которых число видов равно числу субстратов, фоновые концентрации субстратов в стационарной системе не зависят от скоростей их поступления.

Конкуренция за взаимозаменяемые субстраты наиболее характерна для сообществ автотрофных организмов, потребляющих совокупность минеральных веществ. Зависимость удельной скорости роста популяций сообщества от концентраций элементов питания может быть представлена в виде (5) или (6). Теоретические исследования (Абросов, 1975; Абросов и др., 1977, 1982; Leon, Tumpson, 1975; Tilman, 1982 и др.) показали, что, как и в предыдущем случае, сосуществование видов и исходы конкуренции определяются двумя факторами: экологическими характеристиками видов (векторами приспособленности к субстратам) и трофическими свойствами среды $(s_1^0, s_2^0, \dots, s_n^0)$. Сосуществование видов возможно, если для каждого вида реализуется свой, отличный от других видов, лимитирующий фактор, т.е. число видов равно числу лимитирующих факторов. Это возможно, если: 1) свойства видов таковы, что минимальные элементы каждого столбца их матрицы приспособленности B принадлежит к различным

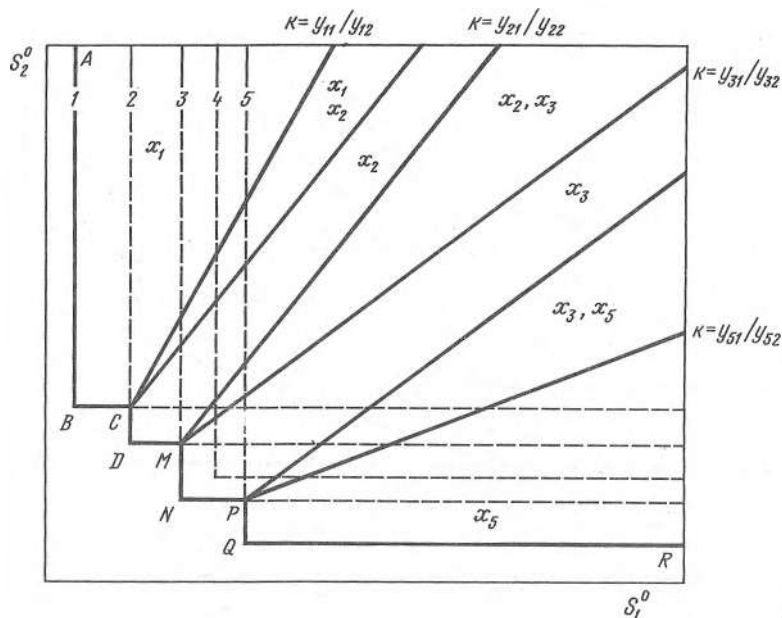


Р и с. 4. Разбиение пространства $\{s_1^0, s_2^0\}$ на области, приводящие к различным режимам лимитирования и исходам конкуренции двух трофически совместимых видов со свойствами $u_{11}u_{22} > u_{12}u_{21}$

I - победа I-го вида при лимитировании обоих субстратом S_1 ; I_a - победа I-го вида при лимитировании первого вида субстратом S_2 ; а второго - субстратом S_1 ; II - победа 2-го вида при лимитировании обоих субстратом S_2 ; II_a - победа 2-го вида при лимитировании второго вида субстратом S_1 , а первого вида - субстратом S_2 ; III - сосуществование конкурентов при лимитировании первого вида субстратом S_2 , а второго - субстратом S_1 ; ступенчатая линия MNAPQ - граница области нулевой биомассы сообщество IV

строкам; 2) скорости поступления субстратов $\{s_1^0, \dots, s_n^0\}$ принадлежат к соответствующей групповой ниже. На рис. 4 представлено разбиение пространства $\{s_1^0, s_2^0\}$ на области, приводящие к различным режимам лимитирования и исходам конкуренции двух трофически совместимых видов. На рисунке s_{1j}^0 — остаточная (фоновая) концентрация j -го субстрата, при которой скорость роста i -го вида равна скорости элиминации ($\mu_i = 0$). Видно, что сосуществование видов возможно, если каждый вид может поддерживаться в равновесии при меньшей остаточной концентрации одного субстрата и при большей концентрации другого по сравнению со своим конкурентом.

Чаще всего число (m) претендентов закрепиться в экосистеме больше



Р и с. 5. Разбиение на групповые ниши пространства $\{s_1^0, s_2^0\}$
 K - угловые коэффициенты границ

числа (n) возможных лимитирующих факторов, и матрица приспособленности конкурентного сообщества имеет прямоугольный вид:

$$B_{m \times n} = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \dots & \beta_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \beta_{m1} & \dots & \beta_{mn} \end{pmatrix}.$$

Так как в стационарной экосистеме не может быть более n видов, то встает вопрос, какие группы из m видов и при каких условиях будут сосуществовать? Дополнительные к требованию условия сосуществования, скажем, первых n видов, которым соответствует квадратная матрица $B'_{n \times n}$, следующие:

$$\min \left\{ \frac{\beta_{k1}}{\beta_{11}}, \frac{\beta_{k2}}{\beta_{22}}, \dots, \frac{\beta_{kn}}{\beta_{nn}} \right\} > 1$$

для $n < k \leq m$, т.е. любая строка матрицы сообщества вытесненных видов должна иметь хотя бы один элемент, меньший минимального элемента соответствующего столбца матрицы B' сообщества видов, выигравших конкуренцию. Сформулированное правило позволяет найти из совокупности m видов те группы по n видов, которые при определенных (s_1^0, \dots, s_n^0) выигрывают конкуренцию. На рис.5 показаны групповые ниши в случае конкуренции пяти видов за два субстрата. Трофические свойства видов пред-

ставлены изоклинами $M_i(S_1, S_2) = D$ ($i = 1, 5$). Т.к. изоклина четвертого вида не участвует в формировании границы нулевой биомассы сообщества, то этот вид при любых S_1^0, S_2^0 проигрывает в конкуренции.

К настоящему времени практически все теоретические результаты получили как качественное, так и количественное подтверждение на сообществах микроводорослей и гетеротрофных микроорганизмов, что в полной мере отражено в монографиях (Абросов и др., 1982; Tilman, 1982; Абросов, Боголюбов, 1988). Исследования Ю.Г. Пузаченко и его коллег (Пузаченко, Скулкин, 1986; Пузаченко, 1986 и др.) позволяют судить о применимости основных теоретических положений при изучении структуры сообществ высших растений и животных.

Метаболические взаимодействия как фактор увеличения видового разнообразия

Выше продемонстрирована ведущая роль разнообразия ресурсов питания и скоростей их поступления в обеспечении видового разнообразия экосистем. Как правило, это оправдано в условиях "жесткой" трофической конкуренции, когда слабые потоки субстратов не допускают высокой численности популяций и, как следствие, не приводят к достаточному накоплению продуктов метаболизма в среде. В случае же высоких скоростей поступления ресурсов питания возрастает вклад метаболических взаимодействий в формировании видовой структуры сообщества (Абросов, 1978; Абросов и др., 1982).

При наличии в среде внешних ресурсов питания S_1, \dots, S_r и продуктов жизнедеятельности популяций P_1, P_2, \dots, P_e удельная скорость роста каждой популяции будет функцией $n = r + 1$ переменных, т.е. $\mu_i = \mu_i(S_1, \dots, S_r, P_1, \dots, P_e)$. Эти переменные будем называть факторами среды. Фоновые концентрации (величины) факторов среды зависят от сообщества и контролируются составом сообщества, поэтому эти факторы получили название плотностнозависимых. Для сравнения, если некоторый ингибитор роста или физический параметр среды задается извне и не участвует в биологических превращениях, хотя и определяет значения удельных скоростей роста популяций, то такие факторы не являются плотностнозависимыми. Показано (Абросов, Ковров, 1977), что роль независимых от сообщества факторов среды сводится к параметрической регуляции; они изменяют кинетические характеристики видов и тем самым влияют на видовую структуру экосистем, но они не изменяют механизм, формирующий состав сообщества, и поэтому не приводят к увеличению видового разнообразия. В случае же плотностнозависимых факторов вносятся принципиальные особенности в этот механизм.

А.Г. Дегерменджи (1981) теоретически доказано, что возможно существование положительного равновесия n видов и n плотностнозависимых факторов среды, а также сосуществование p ($p < n$) видов за счет n факторов. Отсюда следует содержательный вывод: количество сосуществующих в стационарном состоянии видов не больше числа контролируемых их рост

плотностнозависимых факторов среды. В общем случае таковыми факторами могут выступать субстраты, ингибиторы или стимуляторы роста, хищники или плотностнозависимые технологические факторы (например, зависящая от скорости роста организмов величина разведения культуры при плотностном культивировании). Таким образом, если допустить, что с инвазией нового вида в экосистему происходит подключение его метаболитов как дополнительного плотностнозависимого фактора, то это приводит к выводу об отсутствии ограничения сверху на число сосуществующих видов, например, на одном субстрате. Реально, число сосуществующих взаимодействующих видов за счет одного субстрата будет определяться энергетическими ограничениями, т.е. скоростью поступления этого субстрата и размером (биомассой) организмов.

За последние годы опубликован ряд теоретических работ, вскрывающих закономерности динамики взаимодействующих популяций (Абросов, 1978; Абросов и др., 1982; Дегерменджи, 1981; Домбровский, Маркман, 1983; Freitas, Fredrickson, 1978; Miura e. a., 1980). Рассматривались различные варианты положительных, так и отрицательных взаимодействий, а также случаи самоингибированного роста. Доказано, что межвидовые взаимодействия на одном трофическом уровне являются одним из факторов поддержания видового разнообразия. Однако величина вклада межвидовых взаимодействий существенно зависит от обеспеченности внешними субстратами. При низких скоростях поступления лимитирующих ресурсов разнообразие видов не превосходит числа различных ресурсов, и видовая структура сообщества определяется изложенным в первой главе трофическим механизмом. А это означает, что, например, на одном субстрате закрепится один, наиболее приспособленный вид. С дальнейшим повышением скорости поступления этого субстрата будет возрастать концентрация метаболитов этого наиболее приспособленного вида, что уже допускает закрепление некоторых сопутствующих видов. Получается, что виды, лучше приспособленные к условиям внешней среды, начинают поддерживать менее приспособленные виды, увеличивая тем самым разнообразие сообщества. К этому же выводу пришли Ю.А.Домбровский, Г.С.Маркман (1983) при изучении стимулирующего действия метаболитов фитопланктонных видов.

При высокой обеспеченности первичными субстратами уже доминирует метаболический механизм регуляции структуры сообщества, который, в принципе, позволяет сосуществование произвольного числа видов за счет одного внешнего субстрата. Например, в случае антибиотических взаимодействий два вида могут сосуществовать на одном субстрате: а) при лимитировании обоих видов субстратом и самоингибировании; б) при лимитировании обоих видов субстратом и ингибировании метаболитом более приспособленного к субстрату вида, причем последний должен иметь больший коэффициент чувствительности к собственному метаболизму; в) при лимитировании одного из видов субстратом и самоингибировании; г) при лимитировании одного из видов субстратом и ингибировании обоих метаболитом нелимитированного субстратом вида (небольшая вероятность);

д) при нелIMITИРОВАННОМ субстратом росте и самоингибировании. В условиях взаимного ингибирования устойчивое сосуществование нескольких видов на одном субстрате невозможно даже при нелIMITИРУЮЩИХ количествах субстрата. Более того при росте на различных субстратах двух видов со взаимным ингибированием их сосуществование затруднено.

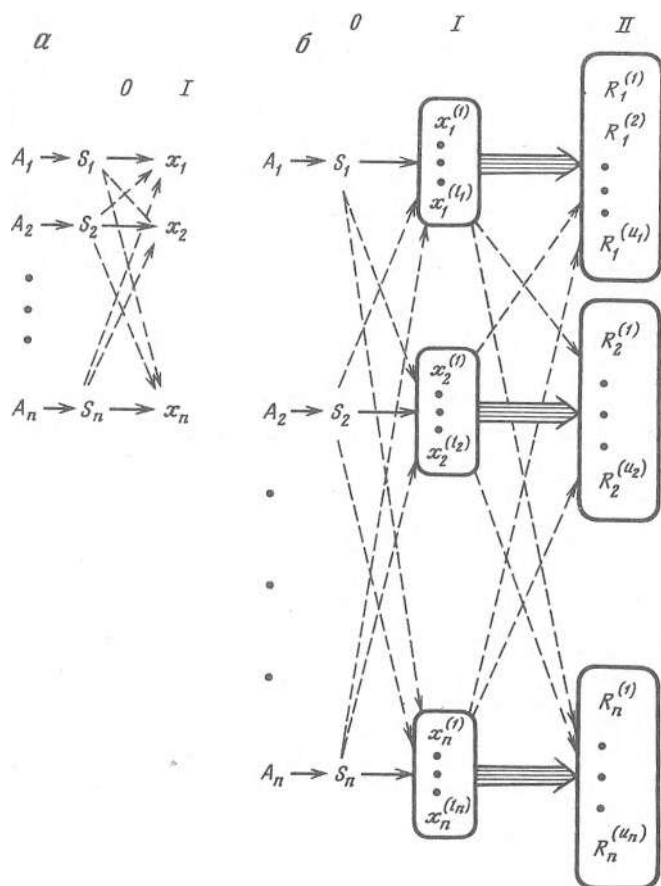
Только самоингибирование (либо продукция аутоингибиторов) не может играть важную роль в поддержании видового разнообразия, позволяя устойчивое сосуществование произвольного (зависящего от скорости поступления субстрата) числа видов на одном внешнем субстрате. Напротив, положительные взаимодействия в целом допускают устойчивое сосуществование нескольких видов как конкурирующих за один субстрат, так и потребляющих различные ресурсы.

Сообщество с положительными взаимодействиями более полно использует внешний субстрат, неограниченно уменьшая его остаточные концентрации. Отрицательные же взаимодействия, наоборот, приводят к увеличению остаточных концентраций субстратов. Отсюда следует, что при конкуренции за субстрат будет выигрывать ансамбль положительно взаимосвязанных видов, а также то, что в сообществе длительно коэкзистующих видов доля положительных взаимодействий должна увеличиваться. Это соответствует также известному в экологии выводу о возрастании положительных взаимодействий в процессе экологической сукцессии.

Роль хищничества в поддержании видового разнообразия жертв

Влиянию хищничества на видовое разнообразие жертв уделено, пожалуй, самое большое внимание среди натуральных, экспериментальных и теоретических работ. Достаточно полно этот вопрос обсуждается в монографиях (Абросов и др., 1982; Абросов, Боголюбов, 1988). Хищники, ограничивая численность своих жертв, могут уменьшать конкуренцию между ними и тем самым способствовать сосуществованию нескольких жертв. С другой стороны, хищники являются дополнительными плотностнозависимыми факторами для жертв, поэтому, согласно принципу стационарного сосуществования, число сосуществующих жертв может возрасти. В литературе имеются опыты как в лабораторных, так и в естественных экосистемах, демонстрирующих увеличение сосуществующих жертв при подключении хищников (Tost o. a., 1973; Levin e. a., 1977; Mc Cauley, Brian, 1979 и др.). Однако направление изменения числа видов жертв при вариации воздействия хищничества не всегда однозначно (Lynch, Shapiro, 1981).

Полученные к настоящему времени результаты показывают, что для ответа на вопрос, будет ли за счет хищничества увеличиваться видовое разнообразие сообщества в целом или некоторой характерной группы видов, необходимо знать структуру сообщества, спектры предпочтения жертв хищниками, трофические условия для жертв и т.д. На рис.6 указаны возможные и доминирующие (сплошные стрелки) взаимосвязи между ком-



Р и с. 6. Схема структуры сообщества из одного (а) и двух (б) трофических уровней

— — доминирующие связи; - - - - - дополнительные связи; \Rightarrow — совокупность связей между двумя сообществами; A_1 — скорость поступления первичного субстрата S_1 в экосистему; 0, I, II — номера трофических уровней

понентами экосистемы в случае одного трофического уровня (рис.6,а) и при наличии хищничества (рис.6,б). Как показано выше, для сосуществования конкурирующих популяций необходимо, чтобы для каждого вида существовал свой, отличный от других видов, фактор среды (субстрат), ответственный в большей степени за существование вида в сообществе. Поэтому число невазаимодействующих жертв (без хищников) не превышает число субстратов (см.рис.6,а).

Пусть при наличии следующего (2-го) трофического уровня (см.рис.6, б) вместо одного вида X_k существует сообщество видов ($x_k^{(1)}, x_k^{(2)}, \dots$

$x_k^{(1k)}$, являющихся основными жертвами для группы хищников ($R_k^{(1)}, R_k^{(2)}, \dots, R_k^{(u_k)}$), ($k = 1, \bar{m}$) В данной схеме мы уже допустили, что хищничество позволяет сосуществовать нескольким жертвам на одном внешнем субстрате, что доказано ранее (Абросов и др., 1982) и не противоречит принципу стационарного сосуществования, согласно которому $l_k = u_k$ либо $u_k - 1$. Однако встают следующие вопросы.

1. Субстраты для организмов I-го трофического уровня не являются саморазмножающимися (абиотические ресурсы). Скорость их поступления не зависит (по предположению) от их фоновых концентраций. В этом случае, как правило, в системе ресурс-потребитель отсутствуют стационарные колебательные процессы; реализуется сосуществование видов при фиксированных плотностях. Поэтому число видов потребителей не превосходит число различных ресурсов (см. рис. 6, а). В то время как в качестве субстратов для организмов II-го трофического уровня выступают сами популяции, скорость воспроизводства которых уже может зависеть от их плотности. А для систем "ресурс-потребитель", где ресурс имеет биогенную природу (саморазмножение) уже характерны два режима динамики: существование при фиксированных плотностях и циклические колебания. В последнем случае уже не применим принцип стационарного сосуществования, когда справедливо: число видов не больше числа субстратов. Поэтому возникает вопрос о соотношении числа видов жертв (l_i) и хищников (u_i) в зависимости от внешней характеристики i -й трофической цепи - скорости поступления i -го субстрата (A_i).

2. Каковы условия трофической совместимости u_i видов хищников на l_i видов жертв, требуемые как для сосуществования при фиксированных плотностях, так и для сосуществования в колебательном режиме?

3. При снятии пресса хищников на i -й трофической цепи, видимо, более вероятно уменьшение числа видов жертв в i -й группе. Однако уменьшение скорости элиминации i -й жертвы приведет к увеличению мощности ее пищевой ниши, (так как $Q = \sum_{j=1}^n \beta_{ij} A_j / n_i$) что, в свою очередь, может привести к вытеснению некоторых групп конкурирующих с ней жертв и дальнейшему изменению числа видов жертв в других группах. Так что общее разнообразие видов на I трофическом уровне может как уменьшаться, так и возрастать в зависимости от A_1, \dots, A_n и структуры сообщества, что и отмечалось выше. В целом же этот вопрос не изучен.

4. Слабо изучена также реакция сообщества на обогащение экосистемы одним или несколькими первичными субстратами. Тем не менее уже достигнуто понимание основных свойств функционирования системы "первичные субстраты - жертвы - хищники", особенно в отношении вопросов 1 и 2 (Абросов и др., 1982; Абросов, Боголюбов, 1988).

Роль временной и пространственной неоднородности

При исследовании роли хищничества уже отмечалось, что в случае появления присущих взаимодействию "хищник-жертва" колебательных режимов

функционирования, (а они возникают при ослаблении или отсутствии лимитирования скорости роста жертвы пищей) возможно сосуществование производного числа видов на одном ресурсе. Такие временные неоднородности создаются благодаря внутренним взаимодействиям между компонентами экосистемы при постоянных внешних характеристиках среды. Другая причина временной неоднородности связана с флуктуациями внешних по отношению к экосистеме параметров, например, с сезонными колебаниями в обеспеченности ресурсами, температуры и пр. Вопросу о влиянии непрерывно меняющихся внешних условий на обилие видов биоценозов посвящено большое количество как теоретических (Ковров, Черепанов, 1979; Hsu, 1980; Домбровский, Маркман, 1983), так и экспериментальных (Meers, Tempest, 1968) работ. Характерным результатом этих работ является заключение, что периодические режимы приводят к устойчивому динамическому сосуществованию двух видов на одном субстрате. В работах (Абросов, Елгин, 1982; Абросов, Боголюбов, 1988) решается вопрос о необходимых и достаточных условиях сосуществования в периодическом режиме и о путях управления исходом конкуренции.

Так, на примере периодической смешанной культуры показано, что для сосуществования двух видов на одном субстрате необходимо и достаточно выполнение неравенств

$$\int_0^{s_0} \frac{\mu_1(s) - \mu_2(s)}{\mu_1(s)} \cdot \frac{ds}{s_0 - s} < 0; \quad \int_0^{s_0} \frac{\mu_2(s) - \mu_1(s)}{\mu_2(s)} \cdot \frac{ds}{s_0 - s} < 0,$$

где s_0 , s - соответственно начальная и текущая концентрации субстрата; $s_0 = s_0 / (1 - a)$, $\mu_i(s)$ - трофическая функция i -го вида; a - доля отбираемой для последующего цикла микробной биомассы.

Эти неравенства будут выполнены, если кривые $\mu_1(s)$ и $\mu_2(s)$ пересекаются, а начальная концентрация субстрата в случае однократного пересечения попадает в интервал

$$s_{10} < s_0 < s_{20},$$

где s_{10} , s_{20} - корни уравнений

$$\int_0^{s_{10}} \frac{\mu_1(s) - \mu_2(s)}{\mu_1(s)} \cdot \frac{ds}{s_0 - s} = 0; \quad \int_0^{s_{20}} \frac{\mu_2(s) - \mu_1(s)}{\mu_2(s)} \cdot \frac{ds}{s_0 - s} = 0.$$

При приближении s_0 к одной из границ этого интервала процентное содержание в смешанной культуре одного из видов стремится к нулю; что позволяет добиваться нужного соотношения биомасс сосуществующих видов.

В общем случае показана возможность сосуществования как двух, так и трех и более видов, конкурирующих за один субстрат, что противоречит принципу "n-видов - n ограничивающих факторов", сформулированному для стационарных экосистем. Однако для сосуществования видов в переменных условиях нужно, чтобы для каждого вида существовал временной интервал, на котором он имеет конкурентное преимущество перед осталь-

ными видами. В этом случае исход конкуренции определяется соотношением как длительности этих интервалов, так и величины конкурентного преимущества.

Поэтому в общем случае можно утверждать, что устойчиво сосуществовать могут столько видов, для скольких возможна реализация преимущества перед другими видами. В случае экосистем, однородных в пространстве и времени, возможно столько преимуществ, сколько имеется контролирующих рост факторов, т.е. ранее принятая формулировка принципа конкурентного исключения не противоречит, а является частным случаем предлагаемой формулировки.

Полученные результаты позволяют также легко оценить роль пространственной гетерогенности среды обитания в увеличении видового разнообразия экосистемы в целом. Как было отмечено, для каждой группы видов необходима соответствующая групповая ниша, характеризующая определенным соотношением скоростей поступления (или общим содержанием, в случае замкнутых экосистем) субстратов. Реально два соседних участка биотопа могут различаться по последним характеристикам, что, в свою очередь, приводит к различию номенклатуры заселяющих их видов. И чем больше размер рассматриваемой экосистемы (например, лужа, озеро, крупный водоем), тем более вероятна пространственная гетерогенность, тем большее число заселяющих ее видов. Оценка вклада пространственной неоднородности в общий механизм сосуществования видов может быть получена при анализе следующей схемы: два внутренне гомогенных хемостата связаны обменными потоками; две конкурирующие популяции лимитированы общим потоком вещества. Теоретически показано, что в такой системе сосуществование на одном лимите возможно лишь при относительно малом уровне обменных потоков; с ростом интенсивности обмена происходит "гомогенизация" и начинает "работать" принцип конкурентного исключения: остается один вид.

Изложенная теоретическая концепция позволяет объяснить тенденцию уменьшения видового разнообразия пространственно гетерогенных экосистем с увеличением биогенной нагрузки на водоем (эвтрофикация) свыше критической величины, что имеет место в природе (Tilman, 1982).

Л и т е р а т у р а

- А б р о с о в Н. С. Некоторые принципы формирования микробных экосистем в условиях непрерывной культуры // Микробиологическая промышленность. 1973. № 10. С.13-18.
- А б р о с о в Н. С. Теоретическое исследование механизма регуляции видовой структуры сообщества автотрофных организмов // Экология. 1975. № 6. С.5-14.
- А б р о с о в Н. С. Межвидовая трофическая конкуренция микроорганизмов при антибиотическом взаимодействии. Красноярск: Ин-т физики СО АН СССР, 1978. 60 с. (Препр. / Ин-т физики СО АН СССР, № 15Б).
- А б р о с о в Н. С. Факторы поддержания видового разнообразия экосистем // Биофизические методы исследования экосистем. Новосибирск: Наука, 1984. С.6-24.

- А б р о с о в Н. С., Б о г о л ю б о в А. А. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988.
- А б р о с о в Н. С., К о в р о в Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск: Наука, 1977. 190 с.
- А б р о с о в Н. С., К о в р о в Б. Г., Ч е р е п а н о в О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука, 1982. 301 с.
- А б р о с о в Н. С., Е л г и н Б. А. Временная неоднородность и видовое разнообразие экосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1982. Т.5. С.143-163.
- Д е г е р м е н д ж и А. Г. Проблема сосуществования взаимодействующих проточных популяций // Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1981. С.26-106.
- Д е г е р м е н д ж и А. Г., П е ч у р к и н Н. С., Ш к и д ч е н к о А. Н. Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах. Новосибирск: Наука, 1979. 139 с.
- Д о м б р о в с к и й Ю. А., М а р к м а н Г. С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биологических системах. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1983. 118 с.
- П у з а ч е н к о Ю. Г., С к у л к и н В. С. Условия совместного сосуществования функционально-подобных видов в сообществе // II Всесоюз. совещание "Общие проблемы биогеоценологии". М., 1986. С.129-131.
- П у з а ч е н к о Ю. Г. Схема формирования сообществ птиц в смешанных лесах // III Всесоюз. совещание "Общие проблемы биогеоценологии". М., 1986. С.164-166.
- К о в р о в Б. Г., Ч е р е п а н о в О. А. Конкуренция в периодически изменяющейся среде // Журн. общ. биол. 1979. Т.40, № 2. С.246-251.
- С и д ъ к о Ф. Я., А б р о с о в Н. С. Биофизические методы исследования экосистем // Физика твердого тела. Биофизика. Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1982. С.150-160.
- C o n n e l l J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // Amer. Natur. 1983. Vol.122, N 5. P.661-696.
- F r e i t a s M. J., F r e d r i k s o n A. G. Inhibition as a factor in the maintenance of the diversity of microbial ecosystems // J. Gen. Microbiol. 1978. Vol.106, N 2. P.307-320.
- G a u s e G. F. The struggle for existence. Baltimore Williams and Wilkins, 1934. 163 p.
- H s u S. B. A competition model for a seasonally fluctuating nutrient // J. Math. Biol. 1980. Vol.9, N 2. P.115-132.
- H u t c h i n s o n G. E. Paradox of the plankton // J. Amer. Natur. 1961. Vol.95, N 881. P.137-145.
- J o s t J. L., D r a k e J. F., F r e d e r i c k s o n A. G., T s u c h i y a H. M. Interaction of Tetrahymena pyriformis, Escherichia coli and Asctobacter vinelandi and glucose minimal medium // J. Bacteriol. 1973. Vol.113, P.834-840.
- L e o n J. A., T u m p s o n D. B. Competition between two species for two complementary or substitutable resources // J. Theor. Biol. 1975. Vol.50, N 1. P.185-201.
- L e v i n B. R., S t e w a r t F. N. C h a o L. Resource - limited growth, competition, and predation: a model and experimental

- studies with bacteria and bacteriophage // Amer. Natur. 1977. Vol. 111, N 977. P.3-24.
- Lynch M., Shapiro J. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure // Limnol. Oceanogr. 1981. Vol.26, N 1. P.86-102.
- McCauly E., Brian F. Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of predation hypothesis // Limnol. Oceanogr. 1979. Vol.24, N 2. P.243-252.
- Meers J. L., Tempest D. W. The influence of extracellular products on the behaviour of mixed microbial populations in magnesium-limited chemostat cultures // J. Gen. Microbiol. 1968. Vol.52. P.309-317.
- Miura Y., Tanaka H., Okazaki M. Stability analysis of commensal and mutual relations with competitive assimilation in continuous mixed culture // Biotechnol. and Bioeng. 1980. Vol.22. P.929-948.
- Schoener T. W. Field experiments on interspecific competition // Amer. Natur. 1983. Vol.122, N 2. P.240-285.
- Smouse P. E. Mathematical models for continuous culture growth dynamics of mixed populations subsisting on a heterogeneous resource base: I. Simple competition // Theor. Pop. Biol. 1980. Vol.17, N 1. P.16-36.
- Taylor P. A., Williams P. Y. Ieb. Theoretical studies on the coexistence of competing species under continuous flow conditions // Can. J. Microbiol. 1975. Vol.21, N 1. P.90-98.
- Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1982. 291 p.
- Tilman D., Mattson M., Langer S. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: An experimental test of a mechanistic approach to niche theory // Limnol. Oceanogr. 1981. Vol.26, N 6. P.1020-1033.

УДК 574.712.24

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ АГРОФИТОЦЕНОЛОГИИ

Б.М.Миркин

Башкирский государственный университет, Уфа

Тенденции развития современного сельского хозяйства с постоянным наращиванием энергетических субсидий вызывают серьезную озабоченность экологов и экономистов (Одум, 1986). Одновременно с удорожанием сельскохозяйственных продуктов и снижением их качества усиливается загрязнение среды и расходуются трудно восполнимые ресурсы биосферы, такие как гумус почв и пресная вода. Выходом из возникшего тупика является новая сельскохозяйственная стратегия (НСС) и как ее составляющая - новая стратегия растениеводства (НСР), которые опираются на экологическое знание и в той или иной мере воспроизводят в агроэкосистемах функции естественных экосистем, отлаженные природой за геологическую историю биосферы.

Научное обеспечение НСС и НСР (далее мы будем обсуждать вопросы, связанные с экологизацией растениеводства, так как проблема НСС шире, чем тема статьи) требует участия специалистов разных наук, как биологического, так и не биологического профиля. Генетикам предстоит, опираясь на методы геной инженерии, вернуть растениям свойства К (конкурентная способность) и R (толерантность к неблагоприятным условиям). Микробиологам – инокулировать азотофиксирующие бактерии хотя бы части злаковых культур и на этой основе снизить потребность в азотных удобрениях; земледельцам – разработать энерго- и ресурсосберегающие технологии с частичным замыканием циклов минеральных элементов и воды; агрохимикам и химикам – создать новые виды удобрений на полимерной основе, способные на принципе обратной связи поддерживать в почвенном растворе нужные концентрации элементов питания и т.д. Однако все эти достижения науки (на сегодняшний день во многом граничащие с фантастикой) должны быть интегрированы агроэкологами и экономистами, которые возглавляют разработку НСС и НСР. Особую роль в этом процессе революционизации сельского хозяйства должны играть специалисты-агрофитоценологи, задачей которых является оптимизация состава и структуры агрофитоценозов как энергетических блоков агроэкосистем.

Место агрофитоценологии в научном обеспечении НСР

У агрофитоценологов – тот же объект исследований, что и ученых-агрономов. Это посев одного или нескольких видов сельскохозяйственных растений, включая и их спутники сегетальные сорняки. Специалисты обеих наук стремятся к решению одной и той же задачи – повышению продуктивности посева, однако, если для агронома он в той или иной мере "черный ящик", на вход которого подаются семена и энергия, затрачиваемая на обработку почвы или овегетеленная в химикалиях, а на выходе получается урожай, то агрофитоценолог стремится понять суть процессов, происходящих в растении. Он стремится к разработке стратегии повышения продуктивности посева через управление этими процессами и воспринимает посев как агрофитоценоз, т.е. систему взаимодействующих особей и популяций растений.

Агрофитоценоз (АФЦ) – часть агробиоценоза (АБЦ) и соответственно агробиогеноценоза (АБГЦ), объединяющая популяции культурных и сорных растений в пределах исходно однородного (или выравненного человеком) агроместообитания и одной системы использования. АФЦ – явление многолетнее, объединяющее все культуры севооборота, или много поколений одного растения при монокультуре. Разные культуры одного севооборота или разные поколения одной культуры не изолированы, а связаны через отношения "предшественник-культура", развиваются в условиях одной и той же почвы с совокупностью сегетальных сорных растений, состав которых определяется почвенно-климатическими условиями и поддерживается банком семян и вегетативных зачатков.

Постоянным в севообороте остается и общий биоценотический фон – ге-

гетеротрофная биота, которая связана сложными отношениями с компонентами АФЦ. Один и тот же АФЦ существует до тех пор, пока сохраняется один тип севооборота и одна система выращивания культур (обработка почвы, удобрение, пестициды и т.п.). Такое понимание АФЦ как многолетнего явления сегодня развивается многими авторами (Гродзинский, 1984; Миркин, Туганаев, 1984; Миркин, 1986). Популярное понимание в недалеком прошлом АФЦ как кратковременного явления, проявляющегося заново каждый вегетационный сезон и отражающего своей структурой по преимуществу влияние доминанта — "эдификатора" по сей день имеет своих сторонников (Соломаха, 1986; Марков, 1986), но менее удобно, кроме того оно в меньшей мере созвучно пониманию сообществ естественной растительности. Иногда также трактуют обусловленные влияниями климата разногодичные состояния сообщества как самостоятельные фитоценозы (Василевич, 1983), но чаще изменение состава доминантов в сменно-доминантной растительности (например в луговых сообществах) рассматривается как циклические формы динамики одного и того же фитоценоза (Работнов, 1983, 1984; Миркин, 1985).

Однако при любом понимании АФЦ он не становится автономной системой, т.к. связи между его компонентами проходят через АБГЦ (он не мыслится без учета как самой почвы, так и населяющих ее гетеротрофных компонентов). Несмотря на это искусственное "вырывание" АФЦ из АБГЦ, есть, по крайней мере, два аргумента для того, чтобы считать и агрофитоценоз самостоятельным объектом изучения и агрофитоценологию самостоятельной наукой, решающей одну из задач агроэкологии.

Во-первых, у АФЦ особое положение энергетического блока (накопитель солнечной энергии) в АБГЦ, и своим составом он предопределяет или хотя бы индицирует состав гетеротрофной биоты и условий среды. По этой причине АФЦ — мобильный и чуткий информатор состояния АБГЦ, причем извлекаемая при анализе АФЦ информация достаточно достоверна и много дешевле, чем, скажем, индикация по составу почвенной фауны.

Во-вторых, сами по себе агрофитоценологические задачи столь сложны и многогранны, что требуют для их решения своих специалистов. Универсального эколога, который бы владел полным знанием о всех компонентах АБГЦ, представить себе трудно. Исследовать АБГЦ может только группа специалистов разного профиля, хотя надо признать, что на данном этапе у нас нет примера хорошо организованного и продуманного комплексного изучения даже одного модельного АБГЦ.

Весьма показательна для характеристики современного уровня интеграции исследователей АБГЦ коллективная монография "Биоценоз пшеничного поля" (1986). Каждая из глав этой книги сама по себе интересна и содержит ценные результаты исследований, однако они не составляют единого комплекса при отсутствии единого объекта исследований.

Оперируя терминами АБЦ и АБГЦ может приносить даже некоторый вред, так как ставит исследователей отдельных компонентов единства (педоэкологов, почвенных альгологов, микробиологов и т.д.) в положение

ние метафизиков, не стремящихся к познанию целого и ограничивающихся исследованием его частей. Сегодня более реалистически выглядит проблема "дезинтеграции" агробиогеоценологии в самостоятельные исследования по изучению отдельных блоков АБГЦ. И, конечно, в первую очередь оправдывает обособление агрофитоценологии как вполне автономного и важного раздела агроэкологии. Следует помнить кроме того, что само по себе всестороннее и комплексное исследование АБГЦ необычайно дорого и потому не может быть самоцелью. Во многих случаях достаточно статистически грамотно оценить зависимости между несколькими интересующими исследователя блокиами (составом сеgetальных компонентов и биологической активности почвы, ее альгокомпонентами или доминантами почвенной мезофауны, отдельными фитофлорами и т.д.). Для этого необходимо выявить временные значения изучаемых блоков в различных вариантах условий среды, так как попытки говорить о связи при изучении какого-то одного или максимум двух-трех конкретных АБГЦ неправомерны. Чрезмерное углубление исследований на ограниченном числе точек дает результаты по типу "все и ничего".

Агрофитоценологии как разделу агроэкологии в большей мере вредит не автономность изучения АФЦ в системе АБГЦ, а разобщенность усилий исследователей, работающих в системе АН СССР, вузах и ВАСХНИЛ. В основе этой разобщенности лежит увеличение агрофитоценологов формальным сходством между АФЦ и естественной растительностью, которое отмечалось в период 40-60-х годов. Эта схоластическая тенденция во многом скомпрометировала агрофитоценологию в глазах агрономов, которые не пользуясь пышной терминологией, часто делали для развития агрофитоценологии больше, чем "дипломированные" агрофитоценологи. В настоящее время период формальных аналогий между полем пшеницы и ельником уже миновал и для разобщения нет никаких оснований. Для ускоренного развития НСР необходима концентрация усилий всех исследователей, связанных с решением агрофитоценологических задач. Эту статью автор рассматривает как некий "проспект" основных теоретических концепций агрофитоценологии, которые могут быть положены в основу объединения усилий ученых системы АН СССР, ВАСХНИЛ и вузов для разработки НСР.

В целом, задачи агрофитоценологии в связи с разработкой НСР в общем плане сводятся к экологической оптимизации на уровнях от агроценопопуляции до агроландшафта. Однако задача оптимизации агроценопопуляций за счет уже отмеченного изменения геномов сортов (развития свойств К и повышения гетерогенности популяций) несмотря на агрофитоценологическую природу должна в большей мере решаться генетиками и селекционерами. Можно полагать, что популяционный аспект их исследований со временем приведет к обособлению в самостоятельную науку-агродемографию растений.

Оптимизация растительности агроландшафта (выбор оптимального набора и пространственного размещения и соотношения культур и их смесей, определение необходимой доли естественной растительности, создание

лесозащитных полос и т.д.) решается путем "уравновешивания" интересов экономики и экологии, т.е. стремления к максимальному доходу и соблюдению природоохранных мероприятий, гарантирующих сохранение и воспроизводство природных ресурсов. Реализация этой задачи проводится экологически образованным землеустроителем, конкретизирующим для каждого хозяйства типовые схемы оптимизации использования, разрабатываемые для природных районов.

По этой причине в этой статье будет рассмотрена агрофитоценологическая проблематика в узком смысле — только как задача оптимизации состава и структуры АФЦ. Особое внимание будет уделено основополагающим концепциям современной экологии, использование которых открывает наибольшие перспективы для повышения вклада агрофитоценологии в НСР. Будут рассмотрены концепции экологических ниш, сукцессий и роль изучения сегетальных сообществ для разработки экологически обоснованных комплексных мер контроля засоренности полей.

Роль концепции экологических ниш

В современной экологии (Уиттекер, 1980; Пянка, 1981; Одум, 1986) концепция экологической ниши играет роль краеугольного камня фундамента. Дифференциация экологических ниш рассматривается в качестве основного организующего начала экосистемы и является итогом конкуренции, аллелопатии и прочих форм отношений организмов одного трофического уровня. При этом подчеркивается важность различия двух типов ниш — фундаментальной (т.е. той части пространства и ресурсов, которую вид может занять при отсутствии конкуренции) и реализованной — реальной доли фундаментальной ниши, которую он занимает в сообществе и экосистеме при наличии конкуренции. Разница объемов фундаментальной и реализованной ниши является характеристикой стратегии вида — она минимальна у виолентов (K-стратегов) и пациентов (S-стратегов) и максимальна у эксплерентов (R-стратегов). В первом случае вид настолько силен, что практически находится вне конкуренции, а во втором специализирован для существования в экстремальных условиях, на которые больше нет претендентов. Только в третьем случае (который, кстати, распространяется и на культурные виды и на сорные компоненты АФЦ) виды могут успешно произрастать в сообществах с несформированным ценотическим режимом в условиях повторяющихся нарушений. Если повышается общий фон конкурентных отношений, то обилие и соответственно объем ниши у эксплерентов резко сокращаются и они, вообще, вытаскиваются из сообщества. Поскольку первичные "чистые" типы K, S и R — это явление крайне редкое и в природе мы имеем дело в основном с вторичными типами, у которых в разных соотношениях выражены все компоненты "стратегической триады" или хотя бы два из них (типы KR, KS, RS и KRS), то разница в объемах фундаментальной и реализованной ниши имеет место во всех случаях, когда в какой-то степени в стратегии вида представлено свойство R.

В естественных сообществах (климаксовых и серийных, но не первых стадий сукцессии), которые формируются длительное время, растения осваивают все возможное пространство ниш, которое дифференцируется между компонентами. В АФЦ положение принципиально иное: в зависимости от того, какие культурные растения выбраны в качестве доминантов и насколько их экология соответствует агроместообитанию, пространство ниш может иметь больший или меньший объем. Отсюда возникает необходимость введения в концепцию ниши дополнительных понятий – потенциального и реального объема пространства ниш, т.е. максимально возможного для использования растениями пространства и ресурсов (с учетом и предельной длительности их использования в вегетационный период) и той реальной их доли, которую удалось задействовать для обеспечения работы АФЦ. Чем лучше оптимизирован состав АФЦ, тем ближе реальное пространство его ниш к потенциальному. Совершенно очевидно при этом, что оба объема меняются (причем нелинейно) в зависимости от внесения удобрений или полива. Приняв это положение, можно свести задачи агрофитоценологии к трем основным вопросам: а) приближение реального объема ниш к потенциальному; б) повышение плотности упаковки ниш внутри этого пространства; в) обеспечение саморегулируемой стабильности или программированной лабильности изменения структуры АФЦ.

Что же на сегодняшний день уже делается и что предстоит сделать для решения этих вопросов?

Приближение объема реальных ниш к потенциальному достигается на основе так называемой адаптивной стратегии, т.е. подбора культурных растений с учетом их соответствия экологии местообитаний. Разумеется, толерантность растений к неблагоприятным факторам не беспредельна, но все же в ряде случаев много дешевле и экологически чище не улучшать условия за счет энергетической субсидии, а подобрать виды и сорта, которые за счет адаптированности к таким неблагоприятным условиям смогут нормально проходить жизненный цикл и давать достаточно высокий урожай. Экономически много рентабельнее создавать на богаре в пустыне пастбищные сообщества за счет видов местной флоры, обеспечивающие до 20 ц/га сухого вещества отличного корма животных (Нечаева, 1986) или сенокосы из местных злаков в условиях тундры (Котелина и др., 1986), чем улучшать эти условия до состояния, когда появится возможность возделывания более требовательных к влаге и минеральному питанию культур. Эта система предполагает также и подбор видов, которые в состоянии удлинить срок использования пашни за счет дополнительного посева второй весенне-раннелетней или пожнивной культуры.

Уплотнение упаковки ниш внутри этого оптимизированного пространства является не менее актуальным, т.к. в противном случае "пустоты" в пространстве ниш будут заняты массово-развивающимися сорняками и потребуются значительные количества гербицидов, чтобы подавить их. Плотность упаковки достигается как за счет тщательного подбора нормы высева и геометрии посева (способа размещения растений в простран-

ве), так и за счет гетерогенности агроценопопуляций, включающих разные сорта, или объединения в одном сообществе нескольких видов. Опыты П.В.Юрина (1979), ставшие классикой советской агрофитоценологии, показали, что только за счет смешанных посевов можно увеличивать урожай кукурузы на 150 ц/га зеленой массы, пшеницы на 10 ц/га зеленой массы и т.д. И эта прибавка урожая по-существу является даровой, так как никаких вложений, кроме как на подбор "комплиментарных" сортов в сортосмесь (скажем совмещения вместе сортов кукурузы высокой и низкой) не требуется. В условиях умеренной полосы смешанные посевы используются по-преимуществу для целей кормопроизводства - выращивания силосной массы, сена, пастбищного корма. Эти посевы за счет дифференциации ниш в пространстве (разное строение надземной и подземной массы) и во времени (размыкание фаз цветения, когда растение потребляет максимальное количество ресурсов) обеспечивают более равномерное и полное использование ресурсов, что резко снижает засоренность посевов и повышает выход зеленой массы.

Именно эта плотная упаковка ниш является элементом саморегуляции в сообществе, когда его "энтропия" (т.е. непрограммированные элементы структуры, включая и сорняки) минимальна и не требует для своего погашения дополнительной энергии. В многолетних сообществах сеяных лугов структура меняется в ходе сукцессии сообщества, когда происходит смена культурных доминантов и меняется участие и видовой состав сорных компонентов. Тем не менее, в оптимизированном АФЦ эта сукцессия носит характер программированный, т.к. в сообщество с момента его создания включены виды с разным темпом развития и разной длительностью пребывания в АФЦ, что и обеспечивает продуктивное долголетие.

АФЦ, созданный при выполнении этих условий, будет полностью оптимизированным и соответствующим НСР, хотя было бы чрезмерным оптимизмом (если не схоластикой, подобной поиску принципа работы перпетуум мобиле) надеяться на полную реализацию в АФЦ механизмов, регулирующих существование естественных сообществ. Именно для примирения противоречивых начал - более продуктивных и нестабильных АФЦ с постоянным отчуждением фитомассы и менее продуктивных и стабильных естественных сообществ при отсутствии отчуждения или при частичном отчуждении фитомассы необходимы энергетические субсидии. Задача агрофитоценологии заключается не в том, чтобы исключить их, а в том, чтобы снизить их величину, и за счет поиска оптимальных форм и точек приложения, повысить их эффективность, исключить или снизить самопроизвольную утечку энергии из сообщества и экосистемы.

Роль концепции экологической сукцессии

После концепции ниши учение о сукцессиях представляет собой второе по важности теоретическое основание экологии, позволяющее изучать, объяснить и прогнозировать неисчерпаемое разнообразие постепенных направленных (векторизованных) изменений в растительности и экосистемах.

которые вызываются действием внешних или внутренних факторов.

В подавляющем большинстве случаев практика заинтересована в пресечении сукцессий АФЦ и поддержании стабильной среды и структуры. Тем не менее, уже в случае, когда в смеси однолетних культур размыкаются во времени пик цветения и, соответственно, максимального поглощения ресурсов, фактически используется именно принцип сукцессии, хотя она краткосрочна и продолжается всего несколько месяцев. Еще более возрастает роль этого принципа при создании травосмесей продленного продуктивного долголетия, в состав которых включают виды с разной длительностью жизненного цикла и разными темпами развития. В результате сукцессия приобретает программированный характер и в разные годы доминируют разные виды, что поддерживает в таком многолетнем АФЦ продуктивность и режим ценотической замкнутости. Сорные виды при этом попадают под активный фитоценотический контроль и представлены невысокой плотностью популяций, что делает их сплошь и рядом даже полезной вкусовой добавкой к селу или пастбищному корму.

Принцип программированной сукцессии чисто эмпирически уже давно используется в луговодстве, при "монтаже" (Курикин, 1983) травосмесей. При этом и режим конкуренции и продуктивность АФЦ оказываются неуправляемыми. Происходит быстрое "выталкивание" вида предшествующей фазы следующим доминантом последовательности, растения не полностью отработывают свой потенциал и, как следствие этого, нерационально используется высевной семенной материал. Для погашения конкуренции при создании таких травосмесей в 2-3 раза завышается норма посева семян и снижается срок продуктивного долголетия, т.к. при обострении конкуренции между культурными доминантами повышаются шансы захвата ниш сорными видами и вырождения травосмеси.

В отдельных случаях (Карелия, Коми АССР) удается поддерживать травосмеси в продуктивном состоянии до 20 и более лет, однако это скорее исключение, чем правило, и этот "региональный" успех луговодов объясняется довольно просто. На удобренных почвах выходцы из местной растительности, адаптированные к бедным, кислым и холодным почвам, оказываются слабыми конкурентами эутрофным сеянцам трав. Даже такой сильный виолент как канареечник в условиях Коми АССР способен подавлять сорные компоненты и доминировать в АФЦ только при внесении азотных минеральных удобрений в дозе не ниже 90 кг действующего вещества на гектар (Турубанова, Миркин, 1987). В тех районах, где почвы достаточно богаты, у эутрофных внедряющихся видов много больше шансов вытеснить из АФЦ культурные травы и это сокращает срок использования травосмеси до 3-6 лет, что резко повышает себестоимость получаемого сена или пастбищного корма.

Обеспечение продуктивного долголетия (если, разумеется, речь не идет о посевах трав в севообороте) возможно практически, тем не менее, в любых условиях, если в состав травосмеси включены виды, экология которых соответствует этим условиям и они могут сформировать сук-

цессионную последовательность с "передачей эстафеты" максимального развития от одного вида к другому. Ассортимент трав, которыми на сегодняшний день располагают хозяйства, удивительно беден и для успешного "монтажа" разных травосмесей необходимо резко интенсифицировать селекцию луговых трав на основе местных диких популяций и из, так называемых, "народных" сортов, которые обычно имеют богатый генотип. При этом возможна специальная селекция именно сортов как компонентов травосмесей, к которым предъявляются иные требования, чем, скажем, к тем же видам, выращиваемым в чистых посевах. Целесообразно, к примеру, собирать и размножать семена с особей, которые дольше прочих удерживаются в травосмеси, так как именно они характеризуются лучше выраженной способностью к дифференциации ниш и обладают комплексом свойств KRS (способны конкурировать, выдерживать ценотический стресс и размножаться). Необходимо усилить работы по селекции устойчивых бобовых для лесной зоны (за счет местных видов горошка и чины) и злаков - для степной зоны. В условиях дефицита влаги на богаре хорошо растут донники и эспарцеты, но нужно большее разнообразие сортов житняка, ломкоколосника, регнерии, бекорневидного пырея.

При наличии достаточного разнообразия исходного материала необходимо каждому сорту (или хотя бы виду) дать его эколого-ценотическую характеристику. Поскольку взаимоотношения компонентов в травосмеси малоспецифичны и конкуренция носит характер "диффузной", то подбор компонентов в зависимости от условий и требуемой длительности использования вполне в состоянии (при наличии соответствующей информации) выполнить компьютер, хотя и хороший агроном-луговод на основании знания особенностей видов может спрогнозировать и запрограммировать сукцессию травосмеси.

Автотенная по своей природе сукцессия в травосмеси может управляться режимом использования и удобрения, в нужное время можно помочь внесением азотного удобрения злакам, подавить сорняки или внесением фосфорно-калийных удобрений поддержать бобовые компоненты. Рыхлокустовые и корневишные злаки могут быть простимулированы соответствующей обработкой дернины в случае нарушения травостоя (ранние морозы без снега, нарушение режима использования). Сукцессию можно "подправить" подсевом бобовых или злаковых трав без разрушения сформировавшейся дернины. И при всем этом следует помнить, что любое внешнее воздействие опосредствуется через режим ценотических отношений и вызывает процесс перераспределения ниш.

Распространившееся в последние годы интенсивное травосеяние, когда на короткий срок высеваются травы, чаще в чистом виде, которые многократно за сезон скашиваются (или скармливаются) при дозах удобрений 300-400 кг/га действующего вещества азота являются не единственным и в ряде случаев не лучшим вариантом решения вопроса дефицита кормов. Если позволяют площади, значительно лучше использовать те же удобрения при дозах 60-90 кг-га. Окупаемость каждого килограмма азота при

этом и качество корма будут выше, а себестоимость за счет продления срока службы АФЦ – ниже. Не приходится говорить о том, что в этом случае резко сократится смыл удобрений в водоемы.

Изучение селетальной растительности

При оптимизации структуры АФЦ, ставится задача повышения его продуктивности и замкнутости от массового развития сорных видов перехватывающих ресурсы. Поскольку последние являются неотъемлемым компонентом АФЦ, стоит остановиться на этом вопросе несколько подробнее. Т.Н.Ульянова (1986, а,б) убедительно показала, что связь сорных и культурных растений – генетическая и, что они не только представляют один и тот же тип стратегии, но и могут переходить друг в друга. Многие культурные растения (рожь) имеют сорняки в качестве исходных родительских форм и многие сорняки – это одичавшие культурные растения (конопля, сорно-полевой подсолнечник и т.д.). При этом арсенал адаптации сорных растений всегда совершеннее, чем стратегия их культурных сородичей, и это порождает сложности при контроле их численности. В то же время в агрономии сильна тенденция к абсолютному уничтожению сорняков и созданию абсолютно чистых посевов. Эта тенденция, с одной стороны, экономически ущербная, так как требует нереально высоких затрат энергии. С другой стороны, что убедительно показано в коллективной сводке "Биология и экология сорняков" ("Biology and ecology of weeds", 1982), она антиэкологична, так как если численность популяций сорных растений ниже экономического порога (начиная с которого затраты на контроль ниже, чем прибавка урожая), то использование пестицидов практически не повышает урожай, но загрязняет экологическую среду. При невысокой численности оказываются полезными компоненты АФЦ, благотворно влияющие на процессы кругооборота элементов питания.

Нередко на сорняки "валят" все недоработки по правильному подбору культур, соблюдению агротехники, применению удобрений и т.д. Как показал К.М.Рудаков (1985), при переходе от степной зоны к лесостепной в Башкирском Зауралье засоренность посевов возрастает в два раза, но урожай при это за счет благоприятного режима осадков по большинству культур не уменьшается, а увеличивается в 1,5 раза.

Таким образом, антиэкологичное понятие "борьбы" следует заменить более экологичным эквивалентом "контроль" и осуществлять его на основе знания пороговых значений засоренности. Задача установления пороговых значений сложная и ее решение в нашей стране еще только началось (Зуза, 1986; Зубков, 1984). Тем не менее, к ней необходимо привлечь внимание в самом ближайшем будущем.

Система контроля сорных растений должна носить интегративный, комплексный характер и включать все возможные способы: агротехнический, биологический, фитоценотический и, конечно, химический, хотя последний не должен рассматриваться как панацея. Гербициды должны быть лишь

"запалом целной реакции" (Воробьев, 1983), в которую вовлекаются все элементы системы контроля. В свою очередь и сами гербициды должны син-тезироваться с учетом требований экологии, направленность их должна повышаться, а токсичность для прочих компонентов экосистем снижаться. Они должны объединяться в ротационные циклы, исключающие накопление устойчивых к гербицидам форм сорных растений и обладать коротким циклом разрушения.

В основу контроля должен быть положен постоянный мониторинг за состоянием не только развивающихся сорняков, но и банков семян в почвах. В изучении последнего в нашей стране отмечается полный застой и потому мы почти ничего не знаем о потенциальной возможности засорения посевов в разные по климату годы.

При организации системы контроля сеgetальных сорных видов с использованием экологических подходов важную роль приобретает изучение так называемых сеgetальных сообществ, т.е. совокупностей сорных видов, организованных экологическими условиями. Строго говоря, эти совокупности сообществами не являются, так как выступают лишь частями АФЦ, т.е. его сингулярами. Однако поскольку возникла традиция изучения "сеgetальных сообществ" и "сеgetальной растительности", не целесообразно отказываться от этих вполне устоявшихся понятий.

Сеgetальные сообщества отличаются замечательной устойчивостью флористического состава за счет банков семян и вегетативных зачатков и организующего начала эдафо-климатической среды и постоянных антропогенных воздействий. Тем не менее, в последние годы, в связи с повышением уровня агротехники и введением ротаций гербицидов, отмечено обеднение видового состава сеgetальной растительности при увеличении удельной роли генетически-пластичных видов сорняков, которые оказались как бы преадаптированными к мерам интенсивного химического контроля. В связи с этим в ФРГ, ГДР и ПНР даже предпринимаются попытки организации специальных "заповедников", где выращиваются традиционные культуры без применения химических средств борьбы и таким образом сохраняются исчезающие виды сорняков подобных *Agrostemma githago*. Любимый вид растений, если он даже кажется бесполезным сегодня, может оказаться полезным завтра и потому было бы преступлением допустить исчезновение каких-либо видов, в том числе и видов сеgetальной флоры.

Снижение роли пестицидов возможно при тщательном изучении биологии сорных видов и знании закономерностей их распространения и доминирования в зависимости от эдафо-климатических условий, обработки почвы и ценотического режима, который складывается на той или иной ротационной фазе АФЦ. Большую помощь в выявлении этих закономерностей может оказать эколого-флористическая классификация сеgetальных сообществ, которая строится на основе подхода Браун-Бланке. Как было недавно показано в обзоре по этой проблеме (Абрамова, Миркин, 1986), такого рода классификации (синтаксономия), разработанные ранее в странах За-

падной Европы, ныне становятся популярными в нашей стране. Разработана синтаксономия для ряда районов (Башкирия, Удмуртия, Якутия, Украина). Такие классификации, с одной стороны, позволяют более точно прогнозировать вспышки численности опасных засорителей и показывают их зависимость от почв, погодных условий и фаз севооборота, а с другой — являются еще и индикаторами свойств почвенной среды, т.е. ее обеспеченности азотом, кальцием, реакции почвенного раствора и т.д. (Bioindication ..., 1985).

После хозяйственной генерализации эколого-флористической классификации можно строить схемы типов засоренности, используя два ранга — зонально-эдафического типа (ЗЭТ), отражающего видовой состав и устанавливаемого либо в ранге ассоциации, либо объединяющего сеgetальные сообщества нескольких близких ассоциаций, и агроценотического варианта (АВ), выделяемого по характеру доминантов и соответствующего биологическому типу засоренности, в пределах ЗЭТ. Опыт составления такой классификации был предпринят в Башкирии (Миркин и др., 1987), которая оказалась хорошей основой для разработки дифференцированной комплексной системы контроля засоренности полей. Именно в разрезе ЗЭТ и АВ должны определяться и пороги засоренности.

Заключение

При обсуждении наиболее принципиальных теоретических аспектов агрофитоценологии автор старался показать не столько современное состояние разработок, сколько их перспективные направления. В настоящее время агрофитоценологические исследования распылены по различным учреждениям и единая координационная программа, которая объединила бы усилия всех заинтересованных специалистов, независимо от их ведомственной принадлежности, отсутствует, о чем уже говорилось в начале статьи. Назрела необходимость разработки специальной комплексной программы "АГРОЭКОСИСТЕМА", которая бы объединила усилия и академической и вузовской и отраслевой науки и непосредственно специалистов и руководителей Агропрома, который может финансировать отраслевые и проблемные лаборатории вузов. Без такой организационной перестройки нельзя обеспечить развитие фундаментальных исследований, а без развития теории сегодня не будет отдачи науки практике завтрашнего дня. Слова А.Эйнштейна о том, что нет ничего практичнее, чем хорошая теория, должны стать основным девизом агрофитоценологических исследований.

Л и т е р а т у р а

- Абрамова Л. М., Миркин Б. М. Флористическая классификация сеgetальных сообществ // Успехи современной биологии. 1986. Т.101, вып.3. С.462-474.
- Биоценоз пшеничного поля / Под отв. ред. Н.М.Черкасова. М.: Наука, 1986. 72 с.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

- В о р о б ь е в Н. Е. Состояние и перспективы исследования сорных растений агрофитоценозов // Материалы III Всесоюз. совещ. по вопросам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1984. С.18-26.
- Г р о д з и н с к и й А. М. Методологические проблемы агробиогеоценологии // Материалы III Всесоюз. совещ. по вопросам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск. 1984. С.4-12.
- З у б к о в А. Ф. Методика оценки комплексной вредоносности организмов на зерновых культурах. Л.: ВИЗР. 1983. 44 с.
- З у з а В. С. О конкурентных взаимоотношениях культурных и сорных растений // Биологические науки, 1986. № 7. С.51-66.
- К о т е л и н а Н. С., А р ч е г о в а И. Б., Т у р у б а н о - в а Л. П. и др. Формирование тундровых агроценозов // II Всесоюз. совещ. "Общие проблемы биогеоценологии". Тез. докл. Ч II. М.: Наука, 1986. С.128-129.
- К у р к и н К. А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюлл. МОИП., отд. биол., 1983. Т.88, № 4. С.13-24.
- М а р к о в М. В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КазГУ, 1986. 109 с.
- М и р к и н Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.
- М и р к и н Б. М. Современные проблемы агрофитоценологии // Журн. общ. биол. 1986. Т.47, вып. I. С.3-12.
- М и р к и н Б. М., Т у г а н а е в В. В. Парадигмы современной геоботаники и теория агрофитоценологии // Матер. III Всесоюз. совещ. по вопросам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1984. С.38-41.
- М и р к и н Б. М., А б р а м о в а Л. М., И ш б и р д и н А. Р., Р у д а к о в К. М. Место эколого-флористической классификации сеgetальной растительности в разработке "Новой сельскохозяйственной стратегии" // Биол. науки, 1987, № 8.
- Н е ч а е в а Н. Т. Экологические и биогеоценологические основы создания культурфитоценозов в пустынях Средней Азии // II Всесоюз. совещ. "Общие проблемы биогеоценологии". Тез. докл. М., 1986. Т. I. С.2-44.
- О д у м Ю. // Экология. М.: Мир, 1986. Т. I. 327 с., Т. 2. 376 с.
- П и а н к а Э. // Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Р а б о т н о в Т. А. // Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Р а б о т н о в Т. А. // Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с.
- Р у д а к о в К. М. О возможностях использования экстенсивного обслеования агрофитоценозов для контроля засоренности полей Башкирского Зауралья // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа. 1986. С.48-60.
- С о л о м а х а В. А. Агротипология сеgetальной рослинності і Правобережного Лісостепу України // Укр. бот. журн. 1986. Т.43, № 5. С.47-52.
- Т у р у б а н о в а Л. П., М и р к и н Б. М. О сукцессиях в посевах канареечника // Ботан. журн. 1988. Т.73, № 7.
- У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- У л ь я н о в а Т. Н. Видовой состав сорно-полевых растений флоры Советского Дальнего Востока // Ботан. журн. 1985а. Т.70, № 4. С.482-490.
- У л ь я н о в а Т. Н. Сорно-полевые растения Советского Дальнего Востока (таксономический состав, география, вопросы биологических

осков борьбы) // Автореф. дисс. докт. биол. наук. Л., 1985 б.
33 с.

Ю р и н П. В. Структура агрофитоценоза и урожай. М.: Изд-во МГУ,
1979. 280 с.

Bioindication in terrestrischen Ökosystemen. Herausgeg. von R.Schubert. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1985. 327 s.

Biology and ecology of weeds / Ed. W.Holzner and M.Numata. The Hague: Dr. W.Junk publ., 1982. 461 p.

УДК 633/635:581.55(575)

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ КУЛЬТУР ФИТОЦЕНОЗОВ В ПУСТЫНЯХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Н.Т.Нечаева

Институт пустынь АН ТССР, Ашхабад

Создание культурфитоценозов (КФЦ) пастбищного назначения производится при осадках 140–250 мм в год в богарных условиях без орошения и удобрения, только за счет более полного использования природных ресурсов. КФЦ из нескольких видов аборигенных растений различных биоморф создаются на низком агрофоне, т.е. в условиях, близких к природным. В этих условиях КФЦ при достаточно высокой продуктивности в 3–8 раз (и не менее, чем вдвое более природных) оказываются длительно живущими (порядка 15–50 лет и более) и достаточно устойчивыми к экстремальным условиям пустыни, в частности, к засухе.

При создании КФЦ пастбищного и лесного назначения пользовались известными теоретическими положениями фитоценологии, биогеоценологии и экологии. Обычно эти научные основы лишь объясняют закономерности в природных биогеоценозах. Они, к сожалению, мало используются в практике рационального использования и обогащения растительного покрова. В связи с этим нужно подчеркнуть прямое применение теории в экспериментальной геоботанике при создании КФЦ пастбищного назначения в различных типах пустынь Средней Азии.

Оценка экологических ресурсов

Известно, что на барханных песках, лишенных растительности, в более глубоких слоях всегда имеется запас влаги, так как она не расходуется на транспирацию растениями. На задерненных светлых сероземах предгорных пустынь поверхностный слой почвы иссушается травами, а на вспашке, с почти уничтоженной дерниной трав, влага просачивается вглубь, где и накапливается.

По наблюдениям З.Ш.Шамсутдинова (1975) растения естественного эфемероидного поливыника могут использовать ресурсы очень небольшого слоя почвы мощностью 0–90 см, где на 1 га содержится: влаги – 530 т, гумуса – 42,3, общего азота – 3,5, фосфора – 18,1 и подвижного калия – 2,0 т/га. Искусственные же фитоценозы, имеющие в составе кустарники

© Н.Т.Нечаева, 1990.

и полукустарники, могут использовать запасы влаги и питательных веществ в значительно большем объеме почвы. Например, КФЦ полынный черносаксаульник осваивает слой почвы 0-830 см, где содержится 4761,6 т воды, 155,2 т гумуса, 30,5 т общего азота, 178,0 т фосфора и 6,6 т подвижного калия.

В антропогенных фитоценозах (ФЦ) с бедным растительным покровом, преимущественно из трав, ресурсы более глубоких слоев почвы не осваиваются растительностью.

Вскрытые резервы влаги и питательных минеральных ресурсов более глубоких слоев почвы были реализованы при создании КФЦ из кустарников и полукустарников с более глубокими, чем у трав, корневыми системами.

Проблема жизненных форм растений

Особенно важное значение в экстремальной обстановке пустынь приобретает проблема жизненных форм (ЖФ). Обитая в неблагоприятных условиях, растения нашли различные пути приспособления к недостатку влаги, высоким температурам, подвижности песков, засоленности почв, что проявилось в формировании разнообразных ЖФ растений.

Состав ЖФ обуславливает характер и размер накапливаемой биомассы (первичной продукции), являющейся кормовой базой для животных как для диких, так и для домашних. Размер первичной продукции определяет выход вторичной, составляющей значительную часть продовольственных и технических ресурсов, получаемых за счет диких промысловых животных и от пустынного животноводства — овцеводства и верблюдоводства.

Для управления использованием растительного покрова с целью получения наибольшего количества продукции при сохранности экосистем, в частности, в пастбищном и лесном хозяйствах, необходимо хорошо знать особенности ЖФ и растительных сообществ, формируемых ими.

Морфологическая характеристика жизненных форм растений. В отношении состава ЖФ пустынная растительность достаточно разнообразна. Изученные в этом отношении 277 видов растений пустыни Каракумы представлены 58 ЖФ. Наибольшей экологической дифференциацией отличаются древесные (37 видов и 17 ЖФ) и полудревесные растения (39 видов и 15 ЖФ), а также многолетние травы (60 видов и 19 ЖФ). Гораздо менее дифференцированы однолетники (139 видов и 6 ЖФ). По количеству видов в растительных сообществах пустынь преобладают однолетние травы, но лишь немногие из них играют доминирующую роль, тогда как большинство кустарниковых и полукустарниковых растений являются доминантами растительного покрова (Нечаева и др., 1973).

Для понимания жизнедеятельности биологической и хозяйственной продуктивности большое значение имеет морфология надземных и подземных органов и соотношение высоты (глубины), диаметра кроны и корневых систем и биомассы надземных и подземных органов (Нечаева и др., 1979). Это тем более важно, что до последнего времени в литературе (Родин,

1961; Родия и Базилевич, 1965) господствовали неточности в соотношении наземных и подземных органов у отдельных видов и в фитоценозах аридной зоны в сторону завышения биомассы подземных частей растений.

Различные ЖФ пустынных растений характеризуются такими параметрами: у деревьев высота и диаметр крон меньше глубины и диаметра корневых систем; кубатура воздушной среды, осваиваемая кронами, в 3-7 раз меньше объема почвы, осваиваемого корнями. Биомасса (вес) наземных органов у пустынных деревьев равна или несколько меньше, чем биомасса корней, соотношение биомассы надземных и подземных частей колеблется в пределах от 1:0,6 до 1:1,4; у кустарников глубина и диаметр корневых систем превышает надземную часть в 2-4 раза, а биомасса корней равна или в 1,5 раза больше надземной части. У полукустарниковых растений высота крон в 2-3 раза меньше глубины корневых систем, а кубатура воздушной среды, осваиваемой корнями, в 5 раз меньше кубатуры почвы, осваиваемой корнями. По массе надземные и подземные органы близки (от 1:0,4 до 1:2). У большинства видов многолетних трав подземные органы по размерам, и биомассе во много раз превосходят надземные побеги. Особенно велика масса подземных органов у корнеотпрысковых (1:3) и корневищных трав (от 1:18 до 1:24). У всех однолетников корневые системы развиты слабо и надземная биомасса во много раз (в 5-10) превышает массу корней. Особенно мала масса корней у озимых однолетников, вегетирующих весной ("эфмеров"), и несколько больше она у яровых видов, вегетирующих в летне-осенний сухой период.

Уровень и степень устойчивости урожая (побегов текущего года) к неблагоприятным факторам среды зависит от морфологических и биологических особенностей растений, относящихся к различным биоморфам.

В этом отношении большую роль играет наличие у растений многолетних органов, которые живут длительное время и являются резервом накопления пластических веществ, гарантирующих удовлетворительный уровень урожая даже в засушливые годы. У древесно-кустарниковых растений - это многолетние одревесневшие части: однолетние побеги (корм) у деревьев составляют только 6-8%, у кустарников - 8-20%, а 90-95% всей надземной части - это многолетние ветви. У полукустарников удельный вес зеленых частей 31-35%, а у полукустарничков - 40-70%, следовательно, удельный вес многолетней части у этих растений значительно меньше, что и обуславливает менее устойчивый урожай по годам. У трав только пустынные осоки обладают мощными подземными корневищами, обеспечивающими удовлетворительное развитие в неблагоприятные годы.

Пустынные растительные сообщества Средней Азии и Казахстана получили наименование кустарниковые, полукустарничковые и травяные в зависимости от преобладания в них ЖФ растений. Но в фитоценозах обычно присутствуют разные ЖФ и сочетание их в каждом отдельном случае определяет возможности использования ресурсов среды. А это выражается в размере биологической и хозяйственной продукции. Объединение рас-

тений в ЖФ при анализе структуры и продуктивности фитоценозов очень важно, так как отдельные виды слишком многочисленны, а объединение в ЖФ на основе общности видов по ряду признаков и, в частности, по единой экологической нише, облегчает анализ (Зозулин, 1977; Нечаева, 1975).

Состав ЖФ в растительном покрове пустынь определяет не только уровень общей фитомассы, но и размер урожая и размах его колебаний по годам в зависимости от метеорологических условий (табл. I).

Т а б л и ц а I

Биомасса и урожай кормов на природных пастбищах с различными биоморфами растений, ц/га (многолетние средние значения)

Тип растительности	Надземная часть			Подземная часть	Вся биомасса	Колебания по годам урожая
	урожай (побегли текущего года)	многолетние части	итого			
1. Кустарниковая песчаной пустыни (белосаксаульники осоковые)	4,73	-32,81	37,54	43,19	80,73	3,0-7,5
в том числе:						
кустарники	-	-	35,30	24,85	62,15	-
полукустарники	-	-	0,05	0,10	0,15	-
многолетники	-	-	0,96	18,08	19,04	-
однолетники	-	-	1,03	0,16	1,19	-
2. Полукустарничковая, глинистая пустыня (полюнно-солянковая)	4,50	28,02	32,52	18,73	51,25	2,2-10,5
в том числе:						
кустарники	-	-	3,25	1,61	4,86	-
полукустарнички	-	-	28,58	15,51	44,09	-
многолетники	-	-	0,02	0,01	0,03	-
однолетники	-	-	0,62	1,21	1,83	-
3. Травяная на светлых сероземах предгорий (осоково-мятликковая)	4,50	Нет	4,50	24,70	29,90	1,3-12,3
в том числе:						
многолетники	-	-	1,20	24,00	-	-
однолетники	-	-	4,40	0,70	-	-

Многолетний средний урожай кормов (максимальный за год с площади 1 га) на всех типах растительности довольно близок, он составляет 4,5-4,7 ц/га, но колебания его по годам очень значительны. Менее всего изменяется урожай на кустарниковых пастбищах (64-195%) и наиболее зна-

чительны погодичные флюктуации урожая в травяных сообществах (29-273%) от средней величины урожая.

Потенциальный урожай кормов и его колебания по годам, как мы видели, определяет величина общей фитомассы (надземной и подземной), обусловленная участием в ней разных ЖФ. Потенциальная урожайность, как и пределы колебаний урожая по годам, очень важны в практическом отношении, так как в неурожайные годы недостаток кормов восполняется завозом сена и концентратов из оазисов, что обходится дорого.

Оценка стратегии жизненных форм при создании культурфитоценозов.

Использованы практически морфологические, ценотические и экологические особенности и свойства различных биоморф, охарактеризованных выше.

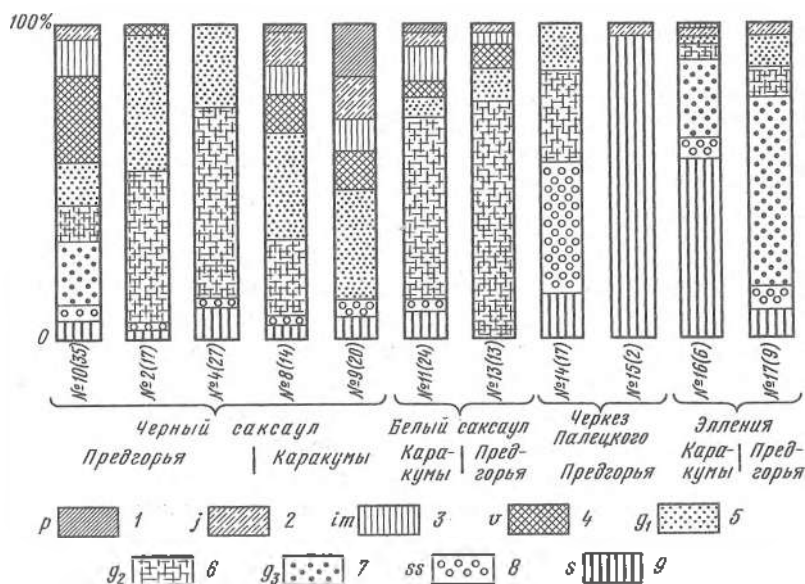
Вертикальную и горизонтальную структуру, продуктивность, а в значительной мере и функционирование фитоценозов обуславливает состав ЖФ. Высокую продуктивность КФЦ обеспечивает участие в их структуре различных биоморф — кустарников, полукустарников и трав, благодаря чему надземные органы растений располагаются на разном уровне в воздушной среде, а корни в почве, осваивая большой объем окружающей среды с жизненным ресурсом: в воздухе до 3-5 м, в почве до 15 м.

Придавая большое значение вертикальной и горизонтальной структурам КФЦ, одновременно с другими исследователями (Бялкович, 1960; Дылис и др., 1964; Уткин и др., 1969; Быков, 1973), а также особенностям функционирования КФЦ в зависимости от состава жизненных форм (Зозулин, 1977; Нечаева, 1975), была произведена всесторонняя оценка различных ЖФ растений (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973) для отбора видов в культуру.

По своим ценотическим свойствам растения далеко не одинаковы, их определяет принадлежность к определенному ценотипу. Д.Г.Раменский (1971) выделил виоленты или силовики, пациенты или выносливцы и эксплеренты, способные быстро захватывать свободные территории, но не будучи энергичными и выносливыми, уступающие место более сильным видам. Эти свойства видов особенно сильно проявляются в процессе формирования КФЦ. Здесь один и тот же вид может переходить из одного ценотипа в другой, например, в первые годы жизни кустарники и многие полукустарники ведут себя как пациенты, но с достижением генеративной фазы усиливается их средообразующая роль и они становятся силовиками (виолентами). В процессе формирования КФЦ пока не завоевали жизненное пространство будущие виоленты, в массе развиваются эксплеренты, в частности, на распахке это однолетние злаки из запаса семян в почве. Через 1-2 года они резко снижают свое обилие, вытесняемые высеванными виолентами. Но появление эксплерентов играет положительную роль, обеспечивая получение урожая в первый год закладки КФЦ, пока не обрели силу виоленты.

Учено, что каждая ЖФ растений обладает определенной зависимостью от факторов внешней среды, что различные ЖФ по-разному приспосабливаются к экстремальным условиям пустыни и использование среды целым КФЦ

происходит по принципу экологической очереди: виоленты, как наиболее сильные организмы, перехватывают наибольшее количество материально-энергетических ресурсов, а другие используют лишь остатки (Нечаева, Приходько, 1966; Федосеев, Нечаева, 1962; Раменский, 1971; Марков, 1972; Утекин, 1977; Шамсутдинов, Ибрагимов, 1983). Учитывая это, в КФЦ, в основном, использовались виоленты, способные достаточно полно использовать имеющиеся в природе ресурсы. Эти виды и включались в высеваемые смеси, причем доля участия того или иного вида определялась не только принадлежностью растений к определенному ценотипу, а и хозяйственными задачами, сезонным назначением пастбища. Как правило, для смесей выбирались растения, обладающие большой конкурентной мощностью, средовлиянием (виоленты). Создаваемые КФЦ должны были отличаться высокой урожайностью, устойчивостью, продолжительностью жизни, конкурентной силой и вместе с тем уживаемостью с другими видами. Виоленты, обладая высокой средообразующей способностью и изменяя среду, в первую очередь, почвы, обеспечивают условия для жизнедеятельности друг друга в КФЦ.



Р и с. 1. Структура ценопопуляций кустарников в культурофитоценозах пустынной зоны, % (в скобках указан возраст КФЦ)

р - всходы текущего года; j - ювенильные; im - имматурные; v - виргинальные; g₁ - молодые генеративные; g₂ - средневозрастные генеративные; g₃ - старые генеративные; ss - субсенильные; s - сенильные

В изученных КФЦ хорошо уживались черный и белый саксаулы с черкезом; оба вида саксаула с жузгунами; разные виды жузгуна между собой; элления (чогой) с полынью, если произрастали примерно в равных коли-

чествах, а в случае преобладания элиения полынй подавлялась, с жузганами плохо уживались черкезы и чогон.

Механизм подавления различен: чаще — это изменение почв под влиянием опада, а иногда медленно разлагающийся опад, как у жузгунов, механически препятствуют появлению всходов и их дальнейшей жизни (Нечаева, Приходько, 1966).

В условиях пустынь изучение этого вопроса представляет большие методические трудности, так как зачастую не все компоненты смеси, в зависимости от метеорологических условий, дают всходы и развиваются дальше и нельзя всегда получить 2-3-видовые или полидоминантные сообщества, как это предполагалось при высевании смеси семян.

Процесс саморегуляции, свойственный природной растительности (Александрова, 1962; Сукачев, 1967), протекает и в КФЦ. Ценотическая совместимость или несовместимость видов в КФЦ выражена ярче, так как они значительно гуще по сравнению с природными. В молодых фитоценозах сильнее выражена конкуренция в борьбе за влагу и выживают всходы, которые появились раньше и успели развить более глубокие корни. С двух — четырех лет вступает в силу средообразующая деятельность растений, влияние фитогенных полей (Уранов, 1965; Нечаева, Приходько, 1966).

Реализация положения о флористической и ценотической полночленности фитоценозов

При конструировании КФЦ реализовано на практике положение о флористической и ценотической полночленности фитоценозов Л.Г.Раменского (1971) и Т.А.Работнова (1960).

Сравнение структуры и продуктивности коренных и антропогенных модификаций растительного покрова пустынь (Нечаева, 1969, 1975) позволило выявить неполночленность антропогенных сообществ. Оказалось, что в фитоценозах, подверженных интенсивной вырубке и перевыпасу, недостает многих жизненных форм и видов растений — нет кустарников, хорошо поедаемых полукустарников. Высота растений не превышает 50–80 см, корневые системы неглубокие — до 1–2 м. Поэтому не все слои воздушной среды и почвенные горизонты насыщены органами растений и ресурсы света, влаги, питательных веществ полностью не используются. Продукция растительной массы низка. Восстановив целесообразную структуру растительности путем создания КФЦ, можно было ожидать многоярусных, разнообразных сообществ с высокой продуктивностью, что и осуществилось.

При подборе фитомелиорантов оказалось, что наиболее надежными являются представители аборигенной формы, прошедшие длинный путь адаптации к экстремальным условиям пустыни, могущие произрастать при незначительном запасе влаги и питательных веществ. Они быстро реагируют даже на незначительное улучшение экологических условий, создаваемых простейшей обработкой почвы: грубой распашкой, боронованием, закладкой влагонакопительных и песконакопительных борозд. Это кустарники *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Aellenia turcomanica*, *A. subaphylla*,

Salsola paletzkiana, *S. richteri*, *Ephedra strobilacea*, различные виды из рода *Calligonum*, полукустарники *Kochia prostrata*, *Salsola orientalis*, *Ceratoides ewersmanniana*, различные виды *Artemisia* из секции *Seriphidium* и другие. Использовались и многолетники из родов *Astragalus*, *Agropyron*, *Poa*, *Ferula*, *Dorema*, однолетники из родов *Anisantha*, *Eriopyrum*, *Zamieraria*, *Malcolmia*, *Agriophyllum*, *Salsola* и др.

У аборигенных кустарников и полукустарников в культуре появились ценные биологические свойства: у них дружно и рано формируется скелет особи в надземной и подземной частях, растения отличаются высокой жизнённостью, многочисленностью однолетних побегов и высоким урожаем кормовой массы. Все они обильно плодоносят и вступают в генеративную фазу в более молодом возрасте, чем в природе, часто в первый год жизни.

Структура ценопопуляций в культурфитоценозах

Применительно к КФЦ возрастная структура ценопопуляций оказалась особенно важной для оценки продуктивности, выявления особенностей возобновления и прогнозирования продолжительности жизни. Продолжительность жизни нужно знать для практики, так как возникает вопрос, как изменяется их продуктивность с возрастом, через сколько лет нужно пересевать КФЦ.

Говоря о численности особей в ценопопуляциях КФЦ, следует сравнивать их с природными: белый саксаул в природе обычно составляет 250 особей/га, черный саксаул — 400 особей/га. В культурфитоценозах эти растения образуют популяции численностью 2,5 и 4,5 тыс. особей/га.

Обратимся к рис. I и табл. 2, характеризующим возрастной состав ценопопуляций основных видов кустарников-фитомелиорантов в КФЦ. В предгорьях на полосах густые черносаксаульники (3525 особей/га) с хорошо развитыми особями представлены популяциями, состоящими преимущественно из генеративных особей (№ 2 и 4). Это обуславливает высокую продуктивность, но не обеспечивает обновления возрастного состава.

КФЦ № 10 характеризует популяцию черного саксаула нормального типа (численность 1600 особей/га) с разновозрастным составом особей. Она сформировалась благодаря расселению черного саксаула (и других кустарников) за пределы распаханых полос. В предгорьях с дерниной из высоких трав на целине такое возобновление наблюдается только в очень засушливые годы, когда травы угнетены и освобождается экологическая ниша, необходимая для проживания всходов посеянных кустарников. Обычно в природе эта благоприятная обстановка кустарниками не используется за отсутствием их семян в почве, в связи с полным уничтожением кустарников. От обильно же плодоносящих посеянных растений как в полосах, так и за их пределами, семена разносятся ветром, прорастают и укореняются. Формируются ценопопуляции нормального типа с большой численностью особей. Улучшенные площади расширяются и сливаются в сплошной массив.

Т а б л и ц а 2

Количественно-возрастной состав ценопопулций кустарников в пастбищных культурубитопецовых пустынь Средней Азии, апрель 1986 г. (числитель — численность на I га, знаменатель — %)

№ и возраст (в скобках), географическое положение, экологические условия и тип возобновления	Возрастная группа и возраст, лет (в скобках)										Всего	
	претегенеративный период					генеративный период						постегенеративный период
	P	f	dm	y	Σ ₁	Σ ₂	Σ ₃	ΣΣ	Σ			
Черный оаисауи												
А. Предгорная зона												
№ 1 (17). Бадхиз, Овезчолук, полосная распашка задерненных светлых сероземов, возобновление типа "б"	-	-	-	28	575 (17) x	8	1375 (17)	-	-	-	2000 100	
№ 2 (17). Бадхиз, Карагазисуджи, полосная распашка задерненных светлых сероземов, возобновление типа "б"	-	-	-	2	50 (2-4)	42	3100 (17)	-	25 1	25 1	3525 100	
№ 3 (20). Карабиль, Саламкур, полосная распашка сероземов, возобновление типа "б"	-	-	-	-	50 (7)	20	184 (12-20)	-	17 8	-	251 100	
№ 4 (27). Карабиль, Ихиль, полосная распашка задерненных светлых сероземов, возобновление типа "б"	-	-	-	-	100 (15)	22	262 (26)	-	12 3	37 9	411 100	

№ и возраст (в скобках), географическое положение, экологические условия и тип возобновления	Возрастная группа и возраст, лет (в скобках)										Всего	
	прегенеративный период					генеративный период						постгенератив- ный период
	P	f	im	v		g ₁	g ₂	g ₃	ss	s		
№ 10(35). Карнаб, УзССР, полосная распашка, полностью ферридных легких серо-бурых почв, возобновление типа "Б"	-	$\frac{48}{3}$	$\frac{224}{14}$	$\frac{432}{27}$		$\frac{224}{14}$	$\frac{192}{12}$	$\frac{320}{20}$	$\frac{80}{5}$	$\frac{80}{5}$	$\frac{1600}{100}$	
№ 5(9). Каррыкуль, полосная распашка задерненных песков, возобновление типа "А"	-	$\frac{100(1-2)}{3}$	$\frac{500(3)}{14}$	$\frac{1000(4)}{27}$		$\frac{1225(5)}{34}$	$\frac{425(9)}{12}$	-	$\frac{75}{2}$	$\frac{275}{8}$	$\frac{3600}{100}$	
№ 6(9). Каррыкуль, полосная распашка такыровидных поверхностей с редкими полукустарничками, возобновление типа "А"	-	-	$\frac{300(3)}{4}$	$\frac{750(4)}{12}$		$\frac{2125(5-6)}{34}$	$\frac{1025(9)}{16}$	-	$\frac{400}{7}$	$\frac{1625}{27}$	$\frac{6225}{100}$	
№ 7(14). Каррыкуль, посев по бороздам на такыре, возобновление типа "А"	-	-	$\frac{300}{12}$	$\frac{333}{14}$		$\frac{1111(5-9)}{46}$	$\frac{666(10-14)}{28}$	-	-	-	$\frac{2410}{100}$	
№ 8(14). Каррыкуль, опесчаненный такыр, посев по бороздам, возобновление типа "А"	$\frac{100(3)}{3}$	$\frac{300}{10}$	$\frac{266}{9}$	$\frac{333}{12}$		$\frac{1235(5-9)}{43}$	$\frac{550(10-14)}{20}$	-	$\frac{17}{1}$	$\frac{50}{2}$	$\frac{2849}{100}$	

Б. Центральные Каракумы, грядово-такыровый комплекс

№ и возраст (в скобках), географическое положение, экологические условия и тип возобновления	Возрастная группа и возраст, лет (в скобках)										Всего	
	прегеноеративный период					генеративный период						постгеноеративный период
	P	f	im	v		с1	с2	с3	ss	s		
В. Контакт подгорной равнины Конетдага с Каракумами												
№ 9(12). Изянт, легкие пылеватые супеси с одинокими травами, посев по бороздам, возобновление типа "Б"	810	600	450	520		1765	-	-	215	140	4500	
	18	14	10	12		37			5	4	100	
Белый саксаул (<i>Haloxylon persicum</i>)												
№ 11(24). Каррыкуль, посев на рыхлых барханных песках высокой гряды, возобновление типа "а"	37	50	162	63		75(4-10)	775(11-24)	-	63	87	1312	
	3	4	12	4		6	60		4	7	100	
№ 12(24). Каррыкуль, посев на полосной раопашке слабозакрепленных мелкобугристых песков, возобновление типа "а"	-	-	75	262		412(4-10)	813(11-24)		63	425	2050	
			4	12		20	40		3	21	100	

х)Порослевые особи. Подчеркнуты используемые под выпас.

Это подчеркивает значение количества и особенно сроков выпадения осадков для различных КФ. Зимне-весенние осадки благоприятствуют травам. Степень развития и урожай последних прямо пропорционален их количеству. Передвижка осадков на позднюю весну (май) обуславливает угнетение трав, но обеспечивает появление и приживание всходов кустарников и хорошее развитие их взрослых особей. Таким образом, это тот случай, когда фитоценотический фактор играет решающую роль, несмотря на большое значение влаги для жизни растений в пустыне.

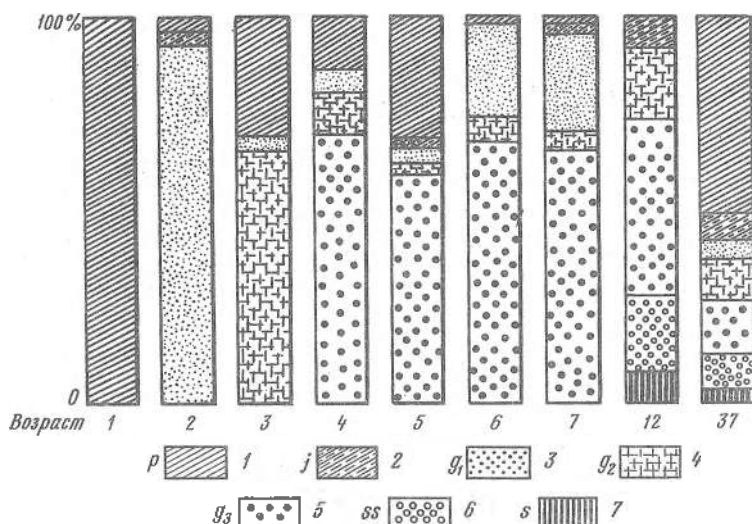
Внедрению кустарников при наличии вблизи источников их семян иногда способствует роющая деятельность песчанок, нарушающая дернину осоки и мятлика. Такое место в урочище Карабиль (№ 4). Однако небольшие площади колоний обуславливают появление лишь отдельных особей кустарника.

Черкезники, созданные посевом семян черкеза Палецкого, оказались почти одновозрастными (№ 14) и короткоживущими, очевидно, сказались неподходящие экологические условия, обычно черкез Палецкого обитает на барханных песках. В 17 лет полосы состояли наполовину из сухостоя. Нередки случаи, когда молодой черкез в посевах в возрасте 1-2 лет погибал (№ 15). Расселения черкеза за пределы полос не наблюдалось, возможно, что за 17 лет жизни не сложилось подходящих условий для возобновления на целине. Кроме того, черкез Палецкого особенно сильно повреждался личинками чернотелок.

Чоготники характеризуются слабым возобновлением в полосах и короткой жизнью, но наблюдался случай массового возобновления этого растения за пределами полос, по целине в засушливую весну. Это короткоживущий кустарник, но положительным его свойством является быстрый рост чогона, он плодоносит уже в первый год жизни и отлично поедается скотом.

В Каракумах искусственные КФЦ создаются на обарханенных песках, супесях, такырах, где нет дернины многолетних трав или на задерненных песках по распадке осоковой дернины. Почти во всех случаях в Каракумах наблюдается хорошее или удовлетворительное возобновление (№ 8, 9 и II), несмотря на меньшее количество осадков и более часто повторяющиеся, по сравнению с предгорной зоной, засушливые года. Всходы в разных случаях приурочены к различным местообитаниям: на барханных песках и супесчаной равнине они распределяются равномерно по всей площади в связи со сравнительной малочисленностью взрослых крупных кустов и слабой заросченностью травами барханных гряд (№ II) и супесчаной равнины (№ 9); на такырах в посеве по бороздам (№ 8) всходы и молодые растения тяготеют к наружным краям борозд; на распадке песков с осокой вадуты молодые особи распределяются в распаханых полосах (№ 12).

На формирование ценопопуляций фитомелиорантов в КФЦ большое прямое влияние оказывает запас влаги в почве. При наличии прочих условий, которые необходимы (густота растений и др.), массовые всходы бы-



Р и с. 2. Динамика возрастного состава ценопопуляции полны бадхызской в 37-летнем культурфитоценозе на песках, %, Бадхыз Туркмен. ССР (Условные обозначения те же, что и на рис.1)

вают не ежегодно, что в течение 37 лет прослежено в культуре полны бадхызской (рис.2). Но тем не менее видно, что годы с хорошими всходами не редки. Это и обеспечило хорошее состояние популяции полны в течение 37 лет. Даже не ежегодного обновления ценопопуляции полны оказалось достаточным для длительного, теоретически бесконечного существования данного вида на приколлдовзных песках Бадхыза.

Процессы возобновления в природе и в культурфитоценозах

Перед закладкой культурфитоценозов необходимо было изучить процесс возобновления кустарников и полукустарников в природе. Анализ возобновления в условиях антропогенных экосистем как более древних, так и современных показал, что в природе в почве отсутствуют диаспоры ценных кормовых растений. Это обусловлено различными причинами, преимущественно антропогенного характера, в результате которых кустарниковая и полукустарниковая растительность была уничтожена. Площади жузгунников и полынников в Карабиле и Бадхызе ТССР сократились буквально на глазах, так как в предгорной зоне они интенсивно вырубались на топливо, а их место быстро занимают многолетние травы — осока толстолобковая и мятлик луковичный.

Изучение взаимоотношений между кустарниками и травами в природе (Коровин, 1934; Буртыги и др., 1956; Нечаева, Приходько, 1966; Намсутдинов, 1975), а позже и в культуре, показало, что травы оказывают силь-

ную конкуренцию только всходам кустарников и полукустарников, когда они используют одну экологическую нишу — поверхностные слои почвы. Со второго года жизни корни у кустарников углубляются и позже эти разные жизненные формы живут за счет почвенных ресурсов различной глубины и вполне уживаются в фитоценозах. Были найдены практические пути устранения конкуренции со стороны трав для всходов кустарников в виде грубой распушки. На приколдовских песках всходы приживались удовлетворительно, хотя взамен конкуренции трав здесь выступили другие неблагоприятные явления и особенно подвижность барханных песков.

В дальнейшем процессы возобновления изучались в уже сложившихся КФЦ, произрастающих в различных экологических условиях. В зависимости от характера возобновления изученные КФЦ в возрасте от 6 до 37 лет можно разделить на три типа:

1. Возобновляющиеся (тип "а"). Ценопопуляции нормального типа с многочисленными вегетативными особями, с высокой жизненностью, хорошим обновлением, что обеспечивает длительную, вероятно, бесконечную жизнь КФЦ. Продуктивность удовлетворительная и высокая.

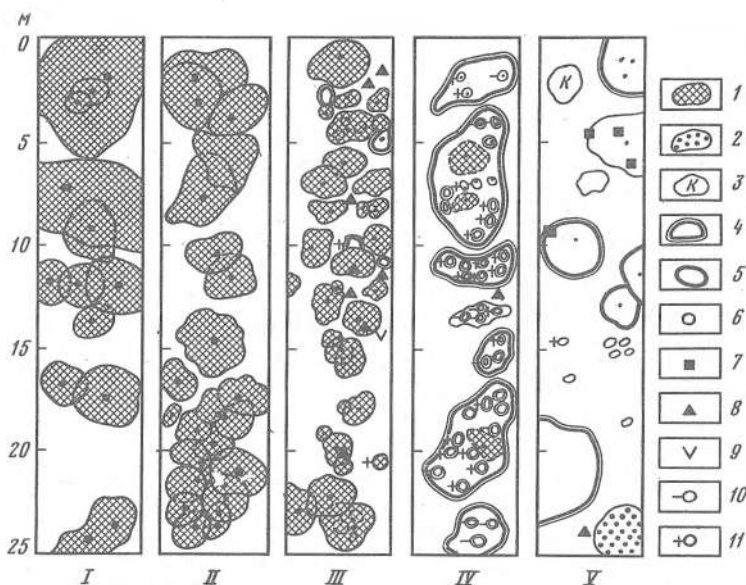
2. Невозобновляющиеся (тип "б"). Ценопопуляции регрессивные с единичным возобновлением. Численность взрослых особей большая, заполненность жизненного пространства полная. Продуктивность очень высокая. Продолжительность жизни КФЦ обусловлена длительностью жизни фитомелиорантов — от 15 до 50 (100) лет.

3. Невозобновляющиеся в самих обработанных полосах, но расселяющиеся за пределы полос (тип "в"): на супесях с однолетними травами возобновление происходит часто — раз в 3—4 года; здесь оно зависит от степени плодоношения генеративных особей и количества осадков весной. На целине с многолетними травами — только в засушливые весны, когда травы угнетены. Продолжительность жизни этого КФЦ бесконечная. Продуктивность выше в первые 50 лет за счет высокой численности особей от первого посева.

Продуктивность культурфитоценозов

Высокая продуктивность КФЦ обусловлена, по сравнению с природными, даже хорошей сохранности, участием разнообразных жизненных форм, высокой численностью особей в популяциях кустарников и полукустарников и более хорошим их развитием за счет использования большого объема воздушной среды и почвы.

Особи всех видов кустарников и полукустарников в посевах развиты гораздо лучше, чем в природе, достигают большей густоты, а параметры кроны большого размера (рис. 3). На охраняемых искусственных черноморско-саульных массивах крона саксаула достигает в диаметре 6—7 м, а на выпасаемых массивах — 2—3 м. В обоих случаях численность особей и проективное покрытие достаточно высоки. По своей биомассе природные и культурные особи одного вида значительно различаются. Например, средневозрастная особь белого саксаула в природе весит 30—40 кг, в культуре — 50—70 кг,



Р и с. 3. Проекция крон растений в культурфитоценозах пастбищного назначения в предгорной пустыне (Карабиль и Бадхыз Туркмен.ССР)

I - черносаксаульник, Карабиль, Колодец Саламкум, 20 лет (№ 3); II - черносаксаульник, Бадхыз, колодец Овезчулук, 17 лет (№ 1); III - черносаксаульник, Бадхыз, колодец Кагазлысуджи, 17 лет (№ 4); IV - черкезник, Бадхыз, колодец Кагазлысуджи, 17 лет (№ 14); V - полидоминантный кустарниково-травяной, колодец Ходжагардемирли, 37 лет (№ 18)
КФЦ I-IV - посев на полосной распахке; V - посев на приколодезных песках: 1 - черный саксаул; 2 - белый саксаул; 3 - жузгун; 4 - черкез Палецного; 5 - хвойник шишконосный; 6 - астрагал длинночерешниковый; 7 - дорема Эчисона; 8 - ферула бадракема; 9 - всходы саксаула; 10 - субсенильные; 11 - сенильные особи

на высокогрядовых песках крупные 24-летние экземпляры того же вида достигают 235 кг. Полимф бадхызская в природе обычно имеет диаметр 50-60 см, а в культуре - 100 см. Продукция природных и культурных белосаксаульников показана в табл.3.

Белосаксаульники - коренная, наиболее распространенная формация Каракумов характеризуется сравнительно высокой продукцией фитомассы (около 90 ц/га). В суровых условиях Каракумов за 10 лет на барханных песках при посеве семян формируется белосаксаульник с многолетними травами (*Argusia sogdiana*, *Heliotropium dasycarpum*). Это сообщество с биомассой 54 ц/га, где зеленые части (II, 2 ц/га) уже обеспечивают скот кормом, а подземные органы останавливают ранее подвижные пески. На приколодезных песках предгорной пустыни (Бадхыз) черкезовый белосаксаульник в возрасте 18 лет продуцирует 305 ц/га фитомассы, где однолетние побеги составляют 40 ц/га.

Т а б л и ц а 3

Продукция биомассы природных и культурных белосаксаульников
(т/га) (числитель - абсолютные цифры, знаменатель - %)

Показатель	Природный или- новый белосак- саульник. Цен- тральные Кара- кумы. Гисик	Культурфитоценоз	
		Гуненковский белосаксауль- ник, 10 лет. Песчаные гря- ды, Централь- ные Каракумы, Каррыкуль	Однолетнезла- ковый черке- зово-белосакса- ульник, 18 лет, Бадхыз, прико- лодезные пески
Фитомасса	<u>89,7</u> 100	<u>53,6</u> 100	<u>304,6</u> 100
в том числе:			
листья, побеги	<u>6,20</u> 7	<u>11,2</u> 21	<u>40,1</u> 12
одревесневшие побеги	<u>35,6</u> 40	<u>14,6</u> 28	<u>139,6</u> 46
подземная часть	<u>47,5</u> 43	<u>27,8</u> 51	<u>124,9</u> 42

Особенно велика продукция биомассы в КФЦ предгорной зоны, где и на распахке, и на приколодезных песках формируются очень богатые КФЦ из кустарников и полукустарников, несвойственных данному природному району (табл.4). Столь успешное внедрение кустарников и полыни подтверждает антропогенный характер безлесия предгорной зоны. Об активном антропогенном обеднении растительности свидетельствует резкое сокращение площадей жузгунников в Карабиле и полынных в Бадхызе, произошедшее за последние 50 лет. Отсутствие топлива вынуждает население потреблять все пригодные для этой цели растения. Тем более важно внедрение здесь кустарниковой растительности.

Т а б л и ц а 4

Структура и продукция надземной фитомассы
искусственных фитоценозов (пастбищ) в зависимости
от состава жизненных форм растений (сухой вес,
ц/га)

Фитоценоз и возраст	Класс жизнен- ных форм	Зеленая часть (корм)	Многолетняя одревеснев- шая часть	Всего био- массы
А. Посев на распахке				
Полынный чогон- ник, 7 лет	Кустарники	9,5	92,2	101,7
	Полукустарники	8,7	25,1	33,8
	Многолетники	0,7	0	0,7
	Однолетники	4,0	0	4,0
	Всего:	22,9	117,3	140,2

Фитоценоз и возраст	Класо жизнен-ных форм	Зеленая часть (корм)	Многолетняя одревесневшая часть	Всего биомассы
Полюнник, 7 лет	Полукустарники	7,3	20,5	27,8
	Многолетники	1,5	0	1,5
	Однолетники	3,2	0	3,2
	Всего:	12,0	20,5	32,5
Мятликовый осочник, целина, контроль	Многолетники	2,4	0	2,4
	Однолетники	2,1	0	2,1
	Всего	4,5	0	4,5
Б. Подсев на приколодезных песках				
Черкезовый бело-саксаульник, 18 лет	Кустарники	133,4	518,1	651,5
	Полукустарники	2,0	6,1	8,1
	Многолетники	3,2	0	3,2
	Однолетники	4,6	0	4,5
	Всего:	143,2	524,2	667,4
Чогоновский поленник, 7 лет	Кустарники	55,3	137,1	192,4
	Полукустарники	8,5	29,1	87,6
	Многолетники	2,0	0	2,0
	Однолетники	0,6	0	0,6
	Всего:	66,4	166,2	232,6
Астрагалник, контроль	Полукустарники	0,7	14,7	15,4
	Однолетники	0,1	0	0,1
	Всего:	0,8	14,7	15,5

Заключение

Основной целью создания культур фитоценозов в аридной зоне было улучшение пастбищ, изменение их сезонности и увеличение количества пастбищных кормов, особенно для зимнего сезона. Не менее важно было найти способы увеличения количества топлива, улучшения общего состояния экосистем и борьбы с опустыниванием.

Использование известных теоретических положений экологии, фитоценологии и биогеоценологии позволило найти пути реконструкции растительного покрова, которые легли в основу разработки методов обогащения пастбищ.

Л и т е р а т у р а

- А лек с а н д р о в а В. Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюлл. МОИП. Сер. биол. 1961. Т.66, № 3. С.101-113.
- Б у р ы г и н В. А., З а к и р о в К. З., З а п р о м е т о в а Н. С., П а у з н е р Л. Е. Ботанические основы реконст-

- продукции пастбищ Южного Казылкума. Ташкент. Изд-во АН Узбек.ССР, 1956. 232 с.
- Быков Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 215 с.
- Бяллович Ю. П. Биогенотические горизонты // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960. № 3. С.43-60.
- Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеноценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. № 4. С.65-74.
- Зоаулин Г. М. Научные и практические аспекты использования ландшафтов как эталонов природы // Человек и биосфера. Ростов: изд-во Ростовск. ун-та, 1977. С.158-166.
- Коровин Е. П. Эфемерная растительность как производительная сила пустынь Средней Азии // Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. Ташкент: Госиздат, Среднеазиатское отделение, 1934. С.45-66.
- Момотов И. Ф. (ред.). Теоретические основы и методы фитомелиорации пустынных пастбищ Юго-Западного Казылкума. Ташкент: Фан, 1973. 146 с.
- Марков М. В. Агрофитоценология. Наука о полевых растительных сообществах. Казань: изд-во Казанск. ун-та, 1972. 269 с.
- Печаева Н. Т. Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад: изд-во АН Туркмен.ССР, 1958. 215 с.
- Печаева Н. Т. Фитоценотические и агрометеорологические основы улучшения пустынных пастбищ // Пробл. освоения пустынь. 1969. № 3. С.15-19.
- Печаева Н. Т. Особенности продуктивности растительного покрова пустынь Туркменистана в связи с составом жизненных форм растений // Пробл. освоения пустынь. 1975. № I. С.11-20.
- Печаева Н. Т. (ред.). Растительность песчаных Каракумов и ее продуктивность. Ашхабад: Илим, 1970. 172 с.
- Печаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 244 с.
- Печаева Н. Т., Антонова К. Г., Каршенас С. Д., Мухамедов Г., Нурбердиев М. Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Печаева Н. Т., Приходько С. Я. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии (Опыт создания искусственных фитоценозов). Ашхабад: Туркменистан, 1966. 227 с.
- Работнов Т. А. О флористической и ценотической полноцеленности ценозов // ДАН СССР. 1960. Т.30, № 3. С.671-674.
- Рамеянский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель // Избранные работы. Л.: Наука. 1971. С. 165-257.
- Родин Л. Е. Динамика растительности пустынь. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 227 с.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М., Л.: Наука, 1965. 253 с.
- Сукачев В. Н. Структура биогеноценозов и их динамика // Структура и форма материи. М., 1967. С.560-577.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.: Наука, 1965. Т.I. С.251-254.

- Утежин В. Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977. 146 с.
- Уткин А. М., Бязров Л. Г., Дылис Н. В., Солнцева О. Н. Вертикальнофракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеоценозов в лесных биогеоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 85-100.
- Федосеев А. П., Нечаева Н. Т. Некоторые закономерности формирования урожая пастбищной растительности Юго-Восточных Каракумов в связи с метеорологическими условиями // Тр. Ин-та ботаники АН Туркмен. ССР. 1962. Т. УН. С. 21-39.
- Шамсутдинов З. Ш. Создание долголетних пастбищ в аридной зоне Средней Азии. Ташкент: Фан, 1975. 176 с.
- Шамсутдинов З. Ш., Ибрагимов И. О. Долголетние пастбищные агрофитоценозы в аридной зоне Узбекистана. Ташкент: Фан, 1983. 176 с.

УДК 633/635:581.55(252.62)

ФОРМИРОВАНИЕ ТУНДРОВЫХ КУЛЬТУРНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Н.С.Котелина, И.Б.Арчегова, Л.К.Грунина,
Л.Б.Турубанова, Е.С.Братенкова

Институт биологии Коми НЦ УрО АН СССР, Сыктывкар

С позиций активно развиваемого в настоящее время учения о биогеоценозах (Сукачев, 1964), последние представляют собой сложные саморегулирующиеся природные системы. Особенности развития этих систем определяются типом растительного сообщества (древесная, травянистая, моховая и др.), которое является центральным, организующим компонентом биогеоценоза.

С растительным сообществом сопряженно развивается почва, все свойства которой складываются в результате обменных процессов между продуктами жизнедеятельности растительного сообщества и осваиваемого им субстрата, в первую очередь под воздействием поступающего в субстрат с растительными остатками органического вещества. Как компонент функционирующего биогеоценоза почва обеспечивает в порядке обратной связи поддержание конкретного в данных условиях уровня продуктивности растительного сообщества, чем достигается стабильность существования во времени данной природной системы.

Многообразие биогеоценозов связано с конкретными климатическими условиями, характером рельефа, составом горных пород и другими внешними для биогеоценоза факторами. Устойчивость конкретных природных систем поддерживается эволюционно сформированными внутрисистемными связями между системообразующими компонентами, находящимися в определенном соподчинении друг с другом. Системный подход предусматривает рассмотрение всех особенностей каждого компонента только во взаимосвязи, иначе говоря, самостоятельность их лишь относительна. Конкретные черты морфологии и свойства компонентов, определяемые функционированием

© Н.С.Котелина, И.Б.Арчегова, Л.К.Грунина, Л.П.Турубанова, Е.С.Братенкова, 1990.

внутрисистемных связей, изменяются или вовсе разрушаются при изменении или разрушении целостности самой природной системы. Нарушение или замена на другой тип растительного сообщества преобразует характер обмена веществ с субстратом. Ранее сформированные свойства почвы, вплоть до ее морфологических характеристик, уже не могут воспроизводиться. Почва преобразуется под влиянием формирующихся новых внутрисистемных связей, количественно и качественно измененных потоков веществ и энергии в биогеоценозе. Подобное происходит при сельскохозяйственном освоении территории. Под влиянием механических обработок не только разрушается растительное сообщество, но и та часть субстрата (собственно почва), в которой накоплены были свойства в результате обмена с конкретным целинным растительным сообществом. Целью комплекса приемов земледелия и растениеводства в сельскохозяйственном процессе является создание искусственного (культурного) биогеоценоза или агробиогеоценоза в условиях, где развивалась естественная природная биосистема. Стабильность культурной системы определяется сознательной деятельностью человека, направленной на подбор культивируемых растений и создание агротехническими приемами оптимальной по свойствам культурной почвы, отвечающей требованиям возделываемых растений. Следовательно, сельскохозяйственный процесс должен быть зональным по комплексу антропогенных приемов. Это особенно ясно выявилось в связи с продвижением сельского хозяйства в климатические условия, близкие к экстремальным, в частности, к северу, в зону тундры.

Наши прежние публикации освещали формирование агроценозов в тундре (Биогеоценологические исследования на сеяных лугах ..., 1979) из посевов местных видов многолетних злаковых трав. К настоящему времени первые сеяные луга достигли 29-летнего возраста. Урожай трав в последние 10 лет довольно стабилен — 25–30 ц/га сухой массы. Характерной чертой задернованной суглинистой почвы является наличие плотной дернины мощностью 3–5 см. Суммарная прочность дернины на 20-летнем лугу составила 20,6 кг/см², при этом более половины ее (17 кг/см²) связано с биологической прочностью, в том числе с развитой корневой системой трав. Под дерниной до 10–12 см окультуренный гумусовый слой, слабнокислый, с максимальным содержанием основных питательных веществ, гумуса (около 5%), в составе которого значительна доля гуминовых веществ, обеспечивающих улучшение агрофизических свойств культурной почвы, что выявлено специальными исследованиями (Биогеоценологические исследования ..., 1979). Отмечено, что в почве сеяного луга ослаблены оглеение и тиксотропные свойства, характерные для почв естественных биогеоценозов.

Формирование культурного биогеоценоза на основе посева многолетних трав в тундре завершается, по нашим данным, к 10-му году жизни луга, с этого возраста луг вступает в состояние динамического развития, устойчивость которого определяется соблюдением комплекса факторов, не-

обходимых для сохранения достигнутой оптимальной продуктивности. К числу этих факторов относится внесение удобрений и уход, поддерживающий активное весеннее возобновление травостоя.

Надо заметить, что долговечность сеяного травостоя находится как бы в обратной связи с его продуктивностью: чем выше она, тем больше может накапливаться растительных остатков, образующих довольно быстро на поверхности почвы слой ветоши, препятствующий весной прорастанию трав. По нашим данным на старовозрастном лугу (27-летнего возраста) общая надземная фитомасса составила 304 г/м^2 . Из этого количества более половины (55,5%) приходилось на отмершую часть, из которой ветошь составила около 20%. Иными словами, за один только текущий год накапливается до 20% отмирающих растительных остатков. При скармливании отавы скотом, осенью на поверхности луга накапливается значительно меньше отмирающей растительной массы. Так, на многолетнем лугу, регулярно скармливаемом, на общую отмершую массу приходится только 2% общей надземной массы.

В естественных условиях оборот органического вещества регулируется связью между продуктивностью растительного сообщества и консументами I и II порядков. В культурных биогеоценозах баланс органического углерода должен регулироваться путем скармливания (помимо уборки урожая) остатков зеленой продукции и активизации деятельности консументов II порядка. Однако до настоящего времени исследований почвенного зоонаселения и микрофлоры нами не проводилось. О слабой активности организмов-деструкторов можно судить по быстрому накоплению слаборазложившегося растительного материала (ветоши, подстилки) без регулярно скармливания или использования иных приемов его трансформации.

Подземная растительная масса накапливается в подавляющем количестве (80-90% от запаса в 0,5 м толще) также в культурном слое (до 10-15 см). Доля слаборазложившихся остатков корневой массы довольно велика. Вместе с тем, именно с травянистым составом растительных остатков связано существенное изменение качества гумуса. В старолуговой почве (гор. А_д и А_г) отношение $C_{гк}$ и $C_{фк}$ около или больше 1, тогда как в целинной почве гумус под подстилкой характеризуется преобладанием фульвокислот ($C_{гк}:C_{фк} = 0,3+0,2$). Характерно, что отношение C и N в горизонте А_д довольно велико (19), что свидетельствует о слабой микробиологической активности в агробиогеоценозах. В распределении азота по фракциям гумуса можно отметить преобладание его в слабогидролизуемой части гумуса (48% от общего азота).

Таким образом, в тундровой зоне в результате сельскохозяйственного освоения формируются и функционируют многолетние культурные биогеоценозы, замещающие характерный для водораздельной территории тип биогеоценоза - ерниково-моховую бугорковатую (пятнисто-бугорковатую) тундру. Оптимальное состояние продуктивности культурного биогеоценоза поддерживается антропогенным фактором. На его фоне складывается

и развивается новый, не свойственный естественной биосистеме обмен веществ, определяемый поступлением в почву качественно нового органического материала. Его трансформация обуславливает преобразование освоенного слоя в культурную почву, характерную для данного типа агроценоза. В климатических условиях, характеризующихся недостатком тепла, большое значение имеют приемы усиления биологических процессов. Активизация биологических процессов превращения растительных остатков может быть достигнута за счет введения в состав травосмесей бобового компонента.

Создание бобово-злаковых травостоев устойчивого состава представляет существенную трудность, особенно в развитии луговодства в районах Крайнего Севера, поскольку сортовые клевера, высеваемые в таежной зоне, не выдерживают в тундре суровых погодных условий. Именно поэтому наше внимание привлекли дикорастущие виды бобовых, встречающиеся в специфических условиях тундровых лугов. На обследованных нами луговинах (по склонам приречных увалов) более половины (60-70%) надземной массы приходится на бобовые, остальную массу (20-30%) составляют различные виды разнотравья. Обильно представленное разнотравье, по-видимому, несколько ограничивает развитие злаков и тем самым ослабляет угнетающее воздействие их на бобовые. Возможно, разнотравье выполняет роль буфера.

На основании многолетнего изучения бобовых, встречающихся в Заполярье, установлено, что наибольший интерес в качестве бобовых компонентов для создания сеяных лугов в тундре представляют из местных видов: астрagal субарктический, копесчник арктический, клевер люпиновидный, а из заносных - клевера белый и луговой, горошки мытный и заборный.

В 1978 году нами были предприняты попытки по созданию посевов из названных выше видов бобовых. Закладывались не сплошные смешанные посевы, а парцелиарные агроценозы, полосные и шахматные посевы с преобладанием в них бобового компонента (до 70%) и незначительной примесью разнотравья и злаков. При закладке бобовых агроценозов элементы агротехники состояли в тщательной подготовке почвы для уничтожения корневищных злаков (на староосвоенных участках), в улучшении воздушного режима почв внесением шлака и других мелиорантов, известкованием, применением доз азота (№ 30-60) на фосфорно-калийном фоне (РК) 90.

В первые 2-3 года развитие бобовых в условиях посева шло замедленно. С четвертого года сформировался бобово-злаковый фитоценоз, который продолжает развиваться: растет доля участия бобовых в общей надземной фитомассе, расширяется занимаемая ими площадь (происходит семенное и вегетативное возобновление). Это свидетельствует о вступлении созданного злаково-бобового агроценоза в фазу стабильного существования. Среди испытанных бобовых наиболее продуктивными в смешанных агроценозах оказались: горошек мытный, клевера белый и люпиновидный,

копеечник. Семилетний злаково-бобовый фитоценоз характеризуется общей растительной продукцией 120–200 г/м² – на долю бобового компонента приходится от 22 до 54% фитомассы.

Местные виды бобовых – ценный высокобелковый компонент травосмеси: клевер люпиновидный, копеечник арктический, астрагал субарктический в начале цветения характеризуются содержанием протеина 23–32% от сухого вещества. В этот период надземная масса имеет хорошую облиственность, за счет чего в ней содержится много витаминов и белка, в состав его входят все незаменимые аминокислоты. Белки бобовых обладают высокой растворимостью. Они являются к тому же биологически более полноценными по сравнению с белками злаков: в них содержится больше таких важнейших аминокислот, как лизин и метионин. Все это служит основой для широкого использования дикорастущих бобовых в качестве высокобелковых компонентов для повышения продуктивности сенокосов и пастбищ.

Особо важное практическое значение имеют посевы канареечника тростниковидного, который распространяется до лесотундры. Этот крупнотелый злак дает большую вегетативную массу, использование его может дать значительный экономический эффект. На рекогносцировочных опытах мы убедились в возможности возделывания канареечника в тундре, после чего перешли к производственным опытам в условиях материковой тундры. На 9-й год его посев сохраняет высокую продуктивность – 300–350 ц/га зеленой массы. Такую высокую продуктивную устойчивость имеют посевы только семенами северных популяций (с пойм Вычегды и Печоры). Зеленая масса канареечника не уступает по кормовым достоинствам другим злакам, используемым в тундре для залужения. При хорошем удобрении содержание протеина в канареечнике составляет 21% от сухого вещества. Под посевами канареечника оформляется дерновой горизонт. Почвы к восьмому-девятому году приобретают черты, характерные для сенокосных многолетних лугов.

Нами также испытаны другие местные виды высокостебельных злаков, среди которых перспективны: вейники, регнерии, кострец безостый, сохраняющий высокое долголетие в посевах.

Залужение тундры – специфический способ сельскохозяйственной эксплуатации земель в экстремальных почвенно-климатических условиях, основанной на закладке сенокосного луга для долголетнего использования (сенокосного, сенокосно-пастбищного) на почвах водораздельной тундры. Успешное залужение возможно лишь при посеве многолетних трав, адаптированных к местным условиям.

Таким образом, длительное стабильное существование многолетних агроценозов в условиях тундры служит основой для практического развития сельского хозяйства в этой зоне. Перспективность его связана с учетом экологических условий зоны, природной низкой продуктивностью почв, формированием зональных многолетних культурных биогеоценозов.

Многолетние агроценозы в тундре позволяют решать природоохранные (почвоохранные) задачи при расширении антропогенного воздействия на природный климатический комплекс Крайнего Севера.

Л и т е р а т у р а

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточноевропейской тундре. Л.: Наука, 1979. 192 с.

С у к а ч е в В. Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.

УДК 577.346

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ НОРМИРОВАНИЕ В РАДИОЭКОЛОГИИ

Д.А.Криволуцкий, Е.А.Федоров, Е.Г.Смирнов,

Т.А.Антонова, А.Л.Кононович, Л.П.Хамьянов

Институт эволюционной морфологии

и экологии животных им. А.Н.Северцова

АН СССР, Москва

Защита окружающей среды является одной из актуальных проблем современности. В последнее время прилагаются большие усилия в решении этой проблемы, однако высокие темпы развития промышленности, транспорта и других отраслей народного хозяйства выдвигают новые сложные задачи на пути защиты окружающей среды от загрязнений.

Для того чтобы представить, как велики и опасны последствия антропогенного загрязнения окружающей среды, достаточно напомнить, что в результате сжигания всех видов топлива в атмосферу ежегодно поступает более 200 млрд т углекислого газа, более 70 млн т других летучих и твердых продуктов горения, в том числе более 150 млн т сернистого газа. Загрязнение атмосферы токсичными продуктами горения причиняет большой ущерб здоровью. Образование в атмосфере из сернистого газа и паров воды серной кислоты является причиной выпадения на землю так называемых кислот дождей и других загрязнений, поражающих все формы жизни. Ежегодный прирост загрязнений указанного типа составляет около 5%. Другой вид загрязнений вызван расширением применения агрохимикатов. Ежегодно в почву вносится свыше 500 млн т минеральных удобрений и около 3 млн т пестицидов.

В постановке проблемы охраны среды обитания человека, почвенного и растительного покрова часто предлагают исходить из тезиса о невозможности полного предотвращения его антропогенного загрязнения даже в условиях так называемых "безотходных" технологий. Нетоксичные для живого отходы в каких-то определенных пределах пока что, по-видимому, неизбежны вследствие чрезвычайно больших материальных затрат на полную очистку промышленных выбросов и сбросов. Поэтому проблему охраны

© Д.А.Криволуцкий, Е.А.Федоров, Е.Г.Смирнов, Т.А.Антонова, А.Л.Кононович, Л.П.Хамьянов, 1990.

природы во многом можно рассматривать и как проблему научно обоснованного нормирования и контроля выбросов и сбросов загрязняющих веществ в окружающую среду.

Проблема эта многоплановая: она охватывает широкое разнообразие антропогенных нагрузок — химически токсичных и радиоактивных веществ, которые различаются как по способу воздействия на почву, растения, животных и человека, так и по его последствиям.

Среди продуктов, загрязняющих окружающую среду, можно выделить группу так называемых "экотоксикантов", представляющих особую опасность для живых организмов. Сюда входят вещества, которые являются чужеродными для живых организмов (ксенобиотики), обладающие при этом токсическими свойствами или приобретающие их в процессе трансформации в окружающей среде или при взаимодействии с живыми организмами.

К числу экотоксикантов, составляющих так называемую "грязную дюжину", относят тяжелые металлы и их соединения (свинец, ртуть, кадмий, никель и др.), радионуклиды, нефть и нефтепродукты, персистентные пестициды и гербициды; некоторые широко применяемые химические продукты (полихлорированные бифенилы, поверхностно-активные вещества), токсичные отходы химических, металлургических и других предприятий.

В последнее время в зарубежной литературе большое внимание уделяется группе "суперэкотоксикантов", отличающихся от обычных экотоксикантов тем, что токсическое действие проявляется в чрезвычайно низких концентрациях, измеряемых не миллиграммами на килограмм веса организма, а микрограммами и даже нанограммами на килограмм веса. В эту группу входят полихлорированные дибензо-парадиоксины, дибензофураны, некоторые родственные им соединения. Эти вещества обнаружены как примеси к некоторым гербицидам.

Изучением процессов загрязнения окружающей среды, разработкой методов контроля загрязнений, методов снижения и предотвращения загрязняющей среды, ликвидации тяжелых последствий и другими проблемами защиты от загрязнений занимаются специалисты различных научных направлений, связанных с экологией, — биологи, химики, географы, медики, техники и др. Сотрудничество этих специалистов породило в последнее время образование ряда междисциплинарных научных направлений, работа по которым осуществляется по национальным и международным программам и координируется соответствующими национальными и международными организациями. Многие научные направления и программы связаны между собой и даже перекрываются по отдельным вопросам. Для успешного развития работ по этим направлениям важное значение имеет более четкое формирование границ, задач, методологии и других показателей.

Актуальность задач по защите от загрязнений будет возрастать и в будущем, поскольку, как известно, общий мировой объем промышленной продукции в последние десятилетия удваивается через каждые 15 лет, а энергетические мощности возрастают вдвое еще быстрее — каждые 12 лет. На основании этого подсчитано, что техногенная нагрузка на природную

среду в различных формах проявления, в том числе и в загрязнении окружающей среды, к 2000 г. может возрасти в 2-3 раза, если не будут совершенствоваться методы защиты окружающей среды от загрязнений, не будут широко внедряться безотходные и малоотходные технологические процессы в промышленности, энергетике, сельском хозяйстве, на транспорте и др.

Интенсивное загрязнение окружающей среды химическими веществами породило целый ряд сложных экологических проблем. Загрязнение окружающей среды благодаря неуклонному росту, гигантским масштабам и тяжелым последствиям для окружающей среды рассматривается как один из самостоятельных экологических факторов, оказывающих вредное действие на людей, растительность, животный мир и в целом на биосферу.

Одним из междисциплинарных научных направлений, занимающихся изучением опасности загрязнения окружающей среды с экологических позиций с целью защиты живых организмов от поражения вредными веществами, находящимися в окружающей среде, занимается экологическая токсикология или экотоксикология.

Экотоксикология как термин, определяющий самостоятельное научное направление, введен в 1969 г., когда при Международном научном комитете по проблемам окружающей среды (СКОПЕ) была организована специальная Рабочая комиссия по экотоксикологии. Эта рабочая комиссия сформулировала основные направления работ по экотоксикологии и приняла первое официальное определение, согласно которому экотоксикология представляет собой междисциплинарное научное направление, изучающее действие вредных химических веществ, находящихся в окружающей среде, на живые организмы и их популяции, входящие в состав экосистем, от микроорганизмов до человека.

Впоследствии по мере развития работ по проблемам экотоксикологии была уточнена область научных интересов этого направления и круг решаемых задач. В 1978 г. на конференции СКОПЕ было принято уточненное определение экотоксикологии, применяемое до сих пор. "Экотоксикология - междисциплинарное научное направление, связанное с токсическими эффектами химических веществ на живые организмы, преимущественно на популяции организмов и биоценозы, входящие в состав экосистем. Она изучает источники поступления вредных веществ в окружающую среду, их распространение и превращение в окружающей среде, действие на живые организмы. Человек, несомненно, является наивысшей ступенью в ряду биологических мишеней".

Характерной особенностью экотоксикологии, вытекающей из приведенного выше определения, является то, что в отличие от традиционной медицинской токсикологии она изучает токсические эффекты как на индивидуальные организмы, так и на популяции организмов. Вторая группа особенностей экотоксикологии связана с тем, что при изучении токсических эффектов на популяционном уровне возрастает значение окружающей среды как активного фактора, влияющего на поведение экотоксиканта и прояв-

ление им токсических и других свойств. Применение системного подхода является важным условием эффективного решения сложных многоступенчатых задач экотоксикологии.

Под действием природных и антропогенных нагрузок в экологических системах проявляется широкое разнообразие реакций на самых различных уровнях организации – клеточном, тканевом, организменном, популяционном и биоценотическом. К реакциям на клеточном уровне относятся повышение частоты хромосомных нарушений в делящихся клетках и частоты мутаций, ухудшение качества пыльцы; на тканевом – изменение роста органов и тканей; на организменном – снижение репродуктивной способности, сокращение продолжительности жизни; на популяционном – изменение возрастного состава популяций; на уровне сообщества – видового состава сообщества и характера доминирования в нем отдельных видов, продуктивности сообщества в целом и отдельных его блоков, устойчивости к внешним воздействиям.

Экологическое нормирование и контроль за состоянием окружающей среды

На современном этапе нормирование содержания загрязняющих веществ в объектах окружающей среды базируется на санитарно-гигиенических принципах, т.е. на необходимости защиты прежде всего человека. Именно на этой основе устанавливаются значения предельно допустимых концентраций (ПДК) различных веществ в воде и воздухе, по которым в основном и ведется нормирование выбросов промышленных отходов в атмосферу. Однако в ряде случаев этого оказывается недостаточно. Возможны такие ситуации, когда поддержание концентраций токсических веществ в воздухе и воде в пределах ПДК не обеспечивает надежную защиту человека, так как для этого необходимо соблюдение требования, чтобы содержание нормируемых веществ в продуктах питания, производимых на данной территории, не превышало их ПДК в рационе человека.

Как известно, в деле организации санитарного контроля исходят из основного принципа, что основным объектом контроля должен быть человек. И дело здесь не только в том, что именно человек нам всего дороже; во многих случаях человеку вредны загрязнения в меньших концентрациях, чем растениям и животным. Скорее всего этот принцип – фокусирование внимания контрольной службы на человеке – верен и в теории и оправдан в подавляющем большинстве практических дел.

Однако возникает вопрос, всегда ли и в какой мере нормативы, устанавливаемые по человеку, обеспечивают защиту других объектов живой природы – организмы, популяции и экосистемы в целом. Ответ на этот вопрос неоднозначен. Для иллюстрации приведем ряд примеров. Считается, и вполне обоснованно, что значения ПДК, установленные для антропогенных радионуклидов в воде, воздухе и рационе, надежно защищают не только каждый человеческий индивидуум, но и все виды живых орга-

низмов. Другая ситуация наблюдается в случае загрязнения атмосферы диоксидами серы. В условиях длительного воздействия этого токсиканта при его концентрациях в воздухе, не превышающих ПДК для человека, происходит повреждение таких чувствительных к загрязнению объектов, как хвойные леса (Федотов и др., 1983).

Отмеченные различия в действии предельно допустимых концентраций радиоактивных веществ и SO_2 на человека и хвойные леса отчасти могут быть объяснены неодинаковой степенью жесткости ограничений на ПДК этих токсикантов в атмосфере при нормировании их на основе санитарно-гигиенических критериев. Известно, что ПДК радиоактивных веществ в объектах окружающей среды очень "жестки". Заведомо безопасные для человека значения ПДК техногенных радионуклидов и обуславливают их безвредность для всех объектов живой природы. Запас "прочности" ПДК по SO_2 очевидно, существенно меньше, чем для техногенных радионуклидов. Имеются и другие подобные данные.

Давно известно, в частности, что лишайники гибнут в городах при уровнях загрязнения воздуха, считающихся безвредными для людей. В Западной Европе нередки случаи использования для питья пресной воды, в которой могут жить далеко не все пресноводные животные. А как быть с почвой? Почвенные организмы при некоторых уровнях загрязнения нефтью или тяжелыми металлами могут сильно пострадать, в то время как сельскохозяйственная продукция (зерно, молоко, мясо, овощи) оказывается вполне пригодной для потребления человеком по санитарным нормам.

Таким образом, не вдаваясь в критику существующих санитарно-гигиенических нормативов на содержание различных загрязняющих веществ в объектах окружающей среды, следует констатировать, что эти нормативы не обеспечивают равной степени защиты объектов живой природы от всех типов этих веществ. Видимо, не все объекты живой природы можно нормировать только "по человеку" и здесь требуются иные подходы.

Наличием этих противоречий объясняется повышенный интерес к методологии и практике экологического нормирования, одним из проявления которого является создание Государственным Комитетом СССР по науке и технике Межведомственного научно-технического совета по комплексным проблемам охраны окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов, в рамках которого постановлением № 178 от 15.07.1987 г. образована Временная техническая комиссия по разработке экологического нормирования допустимых нагрузок хозяйственной деятельности и природные территориальные комплексы и природные компоненты, которой руководит академик А.Л. Яншин. Рассмотрим эту проблему подробнее для случая повышенного фона ионизирующей радиации.

Возможные критерии охраны окружающей среды от воздействия радиоактивных веществ условно делятся на два класса - антропоморфные, учитывающие охрану здоровья человека, и собственно "экологические", направленные на охрану представителей флоры и фауны. Принципы выбора крите-

риев и нормирование для этих двух классов существенно различны. Антропоморфное нормирование направлено на сохранение здоровья каждого представителя населения, что и определяет подход к выбору степени риска и меры риска. При нормировании, получившем условное название "экологическое", такое требование представляется слишком жестким, поскольку даже в естественных условиях, независимо от воздействия на экосистему со стороны человека, смертность представителей флоры и фауны очень велика.

Вопрос о подходе к задаче экологического нормирования сильно усложняется как вследствие большого количества типов элементов экосистемы, так и из-за сложного характера взаимодействия между этими элементами. Рассмотрим несколько возможных подходов к задаче нормирования.

1. Можно потребовать сохранения устойчивости экосистемы в целом, рассматривая ее как систему взаимодействующих подсистем. Однако, если под устойчивостью понимать способность системы функционировать как целое, пределы допустимого воздействия оказываются неоправданно велики. Свойства биоценозов таковы, что при внешних воздействиях, наносящих ущерб отдельным звеньям системы, возникает компенсация за счет других звеньев, и экосистема продолжает функционировать. Такая компенсация наблюдается даже при гибели целого биологического вида, роль которого в сообществе принимают на себя другие звенья. Постепенно экосистема может измениться до неузнаваемости, однако она по-прежнему будет функционировать как некоторое саморегулирующееся и самоподдерживающееся сообщество. Несмотря на сохранение биоценоза как функционирующей системы, его изменения далеко не всегда можно считать допустимыми. Вследствие изменения соотношения между консументами различного порядка, условия существования для некоторых видов (в том числе и для человека) могут сильно ухудшиться. Например, при некоторых нарушениях может уменьшиться количество промысловых рыб или увеличиться численность животных — разносчиков заразных заболеваний.

Совершенно недопустимым следует признать нанесение ущерба редким, исчезающим видам, хотя их роль в общем функционировании биоценоза, как правило, незначительна. Резюмируя, можно сказать, что нормирование, основанное на сохранении общей устойчивости экосистемы является недостаточным, не гарантирующим от возможных необратимых последствий.

2. Можно потребовать ненавнесения ущерба каждой популяции. Эта задача в свою очередь распадается на вспомогательные этапы. Сам ущерб при рациональном воздействии на популяцию складывается из ряда составляющих. Во-первых, непосредственное воздействие на представителей популяции наносит вред как эти представителям, так и их потомству. В этом аспекте нормирование связано с рассмотрением некоторого эффекта радиационного поражения (смертности, потери иммунитета к заболеваниям, генетических мутаций) в зависимости от дозы ионизирующего излучения. При нормировании в качестве критического выбирается наибо-

лее значимый вид воздействия. Уровень допустимого воздействия (риска) может быть задан волевым образом. Однако более обоснованным является сравнение ожидаемого ущерба, наносимого лучевым воздействием, с естественной генерацией вредных последствий, соответствующих рассматриваемому типу поражения. В такой модификации экологическое нормирование по своей идеологии аналогично нормированию облучаемости человека. Необходимо отметить, что при экологическом нормировании необходимо учитывать существенную зависимость выхода эффектов поражения от возраста.

В случае антропоморфного нормирования это достигается путем введения различных нормативов для разных возрастных групп. При экологическом нормировании выдержать такое разделение невозможно. Поэтому нормативы приходится усреднять по всем возрастным категориям и стадиям развития. Второй составляющей ущерба является косвенное воздействие в результате трофических связей между различными видами. Воздействие на консументы низших порядков вызывает нехватку пищи и, тем самым, наносит дополнительный ущерб консументам более высокого порядка. Соотношение между непосредственным и косвенным ущербом зависит от радиочувствительности консументов различных уровней. Как правило, косвенное воздействие является незначительным вследствие того, что по самому исходному принципу нормирования требуется исчезающе малое воздействие на любой критерий, в том числе, и на численность популяции. Следует отметить, что практическая реализация второго принципа очень трудоемка и требует изучения реального биоценоза в плане выбора наиболее радиочувствительных звеньев, а также путей воздействия на эти звенья. Далеко не всегда наиболее радиочувствительные животные подвергаются наибольшей опасности. Степень ущерба определяется всем комплексом факторов воздействия, в том числе, и условий обитания. Так, например, почвенные животные и насекомые получают лучевые нагрузки существенно больше, чем птицы или водоплавающие животные, вследствие концентрирования радионуклидов в почве. При нормировании по второму принципу очень сложным является вопрос о выборе наиболее радиочувствительного звена. Всегда есть опасность, что некоторый радиочувствительный элемент экосистемы выпал из рассмотрения из-за недостатка информации.

3. Третий возможный подход к нормированию был предложен как попытка обойти сложности, связанные с рассмотрением конкретных экосистем. Поскольку информация о степени поражаемости элементов зачастую недостаточна, в качестве предельной нормативной лучевой нагрузки предложено взять среднюю величину флуктуаций естественного радиационного фона земли. Совершенно очевидно, что добавочное облучение, не превосходящее этой величины, не может нанести ущерба ни одному элементу экосистемы, а также экосистеме в целом, поскольку ущерб не был нанесен за все время существования жизни. Этот критерий не опирается на какие-либо результаты биологических или гигиенических исследований, полагая, что любые другие нормы при соблюдении упомянутого норматива, выполняются автоматически.

Совершенно очевидно, что требование не превышать флуктуаций лучевых нагрузок естественного фона является резко избыточным, излишне жестким. На практике оно является нижним пределом для нормативов воздействия.

При нормировании лучевых нагрузок по первому или второму принципу необходимо принимать во внимание квоту предела дозы, выдвинутую для каждого вида радиационно опасной деятельности человека. Квотирование было введено, поскольку при определении норматива для конкретного региона не всегда можно учесть все возможные источники лучевого воздействия. Для атомной энергетики в настоящее время выделена квота, равная 5% от предела дозы облучения.

Проблемы экологического нормирования и биоиндикации при действии ионизирующей радиации на биогеоценоз

Один из возможных путей подхода к рассматриваемой проблеме с экологических позиций – разработка и научное обоснование способов биоиндикации антропогенных воздействий на природные экосистемы и составляющие их компоненты. Биоиндикация – это обнаружение и определение биологически и экологически значимых антропогенных нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ. В полной мере это относится и ко всем видам антропогенных загрязнений.

Не раз отмечали, что поскольку все живые объекты – открытые системы, через которые идет поток энергии и круговорот веществ, все они в той или иной мере пригодны для целей биоиндикации. Многолетний опыт контроля за состоянием окружающей среды, особенно водных ресурсов, показывает те преимущества, которыми обладают "живые индикаторы":

они в условиях хронических антропогенных нагрузок могут реагировать даже на относительно слабые нагрузки вследствие эффекта кумуляции дозы; эти реакции проявляются при накоплении некоторых критических значений суммарных дозовых нагрузок;

они суммируют действие всех без исключения биологически важных антропогенных факторов в окружающей среде и отражают состояние окружающей среды в целом, включая ее загрязнение и другие антропогенные изменения;

исключают необходимость регистрации химических и физических параметров, характеризующих состояние окружающей среды;

фиксируют скорость происходящих в окружающей среде изменений;

вскрывают тенденции развития окружающей среды;

указывают пути и места скопления в экологических системах различного рода загрязнений и ядов, возможные пути попадания этих агентов в пищу человека;

только биологические индикаторы позволяют судить о степени вредности любых синтезируемых человеком веществ для живой природы и для человека, причем дают возможность контролировать действие.

Неблагоприятные эффекты не являются строго специфическими, одина-

ковые реакции могут вызывать разные факторы. Более того, в пределах отдельных таксономических групп (роды, семейства), в частности, у древесных растений, проявляется тесная корреляция между их способностью адаптироваться к широкому спектру условий природной среды и устойчивостью к неблагоприятным физико-химическим воздействиям.

Такая же взаимосвязь отмечена и у наземных животных: более радиостойчивые виды, в частности, млекопитающие, устойчивее и к воздействию других факторов среды. Можно выделить так называемые критические экосистемы, наиболее чувствительные к широкому спектру подобных нагрузок. К таким критическим системам относятся, в частности, хвойные леса. Это связано не только с высокой чувствительностью хвойных древесных пород, но и с тем, что их кроны выполняют роль фильтра, задерживающего основную часть выпадающих атмосферных примесей, и получают поэтому высокие дозовые нагрузки загрязняющих веществ в расчете на единицу массы жизненно важных органов — листовую и апикальную меристему и на репродуктивные органы. Так, в условиях радиоактивных выпадений дозовые нагрузки на эти "критические" органы хвойных древесных растений оказываются при прочих равных условиях (т.е. при одном и том же количестве выпавших на единицу площади радиоактивных веществ) выше. Сочетание относительно высокой чувствительности хвойных пород с большими и длительными дозовыми воздействиями может создавать такие ситуации, когда хвойные леса на загрязняемых территориях окажутся поврежденными.

К критическим звеньям природных экологических систем, где происходит аккумуляция загрязняющих веществ и создаются высокие дозовые нагрузки на биоту, относятся также лесные подстилки и тонкий верхний слой целинных (луговых) почв, лишайниково-моховые сообщества бентоносных организмов в гидроценозах. Здесь также возможны экологические нарушения при уровнях загрязнения, не создающих серьезных ограничений для населения, проживающего на окружающих территориях. Важно иметь в виду, что аккумулятивные среды на суше и в воде — почвы и прибрежные илы являются наиболее населенными жизнью во всех ее формах: животными, микрофлорой, корневыми системами высших растений. Именно здесь представляется перспективным вести поиск организмов-биоиндикаторов радиоактивных загрязнений. В почве и в поверхностном слое донных отложений многие живые организмы проходят наиболее чувствительные к антропогенным действиям стадии жизненного цикла (яйца, личинки, куколки животных; семена и проростки).

Для индустриальных загрязнений среды многое сделано в анализе общих закономерностей изменения и деградации экосистем, в частности, выделены фазы деградации, изменения сообществ во времени, т.е. индустриально вызванной сукцессии: 1) аккумуляции загрязнителя без регистрируемого изменения сообщества; 2) стимуляции развития отдельных видов; 3) деградации сообщества (Bormann, 1982 а, б; Dabrowska-Prot,

1984; Smith, 1974). Подобные наблюдения сделаны в радиэкологии только для экосистем, подвергнутых внешнему облучению, но не для радиоактивных загрязнений.

При проведении экологического нормирования для целей радиэкологии следует прежде всего ответить на вопросы: что нормировать и как нормировать. Если ответ на первый вопрос можно легко сформулировать так — нормировать следует дозовые нагрузки на природные объекты и содержание в них мигрирующих по пищевым цепям загрязняющих веществ, то ответ на вопрос, как нормировать, затруднен сложностью и разнообразием естественных биогеоценозов, которые состоят из большого количества видов растений, животных, грибов, микроорганизмов и т.д. Биоценозы имеют различное строение и расположение своих частей в пространстве. Цель экологического нормирования — определение дозовых нагрузок и концентраций загрязняющих веществ, безвредных для биоценозов. Подобная постановка задачи предполагает определение критерия вреда, наносимого биоценозу антропогенным воздействием.

Основная функция биоценоза заключается в обмене веществом и энергией с окружающей средой. И свидетельством неблагополучия в нем является снижение количественных показателей материального и энергетического обмена биоценоза со средой.

Однако нормирование на весь биоценоз затруднено из-за сложности непосредственного контроля за количественными показателями обмена вещества и энергии и упоминавшейся сложности строения объекта. Нормирование значительно легче проводить на популяцию какого-то конкретного вида в составе сообщества. Возникает задача выбора такого объекта.

По роли вида в фитоценозе различают:

виды эдификатора (определяющие лицо фитоценоза и в определенной степени влияющие на существование других растений);

виды доминанты (имеющие большую численность и биомассу в фитоценозе);

виды асектаторы (численность и биомасса которых относительно невелика, но наличие этих видов в фитоценозе обязательно);

виды редкие.

Роль в обмене веществ и энергии у видов первых двух групп значительно выше и поэтому объекты нормирования лучше искать в этих двух группах.

В пользу этого свидетельствуют, в частности, результаты опытов по воздействию на растительность ионизирующих излучений. В них доказан пороговый характер зависимости доза — эффект на уровне фитоценоза. Радиационные эффекты в растительном сообществе представлены в табл. I.

Наиболее радиочувствительными растительными организмами являются представители голосеменных. Лиственные деревья в 2–4 раза устойчивее. Травянистая растительность по радиочувствительности в совокупности близка к листовым деревьям, но значительная часть видов травянистых

Т а б л и ц а 1

Радиационные эффекты в растительном сообществе

Характер поражения	Доза облучения, Гр			Хроническое излучение, мР/ч
	Весной	Осенью	Хроническая (за сезон)	
Поражение голосеменных	—	—	13	35
Гибель голосеменных	10	15	50	120
Поражение лиственных деревьев	—	50	100	270
Гибель лиственных деревьев	—	125	200	540
Поражение травянистых растений (морфологические уродства)	25	37	37	100
Радиостимуляция травянистых растений (гигантизм)	30	44	50	130
Гибель травянистых гемикриптофитов	35	50	55	140
Гибель 90% видов травянистых растений	200	325	530	1400
Полная гибель растительности (по литературным данным)	3000	6000	—	—

отличается большой радиочувствительностью, превосходящей лиственные деревья в 2-10 раз. Гибель растительности происходит при очень высоких дозах 3000 Гр при облучении весной и 6000 Гр при облучении осенью.

Ионизирующее излучение вызывает согласно полученным результатам опустынивание территории. Этот процесс описан в литературе довольно подробно, при его развитии растительность проходит следующие стадии: лес — луг — полупустыня — пустыня — отсутствие растительности. Под действием ионизирующего излучения упрощение растительности и снижение ее продуктивности происходит по таким же стадиям. Смена стадий опустынивания под влиянием ионизирующего излучения представлена в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

Дозы, вызывающие стадии опустынивания территории

Стадия опустынивания территории	Доза облучения, Гр			Хроническое излучение, мР/ч
	Весной	Осенью	Хроническая (за сезон)	
Хвойный лес — луг	10	15	50	120
Лиственный лес — луг	—	125	200	540
Луг — полупустыня	35	50	55	140

Стадия опустынивания территории	Доза облучения, Гр			Хроническое излучение, мР/ч
	Весной	Осенью	Хроническая (за сезон)	
Полупустыня - пустыня	200	325	530	1400
Пустыня - гибель растительности	3000	6000	-	-

Эти экспериментальные данные указывают на то, что для нормирования по растительному покрову задачей нормирования должно быть недопущение опустынивания территории, а объектами нормирования - виды доминанты и эдификаторы, в частности, представители голосеменных, отличающиеся большей радиочувствительностью.

Очевидно, радиоэкологическое нормирование для растительности следует проводить отдельно для разных растительных зон СССР, а в их пределах - для наиболее распространенных по территории биоценозов и видов растений.

Основным показателем качества почвы считается ее продуктивность - уровень плодородия. Снижение плодородия почв под влиянием деятельности человека вызывается многими причинами; оно может быть прямым и косвенным. В случае прямого воздействия на почву, например, вследствие увеличения скорости эрозионных процессов, чрезмерных поливов, поливов водой неблагоприятного состава, длительного внесения несбалансированных форм минеральных удобрений, воздействия на почву сельскохозяйственными орудиями, химического загрязнения, происходит либо непосредственное разрушение плодородного слоя почвы или ее органического вещества, либо ухудшение ее водно-физических, химических, микробиологических и других свойств, ответственных за уровень плодородия. Косвенное снижение продуктивности возможно без изменения почвенных свойств в том случае, когда качество получаемой на таких почвах продукции растениеводства не отвечает стандартам. Такие ситуации возникают при радиоактивном загрязнении почв, когда содержание радионуклидов в урожае на этих почвах превышает их ПДК в рационе человека. В этих ситуациях действие радиоактивных веществ непосредственно на почву и уровень ее плодородия, на произрастающие на ней растения и на почвенную биоту несущественно. Но высокие уровни радиоактивного загрязнения продукции растениеводства могут потребовать временного исключения загрязненных почв из севооборота или передачи их под возделывание менее ценных культур.

В зависимости от конкретных условий значения ПДК того или иного вещества в почве могут быть установлены на основе одного из следующих критериев: I) на условии соответствия ПДК вещества в почве его ПДК в сельскохозяйственной продукции, получаемой на этой почве;

2) на снижении уровня плодородия почв под действием загрязнения в связи с токсическим действием на растения, с повреждением сообществ почвенных организмов и с ухудшением физико-химических свойств почвы.

В качестве биологических индикаторов объектом экологического нормирования могут быть и животные. Ряд групп животных, особенно млекопитающие, очень близки к человеку по морфофизиологическим показателям, и по реакциям таких животных можно обоснованно судить, какая судьба ожидала бы человека в таких же экологических условиях обитания.

В настоящее время речь идет о попытках создать систему зоологических индикаторов для экологического нормирования состояния наземной среды, экологического контроля. Опыт показывает, что создать универсальную систему индикаторов невозможно: слишком по-разному реагирует животный мир на действие ядохимикатов, промышленных и радиоактивных загрязнений, дефолиантов, на многие другие воздействия. Но создать удобную в практической работе систему биоиндикаторов на действие индивидуальных загрязняющих веществ — задача вполне посильная при современном уровне наших знаний. При этом существенно, что животные соприкасаются с загрязняющими биосферу факторами постоянно, контакт диких животных со средой несравнимо более тесный, чем у человека.

Можно говорить о возникновении нового направления в экологии — индикационной зоологии, которое ставит своей задачей, изучая изменения отдельных особей диких животных, их популяций и сообществ, делать выводы о влиянии антропогенных факторов на животный организм, о возможном влиянии их и на организм человека при его обитании в такой же экологической обстановке (Криволуцкий, 1985).

Но не все наземные животные удобны для целей биоиндикации. Например, птицы многочисленны только летом, а на зиму большинство из них улетает; крупные млекопитающие редки, а мелкие подвержены резким изменениям численности. Большой интерес представляет в этой связи почвенная фауна, составляющая 90–99% биомассы и 95% всего числа видов, входящих в наземный зооценоз.

Всюду в природе особенно чувствительной группой к воздействию загрязнений оказывались дождевые черви. Так было, например, на участках с повышенным естественным радиационным фоном и в экспериментах с внесением в почву искусственных радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr . Связано это, видимо, с двумя причинами: первая — дождевые черви в отличие от других животных заглатывают саму почву и заметным образом облучаются в случае ее радиоактивного загрязнения не только снаружи, но и изнутри организма; второе — индивидуальное развитие червей очень продолжительно, на севере — 2–3 года. За это время доза облучения может оказаться значительной (Криволуцкий, 1983).

Изучая животных-биоиндикаторов промышленных загрязнений Новакова (1980), Криволуцкий (1983) так сформулировали требования к их выбору: высокая численность, интенсивный обмен веществ, большая продолжитель-

ность жизни, интенсивное размножение, оседлость, малый индивидуальный участок обитания, постоянный контакт с изучаемым антропогенным фактором, легкость сбора массового материала исследователем в полевых условиях, чувствительность животного к изучаемому фактору, сравнительно крупные размеры для анатомирования. Конкретный опыт использования животных как биоиндикаторов для радиэкологии в окружающей среде в СССР был обобщен в работах Д.А.Криволуцкого (1983, 1985), В.Е.Соколова и др. (1989).

Биогенная миграция радионуклидов и проблемы экологического нормирования

Настоящая проблема является достаточно самостоятельной и хорошо разработанной в радиационной гигиене. Но поскольку она возникает всегда и при любом нормировании радиоактивных загрязнений, следует, на наш взгляд, обратить внимание на хорошо разработанную методику этих работ, необходимость использования стандартных принятых показателей.

В радиэкологии выработан целый ряд количественных характеристик и зависимостей, которые позволяют оценивать миграцию радионуклидов по пищевым цепям животных и человека. Основные характеристики, используемые в радиэкологических исследованиях: содержание, концентрация, коэффициент накопления, кратность накопления, коэффициент дискриминации, наблюдаемое отношение и т.д. На этих основных характеристиках следует остановиться подробнее, так как часто в литературе встречается разное их толкование.

Следует различать понятия содержание и концентрация радионуклида. Содержание — это количество радионуклида в целом органе, его выражают в Бк/орган. Концентрация — это количество радионуклида в весовой части органа или ткани, которое обычно обозначают в Бк/кг сырого либо сухого веса ткани.

Для более полной характеристики перехода радионуклидов из рациона в организм сельскохозяйственных животных и птиц и получаемую от них пищевую продукцию часто используют такой показатель, как кратность накопления. Под кратностью накопления понимают отношение содержания того или иного радионуклида в органе или ткани животного к суточному поступлению его в организм (Корнеев, 1977):

$$F = C_p \cdot m / q,$$

где F — кратность накопления в органе или ткани; C_p — концентрация радионуклида в органе или ткани, Бк/кг; m — масса органа или ткани, кг; q — количество ежедневно поступающего радионуклида.

Установленные в экспериментах максимальные величины кратности накопления ^{90}Sr в скелете и мышцах у сельскохозяйственных животных при нормальном содержании кальция в рационе могут быть рекомендованы для составления прогноза и расчета предельно допустимого уровня (ПДУ) поступления стронция-90 в мясо при известном содержании радионуклида

в рационе. Этот расчет производят по формуле (Федоров, Романов, 1985):

$$A = C_{\text{ср}} m / F,$$

где A – предел допустимого содержания радионуклида в рационе животного, Бк; $C_{\text{ср}}$ – средняя допустимая концентрация радионуклида в пищевом продукте, Бк/кг; m – масса продукта (костяная или мышечная ткань, кг); F – кратность накопления радионуклида в скелете или мышцах.

Воккен (1973) отмечает зависимость кратности накопления радионуклидов в органе при длительном поступлении от величины вводимой дозы. Чем меньше ежедневная доза ^{90}Sr , длительно вводимого в организм, тем он относительно больше депонируется в скелете. Кроме того, кратность накопления радионуклида зависит от возраста животного, а также от содержания в пище изотопного и неизотопного носителей.

Носителем в химии называют весовое количество элемента, за которым "невесомое" количество другого элемента следует в химических реакциях. Изотопный носитель – это стабильный изотоп данного элемента, химические свойства которого тождественны его радиоактивному изотопу (например, стабильный ^{31}P и радиоактивный ^{32}P). Неизотопный носитель элемента – это стабильный изотоп (или изотопы) химического элемента, который лишь аналогичен по групповым химическим свойствам радионуклиду (например, кальций – носитель по отношению к ^{90}Sr или калий по отношению к ^{134}Cs , ^{137}Cs).

Хотя кальций является неизотопным носителем стронция-90, между ними в определенных пределах одновременно существуют и конкурентные отношения. Так, например, из почвы через корневую систему в растения переходит больше кальция по сравнению со стронцием-90, из загрязненного радиостронцием корма в скелете животного также преимущественно откладывается кальций. В этом случае говорят о дискриминации (ущемлении) стронция-90 при переходе по цепи почва – корм – кости.

Сравнительное передвижение элементов-аналогов удобно анализировать, применяя понятие наблюдаемых отношений (НО) (Алексахин, 1973). Этот показатель выражает суммарную дискриминацию, которая характеризует передвижение двух элементов из источника в биологическую систему, например, из рациона животных в их костную ткань:

$$\text{НО (кость – рацион)} = (C_{\text{Sr}}/C_{\text{Ca}} \text{ в костях}) / (C_{\text{Sr}}/C_{\text{Ca}} \text{ в рационе}),$$

$$\text{или НО (растение-почва)} = (C_{\text{Sr}}/C_{\text{Ca}} \text{ в растении}) / (C_{\text{Sr}}/C_{\text{Ca}} \text{ в почве}) \quad (\text{Поляков, 1973}).$$

Отношение $^{90}\text{Sr}/\text{Ca}$ в объектах обозначается числом стронциевых единиц (с.е.), причем 1 с.е. = 1 пКи $^{90}\text{Sr}/1 \text{ г Ca}$ (Воккен, 1973).

Для исследования отдельных этапов переноса и при детальном исследовании биологических систем используют термин коэффициент дискриминации (КД). Величинам КД присваивают специальные названия, чтобы ука-

зять, какой физиологический процесс они характеризуют, например, КД мочевой обозначает вклад в суммарную дискриминацию в организме процесса перехода кальция и стронция-90 через почки (Рассел, 1971). Термин КД часто используют как синоним понятия НО (Флейшман, 1982). Однако это не совсем правильно, так как величина НО представляет собой произведение КД для отдельных этапов переноса ионов:

$$НО = КД_1 \cdot КД_2 \cdot КД_3, \dots \cdot КД_n.$$

Часто пользуются величиной, обратной НО (Юдинцева, 1968). Эта величина названа А.А.Кузиным (1959) защитным коэффициентом. Он характеризует степень снижения относительного содержания радионуклида при его миграции по пищевым цепям.

Понятия КД и НО наиболее часто используют при изучении сопряженной миграции ^{90}Sr и Са, что касается других пар элементов-аналогов (например, ^{137}Cs и К), то они применяются реже, так как в процессе перехода по некоторым звеньям в биосфере ^{137}Cs не испытывает дискриминации и в обмене веществ менее связан с калием, чем ^{90}Sr с Са. Что касается трансурановых элементов, то они вообще не имеют стабильных аналогов в живых организмах.

В тех случаях, когда определять или применять величины НО затруднительно, целесообразно использовать другие характеристики. При изучении накопления радионуклидов растениями и животными разных трофических уровней широко применяют коэффициент концентрации (к.к.) или коэффициент накопления (к.н.). Коэффициентом накопления называют отношение концентрации радионуклида в организме к окружающей среде.

Использование к.н. удобно при относительном сравнении накопления радионуклидов в разных растениях при одинаковых условиях внешней среды, при сравнении накопления гидробионтов, обитающих в одной экосистеме.

Обычно в каждом конкретном случае указывают, что именно подразумевается под организмом и окружающей средой. Для растений это может быть концентрация радионуклида в растении целиком или в каких-либо отдельных тканях, отнесенная к концентрации его в почве. Для животных обычно соотносят концентрацию радионуклида в критическом органе животного к концентрации его в пище. Для гидробионтов берется отношение концентраций радионуклида в гидробионте и воде или гидробионте и илах.

При использовании коэффициентов концентрации следует учитывать, что на накопление радионуклидов цезия и стронция в урожае сельскохозяйственных растений большое влияние оказывают следующие свойства почвы: механический состав, содержание обменного кальция, обменного калия, органического вещества, емкость поглощения, кислотность и состав поглощенных оснований (Юдинцева, Гулякина, 1968). На коэффициент концентрации у животных оказывают влияние характер питания, обмена, зольность организма и другие факторы (Ильенко, Покаржевский, 1972; Покаржевский, 1985), т.е. он является суммарной характеристикой многих

процессов, и изменения его могут иметь столь произвольное толкование, что использование этого показателя для характеристики процессов миграции иногда теряет смысл. Но если рассматривать состояние любой длительно существующей экосистемы как стабильное, т.е. с установившимся изотопным равновесием между компонентами экосистемы, то концентрации радионуклидов во всех составных частях экосистемы должны быть постоянными. Это означает, что для любого компонента экосистемы к.к., рассчитанные по отношению к какому-либо другому компоненту, будут вполне определенными величинами независимо от непосредственного источника поступления радионуклида в исследуемый объект (Флейшман, 1982). Поэтому при изучении и описании стационарных распределений элементов и изотопов в экосистеме использование таких параметров, как к.к. и НО является целесообразным, хотя сопоставление с водой для многих гидробионтов имеет часто формальный смысл и не связано с действительными механизмами накопления. На основании к.к., полученных в таких ситуациях, можно судить о закономерностях миграции элементов по трофическим уровням, а по характеру накопления отдельных химических элементов, в том числе и радиоактивных, можно подразделять наземных животных, например, на следующие зоогеохимические группы.

1. Накопители содержат изучаемый объект в большей концентрации, чем в пищевом субстрате ($\text{к.к.} > 1$).

2. Рассеиватели содержат элемент в одинаковой с пищевым субстратом концентрации ($\text{к.к.} = 1$), но вследствие миграции или роющей деятельности способствуют интенсификации биогенного круговорота, рассеиванию элемента в пространстве.

3. Очистители содержат изучаемый элемент в меньшей концентрации, чем пищевой субстрат ($\text{к.к.} < 1$) и способствуют "очищению" пищевой цепи от исследуемого элемента (Кривоуцкий, 1983).

Для глобальных радиоактивных выпадений, характеризующихся своим продолжительным действием, следует учитывать два пути поступления радионуклидов в растения и сельскохозяйственную продукцию. В зависимости от химической природы радионуклидов, периодов их полураспада и биологических особенностей растений вклад каждого из путей загрязнения может быть различным. Расчет производят по следующему соотношению (Федоров, Романов, 1969):

$$C = k_{\text{п}} S + k_{\text{в}} d,$$

где C — концентрация радионуклида в растениях; S — кумулятивное содержание радионуклидов в почве; d — интенсивность выпадения радионуклида; $k_{\text{п}}$ и $k_{\text{в}}$ — соответственно, почвенный и воздушный коэффициенты пропорциональности, носящие эмпирический характер.

Почвенный коэффициент пропорциональности $k_{\text{п}}$ выражают в единицах концентрации радионуклида в растительном образце, приходящейся на единицу плотности загрязнения почвы данным радионуклидом:

$$(\text{Ки/кг воздушно-сухого вещества})/(\text{мКи/км}^2)$$

Почвенный коэффициент $k_{\text{п}}$ для ^{90}Sr и ^{89}Sr при заданной плотности загрязнения почвы зависит, в первую очередь, от содержания обменного Са в почве, определяемого типом почвы. Для вычисления коэффициента $k_{\text{п}}$ целесообразно использовать формулу В.Клечковского-Н.Архипова (1968), связывающую концентрацию радиоактивного Sr в растительной продукции с плотностью загрязнения почвы и содержанием стабильного Са в почве и растительности:

$$C = (k_{\text{з}} \text{Ca}_p S) / \text{Ca}_{\text{п}},$$

где C – концентрация радиоактивного стронция в растительном образце (пКи/кг воздушно-сухого вещества); Ca_p – концентрация кальция в растительном образце (г/кг воздушно-сухого вещества); $\text{Ca}_{\text{п}}$ – то же в почве (мг-экв/100 г почвы); S – плотность загрязнения почвы радиостронцием, мКи/км²; $k_{\text{з}}$ – нормированный коэффициент загрязнения, зависящий от типа растительности.

Данная формула позволяет выразить почвенный коэффициент пропорциональности $k_{\text{п}}$ в виде

$$k_{\text{п}} = (\text{Ca}_p / \text{Ca}_{\text{п}}) K.$$

Как видно из соотношения, коэффициент $k_{\text{п}}$ зависит от содержания кальция в растительном образце и почве.

Для количественной характеристики накопления радионуклидов в растениях внекорневым путем применяют коэффициенты первичного удерживания (Рябова, 1978) и более обобщающие показатели – так называемые "воздушные" коэффициенты пропорциональности (Клечковский, 1973). Для оценки величины "воздушного" коэффициента пропорциональности $k_{\text{в}}$ используют среднемесячные плотности выпадения радионуклидов в течение вегетационного сезона, так как именно эти выпадения определяют среднегодовые уровни растительной продукции. Поэтому коэффициенты $k_{\text{в}}$ выражаются в единицах:

$$(\text{пКи/кг воздушно-сухого вещества})/[\text{мКи}/(\text{км}^2 \cdot \text{мес})].$$

Коэффициент пропорциональности $k_{\text{в}}$ для разных видов растительности может быть определен по отношению:

$$k_{\text{в}} = (10^9 R_m) / m,$$

где R – доля радионуклидов, задерживаемых растительностью, занимающей единицу площади, от кумулятивных выпадений на эту площадь с начала вегетации; n – период экспозиции (месяц); m – запас биомассы образца на единицу площади (кг воздушно-сухого вещества/км²).

Для короткоживущих радионуклидов значение $k_{\text{в}}$ относят к среднесуточной интенсивности выпадений, вследствие этого $k_{\text{в}}$ будет иметь размерность

$$(\text{пКи/кг воздушно-сухого вещества})/[\text{мКи}/(\text{км}^2 \cdot \text{сутки})].$$

K_z варьирует в широких пределах в зависимости от биологических особенностей растений, физико-химических свойств радионуклидов, способа полива (Радиоэкология ..., 1986).

Хотя этот метод является упрощенным и ориентировочным, так как коэффициенты пропорциональности колеблются в довольно широких пределах, его широко используют в сельскохозяйственной радиоэкологии.

Существует метод определения возможного накопления ^{90}Sr в растениях с помощью комплексного показателя, предложенного Клечковским (1968). При определении комплексного показателя (КП), содержание ^{90}Sr в мКи/км² делят на количество обменного Са в мг-экв на 100 г почвы, после чего количество стронциевых единиц (с.е.) в растениях делят на это значение. После преобразования уравнение приобретает следующий вид:

$$\text{КП} = (\text{с.е. в растениях} \cdot \text{Са мг-экв/100 г почвы}) / ({}^{90}\text{Sr пКи/км}^2).$$

Этот метод прогноза является вполне удовлетворительным на пахотных землях с количеством обменного Са от 4 до 25 мг-экв/100 г почвы (Корнеев и др., 1977).

Рассмотренные методы прогнозирования размеров накопления радионуклидов в растительности и способы количественного выражения миграции радионуклидов по трофическим уровням дают возможность с определенной точностью оценивать радиационную обстановку в биогеоценозах, однако в силу сложности процессов миграции, происходящих даже в сравнительно простых экосистемах, они не могут считаться универсальными.

Заключение

Основой охраны природы является контроль за состоянием окружающей среды, за поддержанием природы в состоянии, пригодном для жизни человека.

Для осуществления всестороннего контроля за состоянием биосферы особое значение имеет разработка нормативов, регламентирующих допустимые выбросы и сбросы разнообразных загрязняющих веществ в атмосферу и гидросферу и поступление их в природные экосистемы с учетом комплексного воздействия этих веществ и других антропогенных и природных факторов на организмы и сообщества.

В качестве критериев для ограничений антропогенных нагрузок могут быть приняты изменения первичной продуктивности в биогеоценозах, повреждения "критических звеньев", ответственных за гомеостаз экосистемы, нарушения биогеохимических циклов биогенных элементов. Однако необходимо учитывать, что при проявлении указанных признаков изменения в экосистемах могут стать необратимыми и привести к разрушению всей экосистемы. Поэтому в качестве предвестников таких необратимых нарушений следует использовать биометрические параметры, более чувствительные к антропогенным нагрузкам. К ним относятся такие показатели, как качество пыльцы и семян растений, выпадение из состава сообществ видов-биоиндикаторов и др. Мониторинг окружающей среды по таким чув-

ствительным параметрам экосистем позволил бы выявлять начинающиеся в них неблагоприятные изменения и принимать своевременные предупредительные меры по ограничению антропогенных нагрузок на экосистемы задолго до возникновения критических, необратимых ситуаций.

Несмотря на большой объем информации о реакциях природных экосистем и составляющих их компонентов на радиоактивное загрязнение и другие виды антропогенных и природных нагрузок, непосредственное использование ее в целях экологического нормирования представляется весьма затруднительным. Это обусловлено, прежде всего, сложностью оценки экологической значимости многих из перечисленных выше реакций на клеточном, организменном и популяционном уровнях на фоне аналогичных природных изменений под влиянием вариаций во времени климатических и сезонных условий. Хорошо известно, что в природных условиях даже без вмешательства человека из состава популяций постоянно выбывает значительная часть особей не только за счет естественной смертности, но и вследствие их потребления в пищу организмами верхних трофических ярусов, в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции за пищу, свет, тепло и влагу и под влиянием неблагоприятных внешних факторов. Однако в достаточно широком диапазоне этих изменений в экосистемах поддерживается состояние гомеостаза, при котором убыль организмов постоянно восполняется и численность популяций поддерживается в допустимых пределах за счет хорошо отрегулированного процесса размножения и отрицательных обратных связей между компонентами экосистемы. Всем известны резкие изменения растительности, которые возникают под влиянием хозяйственной деятельности человека в лесной зоне Европы: березняки сменяют ельники и сосняки, на месте дубрав начинают распространяться буковые леса и т.д. Но становится ли при этом хуже природе? Не самому человеку — ведь он-то может и пострадать, теряя хозяйственно ценные виды, а самой природе, биосфере в целом?

Человек постоянно и целенаправленно перестраивает живой покров нашей планеты в наиболее благоприятном для собственного существования направлении. Этот процесс длится уже десятки тысячелетий. Очень многие привычные нам "естественные" биогеоценозы на поверку оказываются антропогенными, сложившимися под действием избирательного использования отдельных видов животных и растений человеком, под действием выпаса домашних животных, а иногда, как например, в случае лесостепи и саванны — под влиянием периодически повторявшихся пожаров.

В настоящее время вопросы экологического нормирования антропогенных изменений среды разрабатываются в разных направлениях и с разными целями: здесь и охрана генофонда планеты, и поддержание приемлемого для человека санитарного состояния среды, охрана ландшафтного разнообразия природы, охрана источников получения биологической продукции, охрана рекреационных ресурсов. На наш взгляд, для успешного решения всех этих и многих связанных с ними проблем необходимо отдавать себе

отчет в неоднозначности постановки и самих этих проблем и методов их решения. Не все эти вопросы можно и нужно решать одновременно на одной и той же территории. Например, не всюду пригодна для практического применения идея оценки устойчивости экосистем как показателя их благополучия при антропогенном воздействии. Дело в том, что при длительных наблюдениях в антропогенной среде (продолжительностью в десятки лет) становится очевидным изменение природы под действием естественных сукцессионных процессов, циклических изменений климата, а также из-за того, не всегда учтенного ранее обстоятельства, что исходная природная обстановка уже была в очень сильной степени затронута антропогенным влиянием и ее никак нельзя принять за "фон" или "эталон" при последующих наблюдениях.

Экологическое нормирование по структуре контрольных естественных экосистем практически неприменимо к оценке изменений, которые происходят на полях или в иных антропогенных ландшафтах, интенсивно используемых в сельскохозяйственном производстве. Эта среда создана человеком и поддерживается им в режиме, зачастую ничего общего не имеющем с исходной природной обстановкой, как это бывает, например, на поливных землях и в пустыне.

При разработке показателей экологического нормирования среды для наземных экосистем приходится сталкиваться со значительной лабильностью населения животных в ландшафтах за счет миграционных процессов, что также осложняет использование ряда биоценотических показателей.

Одним из перспективных подходов в оценке состояния окружающей человека антропогенной среды может служить контроль за биогенным круговоротом основных химических элементов и показателями биологической продуктивности. Интенсивность круговорота, запас доступных растениям биогенных элементов, особенно азота и фосфора, продуктивность экосистем как первичная, так и вторичная, достаточно объективно характеризуют состояние биогеоценоза (Криволуцкий, Федоров, 1984; Криволуцкий и др., 1986). Всегда ли достигается это только за счет естественных природных факторов или/и с помощью человека?

Характерно, что в условиях длительного (хронического) воздействия загрязняющих веществ в относительно малых концентрациях вызываемые ими экологические последствия, в частности, снижение первичной продуктивности и другие отрицательные эффекты, могут проявиться не сразу, а спустя длительное время, иногда через несколько лет. Для прогноза этих последствий и их своевременного предупреждения могут быть использованы более чувствительные биометрические показатели — качество пыльцы и семян, частота нарушений хромосом в клетках меристемы, фракционный состав белков растительных тканей и др., являющиеся удобными биоиндикаторами предстоящих более серьезных последствий (Тихомиров, 1972, 1984).

На современном этапе нормирование антропогенных воздействий на окружающую среду базируется, как правило, на санитарно-гигиенических

принципах, т.е. практически на том принципе, что если защищен человек, то будет достаточно защищена и вся остальная живая природа. Однако возможны ситуации, когда нормирование сбросов и выбросов только по человеку не обеспечит полной защиты природных экосистем. Поэтому может возникнуть необходимость в более жестких ограничениях на основе экологических требований.

Широкие возможности для анализа подобной обстановки представляет радиоэкология леса — область экспериментального исследования действия ионизирующей радиации на такую сложную многокомпонентную экологическую систему, каковой является лесная экосистема. Наличие в лесных экосистемах критических звеньев, где может происходить аккумуляция загрязняющих веществ и создаются высокие дозовые нагрузки, создает возможность нарушения экосистемы при уровнях радиации, не создающих серьезных ограничений для окружающего населения. В экспериментах показано, что к критическим звеньям экосистемы здесь относятся древесный ярус, лесная подстилка, а также проростки древесных растений и растения травянистого яруса, у которых корневая система распределена в самом поверхностном слое почвы — основном слое, аккумулирующем радионуклиды.

Анализ промышленных загрязнений показывает, что многие живые организмы, в том числе лишайники, некоторые хвойные породы, развивающаяся икра рыб и т.д. более чувствительны к антропогенным воздействиям, чем организм человека. Здесь целесообразность экологического нормирования бесспорна. Сложнее положение при анализе действия радиации на лесную экосистему: радиочувствительность критических стадий развития большинства наземных организмов (млекопитающих, корневой меристемы растений, яиц и ранних стадий личинок насекомых, яиц птиц и т.д.) находится в пределах одного порядка и определяется радиочувствительностью живой клетки на стадии деления. В то же время взрослые стадии развития этих организмов по радиочувствительности отличаются на три-четыре порядка. Поэтому в радиоэкологии леса определяющим становится распределение дозовых полей в экосистеме, а не радиочувствительность отдельных организмов. Возможны ситуации, когда на одном и том же участке, например, с повышенным фоном естественной радиации, в угнетенном состоянии находится почвенная фауна, но нет явных поражений растительного покрова или популяций наземных позвоночных животных. В экспериментах с внешним облучением леса описаны случаи, когда древесный ярус испытывал несомненное угнетение, а многие группы беспозвоночных, в том числе насекомые — вредители леса, резко увеличивали свою численность (Криволуцкий, Тихомиров, Федоров, 1985).

Предлагается для нормирования изменений экосистемы в лесной радиоэкологии учитывать не только возможные дозовые нагрузки на человека или наземных позвоночных животных, но и на критические элементы экосистемы.

Л и т е р а т у р а

- А лекс а х и н Р. М., Г о л ь ц е в В. Ф., Н а р ы ш -
к и н М. А. и др. Поведение радиоактивных и стабильных изото-
пов в почвах и их накопление древесной растительностью // Почвове-
дение. 1973. № 5. С.51-58.
- В о к к е я Г. Г. Ветеринарная радиоэкология. Л.: Колос, 1973.
240 с.
- И л ь е н к о А. И., П о к а р ж е в с к и й А. Д. Влияние био-
ценологических различий на концентрирование стронция-90 мелкими мле-
копитающими // Зоол.ж. 1972. Т.51, № 8. С.1219-1224.
- К л е ч к о в с к и й В. М., А р х и п о в Н. П. Прогнозирование
размеров поступления стронция-90 из почвы в растения // Доклады
для ООН. М.: Атомиздат, 1968.
- К л е ч к о в с к и й В. М., Ф е д о р о в Е. А., А р х и -
п о в Н. П. и др. Закономерности почвенного и аэрального пос-
тупления радиоактивного стронция в сельскохозяйственные растения //
Почвоведение. 1973. № 5. С.38-47.
- К р и в о л у ц к и й Д. А. Радиоэкология сообществ наземных живот-
ных. М.: Энергоатомиздат, 1983. 88 с.
- К р и в о л у ц к и й Д. А. Индикационная зоология // Природа.
1985. № 7. С.86-91.
- К р и в о л у ц к и й Д. А. Почвенная фауна - биоиндикатор радиоак-
тивных загрязнений // Радиоэкология почвенных животных. М.: Наука,
1985. С.5-52.
- К р и в о л у ц к и й Д. А., Н о в а к о в а Э., К у з н е -
ц о в а Л. В. Животный мир суши как объект биоиндикации состоя-
ния окружающей среды // Прикладные аспекты программы "Человек и
биосфера". М.: ВНИИТИ, 1983. С.27-36.
- К р и в о л у ц к и й Д. А., Т и х о м и р о в Ф. А., Ф е д о -
р о в Е. А., С м и р н о в Е. Г. Биоиндикация и экологичес-
кое нормирование на примере радиоэкологии // Ж. общ. биол. 1986.
- К р и в о л у ц к и й Д. А., Ф е д о р о в Е. А. Принципы эко-
логического нормирования // Влияние промышленных предприятий на ок-
ружающую среду. Пути, 1984. С.104-106.
- К о р н е е в Н. А., С и р о т к и н А. Н., К о р н е е -
в а Н. В. Снижение радиоактивности в растениях и продуктах жи-
вотноводства. М.: Колос, 1977. 208 с.
- К у з и н А. М. Чем угрожают человечеству ядерные взрывы. М.:
АН СССР, 1959. 23 с.
- Н о в а к о в а Э. Изменения у зайца-русака, обусловленные антро-
пическими влияниями и их использование в биоиндикации нарушении
ландшафта // Ж. общ. биол. 1980. Т.41, № 5. С.760-767.
- П о к а р ж е в с к и й А. Д. Накопление почвенными животными изот-
опных носителей искусственных радионуклидов // Радиоэкология поч-
венных животных. М.: Наука, 1985. С.80-96.
- П о л я к о в В. А., К а л и ш и н Л. Н. О применении показате-
ля Клечковского для оценки размеров накопления стронция растения-
ми // Почвоведение. 1973. № 5. С.48-50.
- Радиоэкология орошаемого земледелия / Под ред. Р.М.Алексахина. М.:
Энергоатомиздат, 1985. 224 с.
- Р а с с е л Р. Радиоактивный стронций в пищевых цепях. Общий об-
зор // Радиоактивность и пища человека. М.: Атомиздат, 1971. С.133-
143.
- Р я б о в а Е. Р., Г р и ш и н А. И., Т е п л я к о в И. Г.
Закономерности накопления ^{60}Co и ^{65}Zn из поливной воды озонными
растениями // Агрохимия. 1978. № 10. С.113-116.

- Соколов В. Е., Криволуцкий Д. А., Федоров Е. А. и др. Дикie животные в биоиндикации глобальных радиоактивных загрязнений // М., Наука, 1989. 150 с.
- Тихомиров Ф. А. Действие ионизирующего излучения на экологические системы. М.: Атомиздат, 1972.
- Тихомиров Ф. А. Методологические аспекты охраны окружающей среды от загрязнений // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушино, 1984. С.191-193.
- Федотов М. С., Карабань Р. Т., Тихомиров Ф. А., Сисигина Т. И. Оценка действия двуокиси серы на сосновые насаждения // Лесоведение. 1983. № 6. С.23-27.
- Федоров Е. А., Романов Г. Н. Количественные характеристики зависимости между уровнями загрязнения внешней среды и концентрациями радионуклидов в некоторых видах сельскохозяйственной продукции. М.: Атомиздат, 1969. 12 с.
- Федоров Е. А., Романов Г. Н., Рябцев И. А. Методы количественной оценки, применяемые при изучении миграции радионуклидов // Радиоэкология почвенных животных. М.: Наука, 1985. С.72-80.
- Флейшман Д. Г. Щелочные элементы и их радиоактивные изотопы в водных экосистемах. Л.: Наука, 1982. 160 с.
- Юдинцева В. В., Гулякин М. В. Агрохимия радиоактивных изотопов стронция и цезия. М.: Атомиздат, 1968. 472 с.
- Bormann F. N. The New England Landscape: Air pollution stress and energy policy // Ambio. 1982a, Vol.11, N 4. P.188-194.
- Bormann F. N. The effects of air pollution on the New England landscape // Ambio. 1982b. Vol.11, N 6. P.338-346.
- Dabrowska-Prot E. The effect of Industry on biocenoses // Polish Ecological Studies. 1984. Vol.10, N 1-2. P.187-205.
- Smith W. N. Air pollution Effect on the structure and function of the temperate forest ecosystem // Environ. Pollution. 1974. Vol.6, N 2. P.111-129.

УДК 574.24

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ КОНСОРЦИЙ

И.А.Селиванов

Пермский педагогический институт

Изучение консортивных отношений автотрофных растений с гетеротрофами с давних пор привлекало внимание ученых. Консорции - важные структурно-функциональные блоки как в природных, так и в антропогенных экосистемах.

Во многих регионах исследованы трофические связи фитопатогенных грибов и бактерий с сельскохозяйственными растениями и роль насекомых - фитофагов в отчуждении фитомассы. Предприняты попытки исследовать консортивные связи в лесных биогеоценозах, показать масштабы их распространения в природе, расшифровать механизмы взаимовлияний консортов.

© И.А.Селиванов, 1990.

Изучение консортивных отношений ведется еще недостаточно целенаправленно и малочисленными группами ученых. Обычно изучаются лишь отдельные формы консортивных отношений (паразитические, симбиотические, цепи питания и др.), а не весь комплекс организмов, входящих в консорцию. Основное внимание уделяется трофическим взаимосвязям, а другие формы консортивных отношений (медиопатические, топиические, фабрические) рассматриваются редко. Консортивные связи исследованы неравномерно в географическом аспекте: в южных регионах страны довольно много уделяется внимания трофическим связям высших растений с грибами и насекомыми, а в нечерноземных зонах эти вопросы практически не изучаются.

Проблема изучения консортивных отношений в природных и создаваемых человеком экосистемах сложна. Она требует комплексного подхода и использования стационарных методов исследования, привлечения специалистов разного профиля.

Интересны в теоретическом отношении вопросы сопряженной эволюции детерминантов консорции и их консортов, степень их ассоциированности в разных консорциях, совпадения или несовпадения ареалов и экологических оптимумов, синхронности в сезонном развитии, характер взаимной морфологической и функциональной приспособленности организмов к совместному существованию.

Представляют несомненный научный интерес зональные аспекты изучения консорций, в частности, изучение действия экологических факторов на взаимоотношения консортов в разных зонах и вертикальных поясах, особенно в экстремальных условиях, возможность замены одного детерминанта другим.

Для познания консорций большое значение имеют три вопроса: какова роль консортов в питании зеленых растений; как детерминанты влияют на сопряженные с ними организмы; оказывает ли воздействие внешняя среда на формирование и функционирование консорций.

Изучая консортивные связи, следует выявить роль микроорганизмов в минерализации органического вещества; перевод труднорастворимых соединений фосфора и кальция в доступные формы; синтез физиологически активных веществ (ферментов, ауксинов, антибиотиков и др.); фиксацию атмосферного азота, а также установить масштабы отчуждения органического вещества; степень изменения деятельности микроорганизмов и других консортов в зависимости от внешней среды. С практической точки зрения особенно важно изучение паразитических форм консортивных связей и роль фитофагов (и прежде всего насекомых) в отчуждении сельскохозяйственной продукции.

При изучении консорции важное значение имеет познание действия детерминанта на сопряженные с ним организмы. В природе нет высших растений, которые бы существовали в стерильной среде, без взаимодействия с другими организмами. Детерминанты выделяют в окружающую среду различные продукты метаболизма в жидкой и газообразной формах. Они ис-

пользуются биотрофами, экриссотрофами и сапротрофами в качестве источников питания. Эти вещества могут выполнять роль стимуляторов или ингибиторов по отношению к ассоциированным с детерминантом организмам. Поэтому продукты метаболизма детерминантов, по-видимому, определяют состав микроорганизмов и характер трофических связей детерминантов с микроконсортиями. Но биохимизм детерминантов, вероятно, обуславливает состав микроскопических фитофагов, в частности, насекомых. Вот почему нельзя не учитывать биохимическую специфику детерминантов, ибо она играет существенную роль в формировании консорций.

Не менее важным является исследование влияния внешней среды на становление и роль консорций как структурно-функциональных блоков в экосистемах. Так, анализируя географическое распространение микотрофных и немикотрофных растений и их приуроченность к систематическим таксонам растительного мира, можно заметить определенную закономерность. По данным Т.А. Работнова (1979) не имеют микоризы растения, возникающие в условиях обильного обеспечения доступными фосфатами, произрастающие на богатых почвах (например, крапива), а также растения, связанные своим происхождением с водной средой (гигрофиты) или с условиями субаквальных почв (гелофиты), где фосфаты находятся в растворах, а не в твердой фазе, и поэтому отсутствует стимул для образования микоризного симбиоза. У некоторых растений развивается способность без помощи гриба использовать труднорастворимые фосфаты, что, возможно, произошло из-за отсутствия необходимых грибных симбионтов. Примером таких растений могут служить горчица или гречиха, способные эффективно использовать фосфор из фосфоритов.

В процессе сопряженной эволюции автотрофов с фитофагами и паразитными организмами для защиты против них в ряде систематических групп высших растений развилась способность синтезировать и накапливать в своих тканях алкалоиды и другие вещества, препятствующие симбиозу с микоризными грибами, ибо в любых микосимбиотических связях в какой-то мере проявляются признаки паразитических отношений.

Большую роль в формировании консорций играет современная экологическая среда, в которой произрастает растение-детерминант, в частности, условия его минерального питания, освещенности, температурного и водного режима, поэтому следует всесторонне изучать влияние экологических факторов на формирование и функционирование консорций и динамику консортивных отношений в экосистемах. В течение двадцати лет сотрудники кафедры ботаники Пермского педагогического института исследовали микосимбиотические и микопаразитические формы консортивных отношений в разных географических зонах, а также консортивные связи высших растений с эпифитами и насекомыми-фитофагами.

В ряде горных, предгорных и равнинных биогеоценозов выявлены флористический состав мхов и лишайников, ведущих эпифитный образ жизни, их приуроченность к определенным видам древесных пород и распределение по стволу и ветвям, а также зависимость от возраста деревьев и

эколого-ценологических условий. Но изучались лишь мхи и лишайники. Другие группы эпифитов (водоросли, бактерии и другие) не описаны. Большой интерес представляет прикомлевая сингузия, где, вероятно, встречается много водорослей и цианей, а также сапротрофные грибы.

Консортивные связи в форме эпифитизма исследовались на древесных породах, а есть ли эпифиты на травянистых растениях и кустарниках — не установлено. По-видимому, многие бактерии и грибы могут встречаться на них.

Изучались эпифиты наземных органов, а из подземных — лишь корни. Сведения о составе эпифитных организмов, живущих на клубнях, луковицах, корневищах и находящихся в почве семенах остаются весьма неполными.

При организации исследований эпифитизма как формы консортивных связей следует установить степень ассоциированности эпифитов с детерминантами, формы и масштабы взаимодействия "детерминантконсорты" (топические, медиопатические, трофические), а также влияние экологических факторов на взаимоотношения эпифитов с детерминантами консорции. Экосистемный подход предусматривает также исследование эпифитов не только как консортов I порядка, но и как консортов II порядка, и прежде всего как среду обитания насекомых и других мелких животных, как место скопления спор грибов, бактерий, водорослей.

При планировании изучения эпифитизма как формы консортивных отношений в экосистемах следует учитывать динамичность, зависящую от возрастных особенностей детерминанта, фазы онтогенетического развития консортов и ряда других причин, поэтому надо предусмотреть изучение взаимосвязей эпифитов с детерминантами не только в статике, но и проследить их становление и развитие.

Исследование паразитических грибов как компонентов консорций показало, что эта фаза консортивных отношений весьма широко распространена во всех природных экосистемах, а также в посевах хлебных злаков и других сельскохозяйственных растений, поэтому эта проблема имеет не только теоретическое, но и практическое значение. При изучении паразитизма следует провести инвентаризацию не только паразитов I концентра, но и паразитов II концентра, установить их ассоциированность с разными органами детерминанта (листьями, стеблями, корнями, цветами, семенами, плодами). Экосистемный подход предусматривает также выявление приуроченности паразитов к разным ярусам и биогоризонтам.

При рассмотрении всех форм консортивных связей первоочередной задачей следует считать изучение консорций доминантов и субдоминантов, т.е. таких ценобионтов, которые играют наиболее важную роль в фитоценозах.

Пермскими ботаниками наиболее детально изучались симбиотические связи высших растений с грибами. Эта форма консортивных связей исследована во всех ландшафтно-географических зонах и основных вертикальных поясах Урала, Кавказа, Кузнецкого Алатау, в некоторых горных сис-

темах Средней Азии (Гиссарский и Чаткальский хребет, Тянь-Шань, Копет-даг). Описаны типы микориз более чем у четырех тысяч видов высших споровых, голосеменных и цветковых растений, вычислены микосимбиотические параметры важнейших природных биогеоценозов, экспериментально исследованы некоторые вопросы экологии микоризообразования, в частности, динамика формирования и развития микориз, влияние почвенно-грунтовых условий и освещенности на процесс микоризообразования.

В настоящее время в исследовании микосимбиотрофизма растений сложились и развиваются несколько направлений: морфологическое, микологическое, географическое, экологоценотическое, физиологическое. В каждом из них наряду с большим фактическим материалом накопилось много нерешенных проблем и вопросов, требующих проверки и уточнения.

Наиболее многочисленны исследования по морфологии и анатомии микориз. Достаточно хорошо изучена морфология и анатомия почти всех типов микориз с помощью световой микроскопии. Однако исследование ультрамикроскопической структуры проводилось лишь немногими учеными. Весьма немногочисленны также гистохимические данные, хотя они во многом могут способствовать пониманию сущности взаимоотношений симбионтов в микоризах.

Представляет также интерес изучение структуры микориз у вересковых, грушанковых, горечавковых, орхидных, в особенности у бесхлорофильных представителей. Эти группы, как выяснилось, исследованы меньше других. Даже тип микориз в перечисленных таксонах нуждается в проверке и уточнении.

Нет сведений о микосимбиотрофизме у листостебельных мхов и связях печеночников с грибами в условиях лесной зоны.

Интересны также вопросы двойного симбиоза у бобовых, облепихи, ольхи и некоторых других растений, имеющих на корнях клубеньки.

Весьма актуальна проблема соотношения корневых волосков и микоризных грибов. Применительно к эндомикоризам этот вопрос почти не освещен в литературе. Есть лишь указания на то, что везикулярно-арбускулярные микоризы оказывают положительное влияние на поглощение фосфора в первую очередь у таких растений, у которых нет корневых волосков или они слабо развиты (лук, кукуруза и т. д.)

Мало литературных сведений об изменении микосимбиотических структур в динамике. Изучение этого вопроса, несомненно, может иметь существенное значение в познании взаимоотношений в микоризном симбиозе на разных этапах онтогенеза детерминантов.

Представляет интерес географический аспект в изучении микосимбиотрофизма растений. Выявлено, что грибы могут вступать в симбиоз с корнями высших растений во всех ландшафтно-географических зонах. Установлены некоторые закономерности в географическом распространении микоризных растений. В лесной и степной зонах, а также в большинстве высокогорных фитоценозов микотрофные виды явно преобладают над неми-

котрофными. В тундрах и пустынях, а также в субнивальном поясе гор уменьшается как число микотрофных видов, так и другие микосимбиотические показатели. Эти закономерности особенно четко проявляются при сравнении эдификаторов и доминантов растительного покрова. Эдификаторы и доминанты лесных и степных фитоценозов, как правило, имеют интенсивно развитые микоризы, а в тундрах и пустынях они слабомикотрофны или микориз не имеют.

Однако географическое распространение микотрофных видов изучено еще слабо. Нет сведений о лесах Европейского Севера и средней полосы России, Западной и Восточной Сибири и многих других регионов. Почти не изучен микосимбиотрофизм в тропической зоне.

Микологическое направление характеризуется выяснением систематического положения микоризных грибов в разных типах микориз, изучением их биологии и ассоциированности с высшими растениями. Несмотря на столетнюю историю изучения микотрофии, знания о микоризных грибах остаются весьма неполными. Указывается, что эктомикоризы древесных пород могут образовывать более 600 видов, относящихся преимущественно к лесным базидиомицетам, отчасти — к аскомицетам и дейтеромицетам (Лобанов, 1953; Шамаханова, 1962; Черемисинов и др., 1970; Tjarpe, 1962; Харли, 1963; Селиванов, 1981 и др.). Однако в большинстве случаев сведения о способности грибов формировать микоризы получены на основе визуальных наблюдений и только примерно шестая часть из них проверена в опытах с чистыми культурами. Отсюда вытекает одна из важных задач — инвентаризация микоризных грибов и проверка их способности образовывать микоризу с древесными породами в эксперименте.

Потребность в симбиотических связях с корнями высших растений у разных групп почвенных грибов выражена неодинаково. В этом отношении микоризные грибы по Meyer (1963) могут быть разделены на 4 экологические группы: 1) грибы, питающиеся преимущественно сапротрофно, но способные образовывать микоризу, 2) микоризные грибы с широким кругом хозяев, но способные образовывать карпофоры и сапротрофно, 3) грибы с относительно широким кругом растений-хозяев, но образующие плодовые тела только симбиотрофно, 4) грибы, способные образовывать микоризу только с немногими видами деревьев. При изучении лесных биогеоценозов важно установить степень ассоциированности грибов с теми или иными древесными породами в соотношении между указанными выше экологическими группами лесных макромицетов.

Вопреки широко распространенному мнению о строгой приуроченности микоризных грибов к определенному растению-хозяину, во всех типах микориз не обнаружено узкой видовой специализации. Напротив, большинство микоризных грибов способно вступать в симбиоз со многими видами высших растений. Это положение, по-видимому, относится ко всем типам микориз.

Многохозяйственность микоризных грибов имеет определенное биологи-

ческое значение: в природных условиях она обеспечивает более широкую экологическую амплитуду и, следовательно, в лучшей степени гарантирует существование вида.

При микологических исследованиях в природных биогеоценозах следует выявить экологические вариации симбиотических связей высших растений с грибами, особенно доминантов и субдоминантов растительного покрова.

Микоризы у одной и той же древесной породы могут быть образованы разными грибами, но роль разных микосимбионтов в жизни высшего растения бывает неодинаковой. Сравнение микориз сосны обыкновенной, образованных *Suillus lutens* и *Amanita muscaria*, показало, что оба микоризных гриба способствуют поглощению фосфора из труднорастворимых соединений, но масленик в значительно большей степени, чем мухомор. Аналогичные результаты получены на сеянцах *Pinus radiata*: сеянцы, инокулированные микоризными грибами *Rhizopogon lutens* и *Suillus granulatus* имели больший вес и содержали больше фосфора, чем растения, инокулированные грибами *Suillus lutens* и *Cenococcium graniforme*.

Явление физиологической разнокачественности микосимбионтов в эктомикоризах древесных пород имеет важное теоретическое и большое практическое значение. В практике искусственной микоризации следует подбирать такие микосимбионты, которые бы оказывали наиболее благоприятное воздействие на высшее растение, а для этого надо провести экспериментальные исследования по выявлению оптимальных микоризообразователей в различных эколого-ценотических условиях.

Если состав микоризных грибов в эктомикоризах в какой-то мере известен, то в других типах микориз (у орхидей, вересковых, у большинства видов с эндомикоризами) он по-прежнему не установлен. В изучении микоризных грибов в последние годы наметился сдвиг. В частности, появились работы по систематике эндогоновых грибов, методике их извлечения из почвы и субстрата и искусственному заражению ими высших растений. В цикле развития большинства эндогоновых грибов выявлены две фазы: биотрофная (главным образом симбиотрофная) и сапротрофная. Последняя в развитии эндогоновых грибов изучена крайне недостаточно и требует интенсивных и планомерных исследований как в природных условиях, так и в культуре.

Весьма возможно, что в распространении эндогоновых грибов существенную роль играют животные (мышевидные грызуны, лемминги, насекомые и др.). Следовательно, эндогоновые грибы в своей жизни связаны не только с растениями, но и с животными. Но это положение требует дальнейшего изучения и проверки.

В пределах одной систематической группы высших растений выявлен один и тот же тип микориз. Степень развития микоризной инфекции весьма изменчива и зависит от многих факторов: в первую очередь от физиологического состояния растения-хозяина и от экологических факторов. При определенных условиях существует прямая коррелятивная связь меж-

ду ростом и развитием высшего растения и интенсивностью микоризной инфекции. Выявление механизма этой зависимости необходимо провести биохимическими, физиологическими и анатомо-морфологическими методами исследования.

Влияние внешней среды на процесс микоризообразования изучен преимущественно у эктомикоризных растений, а экология образования эндомикориз почти не исследована, поэтому следует изучать роль экологических факторов во взаимоотношениях симбионтов в эндомикоризах.

Есть основание полагать, что образование эндомикориз во многом зависит от количества питательных веществ в почве, но большое значение имеют также водно-воздушный режим почвы, освещенность и качество света, плотность популяций эндотрофных грибов и высших растений. Работы по экологии образования и функционирования эндомикориз имеются, но полученные результаты трудно сравнимы из-за разноречивых применяемых оценок степени развития микоризной инфекции. Поэтому надо исследования провести по единому плану и с применением единой методики количественной характеристики степени развития микоризной инфекции.

Перспективными могут оказаться исследования влияния спектрального состава света на процесс микоризообразования. Известно, что синий цвет способствует накоплению белков в растениях, а красный — углеводов. Главный биологический смысл микоризообразования заключен в потреблении грибами углеводов растения-хозяина. Если это так, то, по-видимому, освещение разными частями солнечного спектра должно в неодинаковой мере влиять на симбиотические связи гриба и высшего растения. Это предположение интересно проверить экспериментально.

За последние годы благодаря использованию изотопов достигнуты значительные успехи в расшифровке сущности корневого питания деревьев с помощью эктомикориз. Особенно плодотворными в этом отношении были работы шведских, английских и американских ученых. Показана активная роль микориз в питании деревьев: в природных условиях они улавливают и накапливают питательные вещества в период их освобождения из подстилок и верхних микробиологически активных горизонтов почвы. Высокая скорость поглощения этих веществ микоризой (особенно фосфора) позволяет микоризным растениям улавливать, накапливать достаточный запас питательных веществ, которые затем передаются клеткам корня.

За последние годы также достаточно убедительно доказано, что эктомикоризные грибы, помимо участия в поглощении питательных веществ из почвы, оказывают влияние на морфогенез корневой системы и интенсивность фотосинтеза. Они выполняют также защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями.

Большие сдвиги произошли в изучении зигомичетных везикулярно-арбускулярных микориз травянистых растений. На примере изучения ряда культурных растений показано, что эндомикоризные растения растут интенсивнее безмикоризных. Они больше поглощают и накапливают фосфора, интенсивнее цветут и плодоносят. К сожалению, изучением физиологии зи-

гомицептных микориз в Советском Союзе занимает крайне небольшое число исследователей, а для успешного решения проблем микосимбиотрофизма травянистых растений необходимы усилия крупных научных коллективов.

Биогеоценологическое направление в изучении микориз заключается в рассмотрении микосимбиотрофизма растений как формы межвидовых отношений в биогеоценозах, в установлении его роли в круговороте веществ в природе. Для решения этих задач большое значение имеет выработка количественных методов оценки степени развития микоризной инфекции. Рекомендуется применение следующих микосимбиотических параметров, характеризующих как качественный состав микориз в изучаемом растительном сообществе, так и интенсивность развития микоризной инфекции: 1) микосимбиотического спектра растительной ассоциации или соотношения между разными типами микориз в фитоценозе; 2) частоты встречаемости микотрофных видов (в процентах к числу видов, встречающихся в фитоценозе); 3) средней интенсивности микоризной инфекции; 4) относительной интенсивности микоризной инфекции или микосимбиотического коэффициента растительной ассоциации; 5) микосимбиотического ряда распределения ценобионтов по степени развития микоризной инфекции; 6) степени полезности микориз. Методика вычисления и использования этих параметров описана (Селиванов, 1975, 1976, 1981, 1986).

Изучение микосимбиотрофизма как формы консортивных связей в лесных биогеоценозах, показывает, что посредством коммуникационных тиф эктомикоризных грибов могут соединяться между собой не только древесные породы, но и растения разных ярусов (Vejrsmann, 1949, Бьеркман, 1963). Таким образом, индивидуальные консорции отдельных деревьев с помощью микоризных грибов могут объединяться в синузимальные консорции. Последнее, вступая в контакт с другими ярусами, создают единую экологическую систему. Однако никем не было сделано попыток определить масштабы этого явления в природе, хотя его изучение представляет несомненный научный интерес.

Микосимбиотрофизм растений — одна из широко распространенных форм консортивных связей в биогеоценозах саморегулирующихся систем, где консорции являются структурно-функциональными блоками, из которых складываются как структура биогеоценозов, так и характер межвидовых отношений. Микоризный симбиоз в этой системе служит одним из главных каналов, по которым осуществляется круговорот фосфора в природе. Учитывая сказанное, необходимо разработать методы количественного учета миграции фосфора в системе почва-гриб-растение-почва и, пользуясь этой методикой, дать количественную характеристику роли микориз в круговороте фосфора в важнейших биогеоценозах.

С биогеоценологической точки зрения важно также выяснить соотношение между разными синузиями грибов в лесных биогеоценозах, особенно между микоризными и патогенными, микоризными и ризосферными микромицетами, микоризными и подстилочными грибами. Для этого необходима организация стационарных исследований.

Изучение микосимбиотрофизма растений имеет практическое значение. Ввиду множественности микоризной инфекции стоит задача для каждого конкретного региона найти такие микоризообразователи, которые бы давали максимальный эффект при искусственной микоризации древесных пород при их выращивании на безлесных территориях, рекультивируемых землях, в местах, давно вышедших из-под леса. Следовательно, перед микологами, изучающими микоризы, стоит задача разработать практические рекомендации для работников лесного хозяйства и зеленого строительства.

Изучение микосимбиотрофизма растений имеет большое общебиологическое и педагогическое значение. Сейчас с достоверностью доказано, что микосимбиотрофизм растений — не частный, узко специализированный способ корневого питания, а широко распространенное явление, характерное для большинства зеленых высших растений и для всех бесхлорофильных видов. Поэтому в освещении этого природного феномена необходимо внести соответствующие изменения, отражающие существенную роль микосимбиотрофизма растений в экосистемах и круговороте веществ в биосфере.

Л и т е р а т у р а

- Б ь е р к м а н Е. Микориза растений. М.: Сельхозгиз, 1963. С.261-279.
- Л о б а н о в Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Сов.наука, 1953. С.1-227.
- Р а б о т н о в Т. А. Об одном направлении сопряженной эволюции организмов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т.84, вып.2. С.29-34.
- С е л и в а н о в И. А. Микотрофность растений в разных зонах // Журн. общ. биол. 1975. Т.36, № 1. С.107-118.
- С е л и в а н о в И. А. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1976. Т.150. С.11-17.
- С е л и в а н о в И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981, С.230.
- С е л и в а н о в И. А. Теоретические и практические проблемы изучения консорций // Общие проблемы биогеоценологии. II Всесоюз. Совещ. М.: Наука, 1986. Т.1. С.120-122.
- Х а р л и Д. ж. Биология микоризы. Перев. с англ. // Микоризы растений. М.: Сельхозгиз, 1963. С.15-244.
- Ч е р е м и с и н о в Н. А., Н е г р у ц к и й С. Ф., Л е ш - к о в ц е в а И. И. Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1970. С.390.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. Микотрофия древесных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С.375.
- В j ö r k s h a n n Е. The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. Svensk. bot. tidskr., 1949. Vol.43. P.223-262.
- М е у е р F. N. Mycorrhiza and other plant symbioses // Symbiosis. N.Y., L.: Acad. Press, 1963. Vol.1. P.171-255.
- Т г а р р е J. M. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizal. Bot. Rev. 1962. Vol.28, N 4. P.538-606.

ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ МНОГОВИДОВОЙ ГРУППИРОВКИ
КОЛЛЕМБОЛ-САПРОФАГОВ

Н.М.Чернова, Н.А.Кузнецова

Московский государственный педагогический институт
им. В.И.Левина

Законы сложения видов в сообщества – основной вопрос биоценологии. Одним из подходов в исследовании этой сложной области является изучение взаимосвязей между таксономически близкими формами. Уровень таксона определяет не только степень филогенетического, но и экологического расхождения составляющих его видов. На начальных этапах дивергенции – это конкурентное исключение близких форм, на последующих возможно возникновение всего спектра биоценологических связей от трофических до мутуалистических или нейтральных. Очевидно, что степень насыщенности биоценозов видами одной таксономической группы зависит от достигнутого ею экологического разнообразия.

В современной биоценологии изучение связей и ценотической специфики сосуществующих видов одной таксономической группы составляет очень мощное направление, теоретические позиции которого стали уже достаточно стандартными – это изучение размежевания по экологическим нишам близких видов. В последние годы появились интересные работы, придающие подобным исследованиям новый ракурс. Так, Г.М.Длусский (1981) на примере муравьев рассматривает группы родственных видов, обитающих совместно, как относительно автономные структурные единицы биоценоза, называя их "коадаптивным комплексом". Поскольку в них входят виды, составляющие ряды с частичным перекрытием экологических ниш, эволюционная судьба каждого вида зависит от соседних. Структура и сложность коадаптивного комплекса жестко зависит от структурной организации и степени сложности конкретного биогеоценоза. В.В.Черных (1986) считает, что именно ценотические связи между родственными видами – прямые или эстафетные, существующие или существовавшие – придают реальное содержание надвидовым таксонам.

Очевидно, что каждая таксономическая группа имеет свою специфику сосуществования видов, и от адаптивного диапазона группы зависит, как она укладывается в те рамки, которые представляет ей среда, т.е. конкретные структурированные биогеоценозы.

С этой точки зрения представляется интересным изучение ценотической организации группировок коллембол в лесных фитоценозах. Коллемболы – представители очень древнего таксона членистоногих, которые с девона и до наших дней остаются тесно связанными с почвенным ярусом, участвуя в разных звеньях деструкционных пищевых цепей. Эта процветающая группа от арктических тундр до тропиков, лимитируемая в основ-

ном лишь сухостью почвенного воздуха из-за тонких, проницаемых покровов. Основная роль коллембол в экосистемах — канализация активности микрофлоры, участвующей в минерализации и гумификации растительного опада. Способ питания — преимущественно пастыба на грибом мицелии, разлагающихся тканях макрофитов, почвенных водорослях, дрожжах, трупах почвенных беспозвоночных и т.п. Достаточно уже обширная литература по трофическим связям коллембол (Christiansen, 1964; Стриганова, 1980; Чернова, 1988 и др.) позволяет считать наиболее вероятным отсутствие узкой пищевой специализации и широкое перекрывание возможных рационов многих видов. В лесных сообществах, где деятельность деструкционного комплекса сконцентрирована в тонком напочвенном слое подстилки и идет конвейерная переработка ежегодного опада, коллемболы представлены многовидовыми динамичными группировками с высокой плотностью населения во внезапно сухие периоды.

По нашим многолетним исследованиям в хвойных лесах европейской части СССР, в почве и подстилке конкретных лесных фитоценозов насчитывается несколько десятков видов коллембол со средним уровнем разнообразия 30–40 (максимум 80). Такая видовая избыточность ставит вопрос о принципах ценоотической организации группировки.

Следует отметить, что общее фаунистическое разнообразие ногохвосток под хвойными лесами европейской части страны по сегодняшним данным составляет около 200 видов и, следовательно, до 1/5 и даже 1/3 всей фауны может присутствовать в конкретных лесных сообществах.

Качественные, фаунистические различия населения ногохвосток в разных типах леса одного региона сравнительно невелики. Однако частоты распределения видов по численности дают достаточно четкую картину обособления группировок в разных лесах, отличающихся положением в экологических рядах древостоев и в связи с этим — характером напочвенного покрова.

Отличительная черта населения коллембол лесного биогеоценоза — резкая дифференцировка по численности, так что функционально значимыми в группировке в каждый конкретный отрезок времени являются всего несколько видов. Смена доминантов в сезонных и погодичных флюктуациях вовлекает в этот круг еще ряд форм, однако до 50% их остается на уровне малочисленных видов с нереализуемыми репродуктивными возможностями в данном фитоценозе.

Такая структура группировок свидетельствует о том, что у коллембол не достигается "разведения" большинства сосуществующих форм по четким экологическим нишам.

Набор массовых видов — достаточно устойчивая характеристика биогеоценоза. По спектру доминантов и субдоминантов можно проводить типологию группировок коллембол, которая совпадает с некоторыми характеристиками напочвенного покрова (характером подстилки, приземной растительности), но слабо отражает смену древесного яруса (Кузнецова, 1988).

Что представляет собой набор ценотически значимых видов коллембол в конкретных группировках? Более определенный и постоянный спектр массовых видов регистрируется в таких вариантах леса, как черничники, зеленомошники, т.е. ассоциациях мезофитного ряда, тогда как ксерофитные брусничники, беломошники, верещатники или, напротив, переувлажненные сфагновые сосняки и ельники характеризуются сильным варьированием структуры населения и в пространственных вариантах и в погодовой динамике (табл. I). Отсюда следует, что структура группировки коллембол за-

Т а б л и ц а I

Отклонения в составе жизненных форм коллембол в сухое лето по сравнению с влажным в ельниках Архангельской обл. (% , данные 1980-1981 гг.)

Группы жиз- ненных форм	Ельники		
	Бруснич- ник	Зелено- мошно- чернич- ный	Сфагно- вый
Поверхностно- обитающие	28	30	50
Гемизафичес- кие	83	22	100
Эузафичес- кие	14	0	4

дается внешними условиями и в конечном счете определяет в лесном фитоценозе эдификаторную роль лесообразующей породы и напочвенного покрова. Чем менее стабилен режим фитоценоза, тем сильнее отличаются спектры доминантов в погодичных флуктуациях. Следовательно, круг видов, способных временно принимать заметное участие в структуре группировки, значительно шире в изменчивой среде, чем в более постоянной.

Для характеристики структуры группировки полезно ввести понятие "потенциальных доминантов", имея в виду весь круг видов, количественно преобладающих над другими в те или иные сроки при нормальных пределах флуктуации сообществ. Чем шире этот набор, тем менее структурирована и менее жестко организована группировка. В таких разбалансированных сообществах, как агроценозы, чуть ли не весь фаунистический состав коллембол пахотных почв может рассматриваться как круг потенциальных доминантов в связи с тем, что погодные и хозяйственные воздействия на среду обитания не дают стабилизироваться кругу массовых форм, все время перераспределяя количественные соотношения видов (Чернова, 1982). В таких же лесных сообществах, как ельники чернично-зеленомошные с их упорядоченным синузальным сложением, определенным фитоклиматом и другими проявлениями относительной стабилизации среды, набор доминантных видов коллембол поразительно устойчив. На обширных пространствах европейской части страны везде, где встречаются эти леса, в группировке ногохвосток господствует практически один и тот же набор из 8-10 видов с выделением в нем трех основных доминантов: *Isotomella minor*, *Isotoma notabilis* и *Folsomia quadrioculata*. При этом устойчиво сдерживается численность десятков других видов, постоянно регистрируемых в сообществах.

Вследствие столь резко выраженной зависимости от внешней среды, структура населения коллембол является хорошим индикатором начинающихся сдвигов в состоянии лесных экосистем, так как обладает гораздо меньшей инерцией реагирования, чем растительность или группировки более высоко организованных животных с широкими возможностями поведенческих адаптаций.

Если в структурированной, относительно стабильной среде, население коллембол также имеет четкую структуру, возникает естественный вопрос, насколько тесно связаны между собой виды, способные к одновременному массовому размножению, содомированию в сообществе. Механизмами этой связи могла бы быть преемственность в переработке пищевого материала или комплементарность функций, выражающаяся в настолько резком разделении экологических ниш, что совместная деятельность нескольких видов становится необходимым условием осуществления того или иного этапа деструкционных процессов.

Формальным подтверждением таких отношений могли бы служить устойчивые корреляции в пространственном размещении видов, их совместной встречаемости.

Корреляционный анализ, проведенный на основе материалов по распределению численностей в сериях одновременно взятых проб^х), позволил выявить временные ассоциации видов — плеяды (по терминологии П.В.Терентьева, 1959). Всего проанализировано 134 серии образцов из различных хвойных лесов европейской части СССР, исследованных нами в 1973–1982 гг.

В каждом типе леса среди населения коллембол лесной подстилки и верхнего слоя почвы обнаруживается одна или несколько плеяд, в которых от двух до десяти (иногда более) видов коллембол в разной степени жестко связаны между собой. В плеяды входят как многочисленные виды, так и формы с относительно невысоким уровнем плотности популяций. Анализ таких плеяд проясняет некоторые вопросы структурной организации многовидового населения коллембол.

Из 3652 попарных коэффициентов корреляции, рассчитанных для всех более или менее многочисленных видов исследованных нами лесов (всего 26 пробных площадей) оказались достоверно значимыми (при $p=0,05$) лишь 534 (т.е. 14,6%). В остальных случаях скоррелированность численностей практически отсутствовала, что предполагает большую независимость поведения и распределения видов. Среди выявленных связей 97,6% — положительных и лишь 2,4% (13 случаев) — отрицательных, т.е. лишь в очень небольшом числе случаев статистика регистрирует столь четкое пространственное размежевание видов в биоценозах, что они не могут быть захвачены объемом одной пробы (в наших исследованиях стандартная площадь учетного образца — 25 см², разделенно по генетическим слоям под-

^х) Анализ проведен на ЭМ ЕС-1010. Авторы выражают благодарность А.С.Комарову за консультативную помощь и предоставленные программы.

стили). Не менее показательно, что виды, отрицательно коррелирующие в одних условиях, не проявляют этого в других сообществах или в другие сроки (табл.2).

Т а б л и ц а 2

Корреляционные связи отдельных видов коллембол в хвойных лесах разных регионов (% значимых связей в исследованных сериях)

Вид	Печеро-Ильч-ский запо-ведник		Юг Архан-гельской области		Дарвинский заповедник		Восточная Белоруссия	
	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Isotomiella minor</i> - <i>Onychiurus absoloni</i>	10	0	14	0	11	0	29	0
<i>Anurophorus septentri- onalis</i> - <i>O. absoloni</i>	14	0	29	0	50	0	43	0
<i>I. minor</i> - <i>Folsomia qua- drioculata</i>	30	0	14	0	17	0	0	0
<i>O. absoloni</i> - <i>Mesaphoru- ra gr. krausbaueri</i>	0	0	29	0	58	0	57	0
<i>M. gr. krausbaueri</i> - <i>Mic- ranurida pygmaea</i>	0	0	42	0	25	0	29	0
<i>A. septentrionalis</i> - <i>I. minor</i>	10	10	0	0	8	0	0	0
<i>A. septentrionalis</i> - <i>Is- otoma hiemalis</i>	0	0	14	0	25	0	14	0
<i>I. minor</i> - <i>M. gr. krausbau- eri</i>	0	0	70	0	33	0	14	0
<i>I. minor</i> - <i>Isotoma nota- bilis</i>	0	0	14	0	8	0	29	0
<i>Xenylla grisea</i> - <i>Protaphorura nemorata</i>	0	0	0	14	0	0	0	0
<i>X. grisea</i> - <i>M. gr. kraus- baueri</i>	0	0	0	14	0	0	0	0
<i>F. quadrioculata</i> - <i>Lepi- docyrtus lignorum</i>	0	0	0	0	0	0	14	14
Число исследованных серий	10		7		12		7	

П р и м е ч а н и е. (+) - количество положительных связей; (-) - количество отрицательных связей.

Выявляющиеся плеяды скоррелированных в пространственном распределении видов очень динамичны. Например, в экологическом ряду ельников по нарастанию влажности почвы в окрестностях пос.Раманье Архангельской области (средняя тайга) в 1980 г. были отмечены следующие особенности структуры населения коллембол. В брусничнике выявлена одна и довольно четкая плеяда, включающая 8 видов из 33, зарегистрированных в биотопе. В чернично-зеленомошном ельнике из 38 видов выделилось 3 плеяды со слабыми внутренними связями: одна из восьми и две по два

вида. Еще более рыхлые объединения зафиксированы в сфагновом ельнике — четыре отдельные плеяды, охватывающие по два-четыре вида.

В качестве показателя внутренней структуры плеяды можно принять общую сумму связей, приходящихся на каждый ее вид. Отнесение этой суммы к числу видов, входящих в плеяды, дает сравнимые общие коэффициенты степени "жесткости" организации этих комплексов. В исследованном ряду ельников их значения закономерно падают, показывая увеличение независимости в распределении видов от ксерофитных к гигрофитным ассоциациям.

Учеты на этих же пробных площадях в 1981 г. показали значительное усиление жесткости связей в плеядах и изменения в них числа видов. Лето 1981 г. было засушливым, что привело к снижению численности коллембол и к усилению концентрации разных видов в благоприятных микростациях. Формально это выразилось в увеличении числа связей на вид в плеядах во всех исследованных биотопах: в наибольшей мере — ксерофитном брусничнике, и в значительно меньшей — в заболоченном сфагновом ельнике (табл.3). Степень "жесткости" плеяд, очевидно, может быть в этом случае показателем экстремальности условий, при которой усиливается роль мозаики почвенного покрова в выживаемости видов. Таким образом, плеядная структурированность в группировках коллембол явно связана с влиянием внешней среды.

В южной тайге в брусничных и сфагновых ельниках восточной Белоруссии (Витебская обл.) более сложные плеяды зарегистрированы и в ксерофитных, и в заболоченных лесах. Здесь в сфагновых ассоциациях режим

влажности переменчивее, а закатаренная поверхность старых болот более неоднородна, чем в мезофитных биотопах (рис.1). Такие же изменения коррелятивных зависимостей видов проявились и в аналогичном экологическом ряду сосняков этого района: белошники — зеленошники — сфагновом. Население коллембол ярко демонстрирует различия в эдификаторной значимости древостоев сосны и ели: во всех случаях группировки ногохвосток сосновых лесов более динамичны и сильнее различаются между собой, чем в аналогичных ассоциациях под пологом ели.

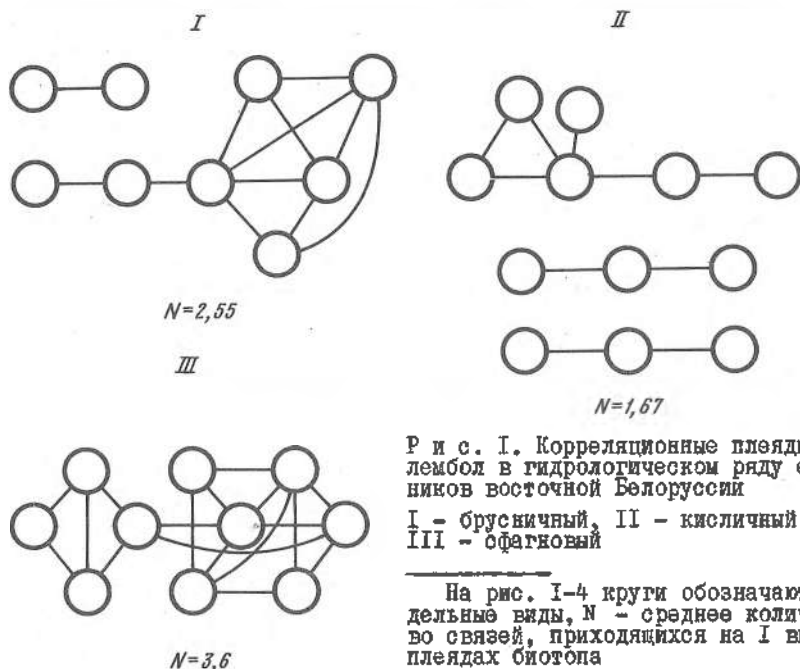
Высокая скоррелированность видов может отражать не только усиление экстремальности условий, но и высокую структурированность стабильных фитоценозов. В еловых лесах она усиливается с возрастом насаждения и достигает наибольшей степени в перестойных древостоях, где мозаичность, связанная со средообразующим влиянием отдельных деревьев, выражается в значительной степени упорядоченности разных показателей —

Т а б л и ц а 3

Изменение числа связей на вид в корреляционных плеядах коллембол в ельниках средней тайги (Раменье, Архангельская обл.)

Год	Брус- ничный	Зелено- мошно-чер- ничный	Сфаг- новый
1980	2,75	1,65	1,33
1981	4,00	2,91	1,92

распределения опада, осадков, освещенности, развития микофлоры и т.п. (Карпачевский, 1977). В однотипных, но разновозрастных ельниках Дарвинского государственного заповедника структурированность населения коллембол, выраженная в корреляционных плеядах, была значительно резче в старом высокобонитетном 180-летнем насаждении по сравнению с более молодым 60-летним (рис.2).

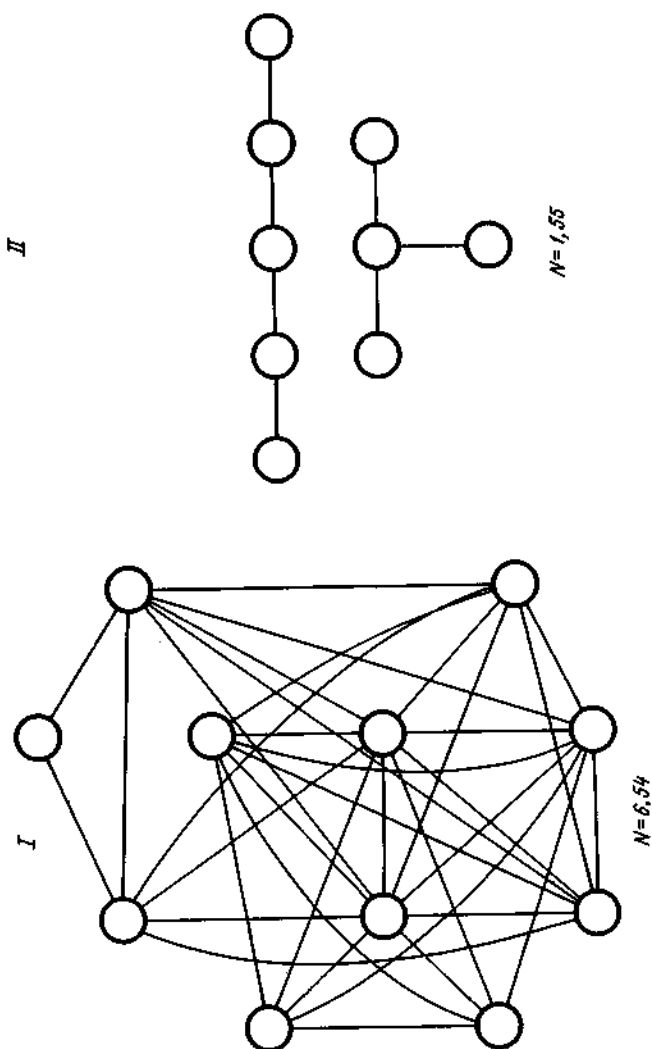


Р и с. 1. Корреляционные плеяды коллембол в гидрологическом ряду ельников восточной Белоруссии

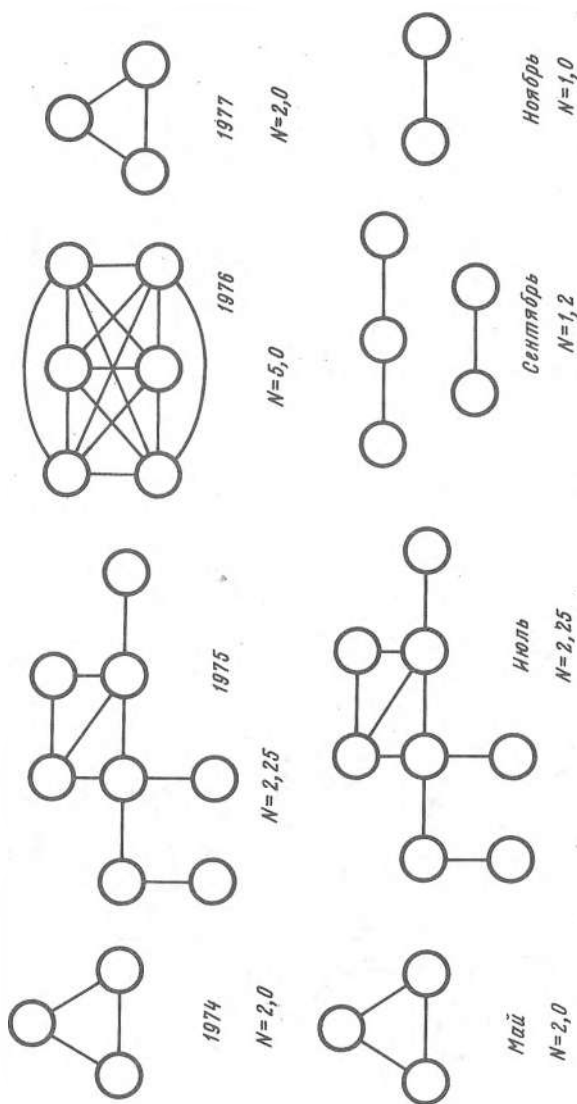
I - брусничный, II - кисличный, III - сфагновый

На рис. I-4 круги обозначают отдельные виды, N - среднее количество связей, приходящихся на I вид в плеядах биотопа

Наиболее наглядно "рассыпчатость" плеяд проявляется в сезонной и многолетней динамике в одной и той же растительной ассоциации. В подмосковном ельнике-зеленомошнике (Малинский экологический стационар АН СССР) динамика комплекса коллембол прослеживалась нами в течение 4 лет (1973-1977 гг.) с ежемесячными учетами их численности: по десять образцов из трех слоев подстилки (Кузнецова, Бабенко, 1984). Корреляционные плеяды видов то возникали, то полностью исчезали, следуя погодной динамике. В наиболее населенном ферментативном горизонте подстилки (F-слой) состав плеяд не превышал восьми членов при общем зарегистрированном разнообразии группировки в 72 видах. В одинаковые календарные сроки разных лет состав плеяд и их структура различались очень сильно (рис.3). Оформленность плеяд усиливалась в сухие месяцы и ослабевала во влажные и холодные периоды независимо от общей численности (рис.4). В целом структурированность населения была сильнее выражена в среднем ферментативном слое подстилки и резко ослабевала в нижележащем слое мулля и верхних сантиметрах минерального горизон-



Р и с. 2. Корреляционные плеяды коллембол в еловых лесах разного возраста
 I - 180-летний ельник, II - 60-летний



Р и с. 3. Корреляционные плеяды коллембол в ильских пробах из ферментативного слоя подстилки в разные годы исследования ельника-зеленомошника (Малинки, Московская обл.)

Р и с. 4. Сезонные изменения корреляционных плеяд коллембол в ферментативном слое подстилки ельника-зеленомошника (данные за 1975 г., Малинки)

та, где поведение видов становилось более независимым от других. В трех сериях образцов, взятых в трех слоях подстилки за 37 сроков учета, максимальная скоррелированность была отмечена для *Isotomiella minor* - *Isotoma notabilis* (26 случаев) и *I. minor* - *Folsomia fimetaria* (21 случай). С *Onychiurus asoleoni* *I. minor* оказалась связанной в 13 сериях образцов. Связи между другими парами видов проявились менее чем в 10 случаях или не имели значимости (табл.4).

Т а б л и ц а 4

Показатели коррелятивных связей видов коллембол в разных генетических слоях подстилки ельника-зеленомошника (Московская обл., Малинки, 1973-1977 гг.)

Слой подстилки ,	Число видов, вовлекаемых в плеяды	Среднее число связей на вид
L	19	0,25
F	11	0,65
H	7	0,37

У коллембол расхождение по экологическим нишам, лежащее в основе образования их коадаптивных комплексов в конкретных биоценозах, выражается в существовании хорошо различимых жизненных форм, чему посвящена уже значительная часть литературы (Стебаева, 1970). Соотношение жизненных форм коллембол - один из наиболее выразительных интегральных параметров структуры их населения, четко отражающих основные особенности почвенного режима, что показано многими авторами. Применительно к лесным почвам этот вопрос обсуждался авторами статьи (Чернова, 1977; Кузнецова, 1983; Чернова, Кузнецова, 1988), И.В.Стебаевым и С.К.Стебаевой (1969), Л.Т.Кутаревой (1984), Т.В.Добролюбовой (1987) и другими.

Предполагается, что виды сходной жизненной формы - потенциальные конкуренты, тогда как виды, имеющие разную адаптивную морфологию, могут образовывать устойчивые сочетания. Проведенный формально-коррелятивный анализ показывает, что для структуры населения коллембол характерна широкая комбинаторика видов, укладывающаяся в достаточно определенные границы спектра жизненных форм, задаваемого внешней средой. Вместе с тем круг потенциальных доминантов, в пределах которого возможна эта комбинаторика, также достаточно четко определяется степенью стабильности среды и в устойчивых сообществах может быть очень узким. Такая зависимость структуры населения от внешних условий делает группировки коллембол очень чутким индикатором их изменений.

Можно сделать также вывод о практической невыраженности комлементарных и мутуалистических отношений и о преобладании нейтрализма и конкуренции в группировках коллембол. Для столь древней группы слабо развитие анастомозов в радиальной дивергенции (прямых трофических

или мутуалистических связей) следует считать примитивной особенностью ее экологической эволюции. Связано ли это с исходной морфологической примитивностью группы или с ее общими экологическими функциями в наземных экосистемах (деструкционные процессы) – вопрос, который, по мнению авторов, представляет особый интерес для дальнейших исследований.

Л и т е р а т у р а

- Д л у с с к и й Г. М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Д о б р о л ю б о в а Т. В. Изменение спектров жизненных форм коллембол в гидрологическом ряду горных сосновых лесов // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. М.: МГПИ, 1987. С.151-155.
- К а р п а ч е в с к и й Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
- К у з н е ц о в а Н. А. Распределение коллембол (Collembola) по генетическим слоям подстилки в ельнике зеленомошно-волосистоосоновом // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Моск. обл. М.: Наука, 1983. С.5-II.
- К у з н е ц о в а Н. А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 24-51.
- К у з н е ц о в а Н. А., Б а б е н к о А. Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С.57-67.
- К у т ы р е в а Л. Т. Ногохвостки во вторичных дубняках Приморского края // Там же. С.118-123.
- С т е б а е в И. В., С т е б а е в а С. К. Зональные спектры жизненных форм ногохвосток и эволюция почв // Проблемы почвенной зоологии. Казань, 1969. С.154-155.
- С т е б а е в а С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т.49, вып.10. С.1437-1455.
- С т р и г а н о в а Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Т е р е н т ь е в П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. 1959. Сер. биол., вып.2. С.137-141.
- Ч е р н о в а Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Ч е р н о в а Н. М. Комплексы микроартропод пахотных почв Подмосковья // Почвенные беспозвоночные Моск.обл. М.: Наука, 1982. С.107-118.
- Ч е р н о в а Н. М. Экология коллембол // Определитель коллембол фауны СССР. М.: Наука, 1988.
- Ч е р н о в а Н. М., К у з н е ц о в а Н. А. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 5-23.
- Ч е р н ы х В. В. Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука, 1986. 143 с.
- C h r i s t i a n s e n K. Bionomics of Collembola // Ann. Rev. Entomol. 1964, N 9. P.147-178.

ВЛИЯНИЕ ЗУБРОВ КАВКАЗСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА НА ЛЕСНУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ:
БИОТЕННЫЕ СУКЦЕССИИ

С.А.Дыренков, К.Ю.Голгофская, А.С.Немцев

Камчатский отдел природопользования
Тихоокеанского института географии ДВО
АН СССР, Петропавловск-Камчатский

Когда-то зубры были широко распространены в Европе, на Кавказе, в Закавказье и в Северном Иране (Флеров, 1979). По мере исчезновения лесов ареал этих животных постепенно сужался. Уже в XI веке зубры исчезли в Англии и частично в Швеции. К XVII веку они сохранились лишь в 5 пунктах: в Беловежье, на Кавказе, в Восточной Пруссии, Купревской пуще и Трансильвании (Красиньски, 1969). К 1919 году дикие литовские или беловежские зубры (*Bison bonasus bonasus* L.) были истреблены в своем последнем прибежище - Беловежской пуще, а их ближайший родственник - зубр кавказский (*Bison bonasus caucasicus* Sat.) исчез с лица Земли спустя 8 лет.

Установлено, что на территории Кавказского Государственного заповедника (КГЗ) последний зубр был убит в 1927 году (Башкиров, 1940).

К тому времени (1940), когда в КГЗ началось восстановление горного зубра, во всех питомниках и зоопарках мира сохранилось всего 56 живых зубров (Заблоцкий, 1960), среди которых помесь зубра и бизона. Кавказский зубр был истреблен поголовно, поэтому его восстановление во всей чистоте генотипа стало невозможным. Имелось около 20 гибридов беловежского и кавказского зубров, унаследовавших в символических количествах "кровь" своего горного предка. В таких условиях единственной возможностью восстановления зубров на Кавказе была акклиматизация там гибридных животных. "Кавказский зубр как вид, - писал С.Г.Калугин (1958), - не может быть восстановлен - речь идет о выведении методом поглотительного скрещивания нового животного, подобного истребленному аборигену по биологическим особенностям и приспособленного к аналогичным условиям обитания".

Сейчас зубровое стадо в КГЗ насчитывает около 1200 особей. Зубры освоили свыше 70 тыс.га заповедных угодий и примерно столько же сопредельных с ним территорий. Современное состояние популяции восстановленных зубров характеризуется переходом от разнообразных акклиматизационных процессов к состоянию, вполне аналогичному положению исконных местных видов копытных.

Пространственная структура популяции зубров определяется использованием ими ресурсов территории. С 1940 по 1945 год звери разводились в условиях сначала загонной, а затем загонно-выпасной систем содержа-

ния, сочетавшей вольный выпас на естественных пастбищах с подкормкой в загонах. Затем (до 1953 года) зубры содержались в условиях подкормочно-выпасной системы, при которой их пастба на воле, но под наблюдением человека, продолжалась 240–300 дней в году. В этот период зубры получали только минеральную подкормку, а в течение остальных 60–120 дней также сено, свеклу и овес. Нормы зимней подкормки постепенно снижались и ее состав изменялся: вначале были исключены корнеплоды (1954), затем снижена доля концентратов (1957) и, наконец, прекращена подкормка грубыми кормами (1960). Таким образом, переход к вольному содержанию зубров, начавшийся в 1953 году, когда численность животных составляла 61 особь, завершился к 1960 г. при численности зубров в 273 головы (Калугин, 1968).

За первые 15 лет восстановления зубры освоили уголья на двух участках, вокруг так называемых зубропарков: в Умпырском – 25 км² и в Киншинском – 40 км². Основное влияние на их размещение оказывал рельеф, особенности снежного режима, видовой состав растительности и структура растительного покрова. В этот период, в основном, сложился видовой состав поедаемых ими растений. За последующие 12 лет пастбищное пространство зубров в заповеднике увеличилось почти в 10 раз и достигло 800 км². В течение данного периода было положено начало сезонным миграциям, кочевкам и локальным подвижкам животных. Этап развития зубровой популяции с 1967 г. по настоящее время может быть охарактеризован как период стабильно-флуктуационных изменений. За это время население и ареал зубров подверглись резким колебаниям, главным образом, вследствие климатических депрессий.

Подробные сведения о станциях обитания, пастбищном режиме и поведении зубров в период расселения можно найти в работах С.Г.Калугина (1968), В.Н.Александрова и К.Ю.Голгофской (1965) и А.С.Немцева (1980). Начиная с 1980 года, экологическая структура популяции восстановленных животных стабилизируется. Она не одинакова на заповедной части ареала и за границами КГЗ и отражает разные условия существования зубров в пределах ареала. Наименее благоприятна для обитания данных животных закрытая зимой с трех сторон труднопроходимыми хребтами долина р.Умпырки, площадью 8 тыс.га. Поэтому контроль численности умпырской территориальной группировки зубров больше, чем в других местах, осуществляется внешними факторами. Доля сеголеток и их смертность здесь выше соответственно на 13 и 30%, чем в смежных частях популяции. Эти демографические особенности необходимы для поддержания определенного уровня устойчивости численности умпырских зубров за счет высокой компенсаторной смертности сеголеток. Здесь также наиболее высока в многоснежные зимы эксплуатационная конкуренция зубров и оленей, а их воздействие на растительность в депрессивные годы особенно ощутимо. Поэтому данный район с четко локализованной Умпырской территориальной группировкой зубров и выбран для исследований.

Материалы, которые здесь приводятся, получены в заповеднике в результате выполнения тем: "Кормовые угодья зубров в заповеднике, их топографическое распределение и кормовая емкость" (Александров В.Н., Голгофская К.Ю., 1956-1961 гг.), "Изучение влияния диких копытных животных на растительность зимних пастбищ в целях разработки их допустимой и оптимальной численности" (Голгофская К.Ю., 1967-1970 гг.), "Состояние и оптимальная численность популяции горного зубра и ее роль в биогеоценозах" (Немцев А.С., 1975-1985 гг.).

Оценки проективного покрытия и обилия видов в материалах повторных учетов приведены в одной шкале обилия - покрытия (Braun-Blanquet, 1964). Названия растений в настоящей статье даны в соответствии с номенклатурой С.К.Черепанова (1981).

Методика исследований

Кормовые угодья зубров и характер воздействия животных на растительность пастбищ изучались в результате детальных маршрутных исследований. Проводились геоботанические описания, таксация древостоев по элементам леса на пробных площадях размером 0,25-0,50 га. При пересчете деревья распределялись по ступеням толщины и категориям повреждений (преимущественно коры): повреждения слабые до 30% окружности ствола, средние - 30-50%, сильные - 50-100%, усохшие деревья. Повреждения подлеска и подроста учитывались на площадках 2х2 м, равномерно расположенных по площади и по методу непровешенной ходовой линии. Состояние травяно-кустарничкового яруса устанавливалось одновременно с проективным покрытием каждого вида на 10 площадках (2х2). Одновременно проводилось картирование растительного покрова с выделением типов пастбищ и непригодных участков (Александров, Голгофская, 1965). Более детально обследовались зимние пастбища как один из факторов, лимитирующих места обитания и численность животных. Для выяснения характера распределения снежного покрова проводилась снегосъемка на постоянных и временных маршрутах с одновременным картографированием. Маршруты намечались с учетом охвата различных высотных поясов.

Запасы кормовой массы зимнезеленых лесных растений учитывались методом укосов. Участки ожиново-овсяницевых типов пастбищ, содержащие 5-7 ц/га (в среднем 6 ц), объединялись в угодья I категории, 2-5 ц/га - II категории, до 2 ц - III категории.

Определение запасов кормовой массы коры и побегов деревьев материнского полога и ветровала производилось путем сплошного пересчета стволов на пробных площадях (0,25-0,50 га) в насаждениях с господством или примесью данных видов.

В 1967-1970 гг., когда с ростом численности копытных животных возросло их воздействие на кормовые растения, особенно на древесные и кустарниковые виды, по ходу маршрутов закладывались временные линейные площадки 4х10 м² (по 2 м в обе стороны от линии хода).

В 1978-1980 гг. для выяснения биотопического размещения зубров зимой в долине р. Умпырка мы воспользовались общеизвестным методом учета экскрементов (Пивоварова, 1965). Учет проводился на ленточных пробах шириной 10 м, сразу после того, как сошел снежный покров, до начала вегетации растений (март, иногда первая декада апреля). Для удобства вычисления протяженности маршрута по типам угодий весь маршрут разбивался на 100-метровые отрезки и закладывался строго по азимуту в глубине лесного массива.

Особенности питания зубра, его кормовых конкурентов и воздействие их выпаса на кормовые растения

Сведения об особенностях питания и состава кормов, пастбищных угодьях и воздействии зубров на отдельные виды растений содержатся в публикациях Л.В.Крайновой (1951), В.Н.Александрова (1958), В.Н.Александрова и К.Ю.Голгофской (1965), С.Г.Калугина (1968), К.Ю.Голгофской (1970). В состав кормов зубров входят травянистые цветковые растения, папоротники, лишайники, деревья, кустарники и полукустарники.

Важно отметить, что ассортимент кормовых растений современного горного зубра включает все виды рациона аборигенного зверя, приведенные И.Башкировым в его монографии "Кавказский зубр" (1940. С.30-34). Этим, в немалой степени, объясняется сходство топических связей, пространственной структуры и миграционной активности данных животных.

Наиболее полный список поедаемых растений опубликован С.Г.Калугиным (1968). Он состоит из 325 видов, в том числе: злаки - 41, осоки и ситники - 6, бобовые - 14, разнотравье - 196, деревья и кустарники - 59 и др. Среди травянистых растений на первом месте - злаки, 80% которых относится к основным и излюбленным кормам. В целом по лесным породам предпочитаемость корма, поедаемость его и повреждаемость растений имеют очевидную и понятную сопряженность (табл. I).

Ассортимент древесно-кустарниковых кормов зубров насчитывает 59 видов растений (Калугин, 1968). Сюда входят не только зимние корма, используемые в снежный период года, но и растения, поедаемые весной, летом и осенью. Степень повреждения различных видов деревьев и кустарников в большой мере определяется той ролью, которую играет тот или иной вид в кормовом рационе животных, т.е. степенью предпочтения, отдаваемого ему по сравнению с другими. При оптимальной плотности животных и благоприятных условиях зимовки эта зависимость наблюдается почти в чистом виде (Голгофская, 1970). В малоснежные зимы основными кормами зубров служат офика, горная овсяница, лесная осока (зимнезеленые растения) (Калугин, 1968). Ветошь различных злаков на бесснежных луговых участках, концы ветвей, кора деревьев и кустарников занимают второе место. Побеги объедаются главным образом у лиственных пород и лишь изредка у хвойных (пихта, тис).

Поедаемость и повреждаемость некоторых древесно-кустарниковых видов, по данным на пятый год после выхода жуков из загона (Александров В.Н., Голгофская К.Ю., 1965; Дыренков С.А., 1959)

Вид растений	Поедаемость		Поврежденные экземпляры, %										Число наблюдений
	Части растения ^{х)}	Время почитаемости (месяцы)	Балл повреждения	диаметр ствола < 12 см				диаметр ствола > 12 см					
				I ^{xx)}	2	3	4	1	2	3	4		
Ильм	П, Л, К	I-VI, VII-XI	4-5	22	30	22	26	43	21	20	16	713	
Грб	К	I-VIII, XII	3	64	22	10	4	29	59	11	-	672	
Ясень	П, Л, К	III-VI, IX-X	2-3	55	24	9	12	70	30	-	-	178	
Груша	П, Л, Пл	У-Х	3-5	63	10	7	17	68	13	18	-	206	
Пихта	К	I-VIII	2-3	55	21	11	14	22	34	31	12	502	
Черешня	П, Л, К	VI-VIII	2	25	43	11	20	35	7	10	48	54	
Клен	П, Л, К	VII-VIII	3	63	17	12	9	50	35	10	5	138	
Яблоня	П, К, Пл	III-V, IX-X	2-4	25	20	12	43	-	-	-	-	22	
Алыча	П, Л, Пл	III-VI, VII	2-3	78	4	12	4	-	-	-	-	123	
Лещина	П, Л, К	I-VI	3	57	26	18	-	-	-	-	-	159	

^{х)} Обозначения поедаемых частей растений: П - побеги, Л - листья, К - кора, Пл - плоды.

^{xx)} Баллы повреждения коры (1, 2, 3, 4).

Влияние выпаса зубров на структуру и динамику растительного покрова

Растительность лесного пояса в окрестностях бывшего Умпырского зубропарка (в бассейнах Умпырки и нижнего течения Ачипсты) имеет следующую общую характеристику.

Южные склоны от р.Малая Лаба до балки Рододендроновой (учище Сергиев Гай и хр.Магишо) с колебаниями высот от 1050 до 2300 м над уровнем моря прорезаются балками Азиатской, Каменистой, Обильной, Тетеревиной. Растительность до балки Тетеревиной представлена преимущественно вторичными древостоями (осинниками, сосняками, грушняками, смешанно-широколиственными лесами) и серийными фитоценозами различных стадий смен. Пихтарники встречаются небольшими участками по крутым склонам в верховьях балок Азиатской и Обильной. Наибольшие их массивы распространены выше балки Тетеревиной, где на высоте 1900 м они сменяются березняками полосы верхнего предела леса. По речным террасам имеют место участки промежуточных и вторичных формаций: ольховых, ильмовых, ясеневых (Голгофская, 1983). К крутым склонам с выходами коренной горной породы (глинистых сланцев) приурочены разреженные дубняки (районы полян Веселая и Алычевая). Участки леса, различные по составу древесных пород, структуре древостоев, а также антропогенные редины, перемежаются с послелесными полянами, различающимися по площади и характеру растительности. Пестрота растительного покрова определяет богатый ассортимент кормовых растений. Только древесно-кустарниковых пород среди учтенных на пробных площадях насчитывается 22 вида.

По южным и юго-восточным склонам хр. Ахцархва (бассейны Ачипсты и Малой Лабы) от Умпырской поляны (1040 м над уровнем моря) до Алоусского перевалка (2000 м) значительные площади занимают пихтовые и буково-пихтовые леса (западная часть склонов) от верхней границы леса до 1500 м. Ниже этого уровня до русла Ачипсты размещаются пихтово-еловые и еловые леса. Юго-восточный и восточный склоны хребта заняты вторичными древостоями: осинниками, смешанно-лиственными лесами, порослевыми дубняками и сосняками с дубовым ярусом. Насыщение кормовыми древесными породами также значительно (19 видов).

Склоны северной ориентации хребтов Лугани, Прогонной и Кочерги заняты в основном пихтарниками и буко-пихтарниками и пересечены каналами стока снежных лавин с зарослями лавинного мелкоколосья из лиственных пород и нагромождениями мертвых стволов. Террасовидные уступы покрыты фрагментами яворовников или пихтарниками с примесью различных широколиственных пород. Верхняя опушка леса окаймляется широкой полосой березового кривоколосья. Ко 2-й и 3-й террасам Умпырки и Ячипсты тяготеют смешанно-широколиственные древостой (ильм, черешня, клены, бук, лещина, бузина черная, калина) и буко-пихтарники. По крутым каменистым склонам западной оконечности г.Прогонная концентрируются ельники и елово-пихтовые древостой (до 1500 м). Подрост древесных пород, как и

езде, имеет групповое распределение. Видовой состав деревьев и кустарников не богат (до 10 видов).

По времени использования и по преобладанию тех или иных сезонных кормов зубров растительный покров может быть разделен на зимние, весенние, летние и осенние пастбища.

Летние кормовые угодья объединяют все луговые и лесные участки, содержащие летние кормовые растения. Сюда входят пихтарники войниковые и разнотравные верхнегорья, смешанно-лиственные и смешанно-широколиственные леса, грушники, букники с участием широколиственных пород, березняки войниковые и разнотравные (коренные и производные), ольшанники и осинники. Кормовую ценность в летнее время представляет в основном травяной покров перечисленных формаций. Часть из них может использоваться в зимнее время (осинники, смешанно-широколиственные леса), часть (березняки и разнотравные пихтарники) являются к тому же и весенними кормовыми угодьями. Весной же используется травяной покров полян средней части лесного пояса и полосы верхнего предела леса. В осенний период зубрами посещаются те же площади "фруктарники", а также отава на луговых полянах лесного пояса.

Зимние пастбища объединяют леса, имеющие в своем составе зимние кормовые растения: горную овсяницу, ежевику (в пихтарниках, букно-пихтарниках и букниках), осину, ильм, козью иву и некоторые другие, преимущественно лиственные древесные породы. Кроме того, сюда входят "выгравенные" и "выдувные", не покрытые снегом участки субальпийского пояса южных склонов, где зубрами используется старник злаков.

Для анализа сукцессий, которые связаны с выпасом зубров на лесных пастбищах, нами использованы объекты, представляющие широкий круг растительных формаций южных склонов Умпырки и Ачипсты.

Пихтарник разнотравный верхнегорья (пробная площадь 2, близ балки Тетеревиной. Склон крутизной до 45°, северо-западной экспозиции около 1550 м над уровнем моря). Состав древостоя: 1-й ярус - 10Пх 10Пх₂₂₀₍₊₈₀₎, полнота 0,6; 2-й ярус - 4 кл. выс. 70 4Ил₇₀ 2Бк, полнота 0,1. Класс бонитета II, древесный запас 680 м³/га.

Зубры бывают здесь только проходом в субальпийский пояс. В 1957 г. отмечены слабые повреждения у 8% экземпляров подроста пихты, общая численность которого составляла 2,5 тыс. экз./га. В 1984 г. не отмечено никаких существенных изменений в состоянии этого растительного сообщества.

Букник с пихтовым подсеedom (пробная площадь 5, урочище Сергиев Гай, юго-западный склон 15°, около 1500 м над уровнем моря). Состав древостоя в 1957 г. - 7Бк₂₀₀ 2Бк₉₀ 1Пх₉₀+кл.ос.+яс.^{х)}. Полнота 0,8, древесный запас 310 м³/га. Травяной покров отсутствовал в связи с наличием густого подроста пихты и ели восточной (*Picea orientalis* (L.))

^{х)} Пх - пихта, Кл. выс. - клен Траутветтера, Ил - ильм, Бк - бук, Кл. ос. - клен остролистый, Яс - ясень.

Link в возрасте до 50 лет. Кроме того, имелся подрост (5–20-летнего возраста) ясеня, бука, ильма, кленов. Зубры повреждали здесь подрост всех древесных видов, кроме бука и ели: доля экземпляров пихты 17%, ильма – 20%, ясеня – 9%. Очень высокая густота (свыше 20 тыс. экз./га) пихтового и елового подроста снижала доступность корма, и повреждаемость подроста пихты была в 4 раза, а ясеня и ильма в 9 раз ниже по сравнению с известными случаями максимальной для этих видов древесных растений. Прогнозировалось успешное развитие второго хвойного яруса и частичная смена бука с образованием смешанного буково-пихтово-елового древостоя.

Учет в 1984 г. показал практически полное выпадение пихты под влиянием регулярных повреждений ее зубрами в истекшие годы. Выпас зубров явился первичным фактором сукцессии, отменившим прогнозировавшуюся смену состава и укрепившим позиции бука.

Дубняк азалеевый (пробная площадь 8, хр. Ахцархва, юго-восточный склон до 35°, около 1300 м над уровнем моря). Состав древостоя – 7Д₈₀ 2С I Ос + Г^x_p). Полнота 0,9, древесный запас 200 м³/га. Дуб порослевого происхождения. Животными повреждается подрост и подлесок (боярышник и шиповник). При этом в подросте (около 5,5 тыс. экз./га: дуб, бук, граб, ель, пихта, груша, черешня) в 1957 году было повреждено 100% экземпляров пихты, что привело к ее полному выпадению из состава в последующие годы. Сильно подавлено возобновление груши, черешни, но в целом возобновление происходит успешно (4,5 тыс. экз./га – дуб, граб, бук), без нарушений тенденций, существовавших до появления здесь зубров, поскольку пихта и ель в данных условиях местообитания не могут войти в состав господствующих ярусов древостоя. Повреждения боярышника и шиповника в 1957 г. не привели к выпадению этих видов, но уменьшили их участие при господстве в составе подлеска азалеи (*Rhododendron luteum* Sweet.).

Осинник разнотравный (пробная площадь 3, урочище Сергиев Гай, южный склон 20°, около 1600 м над уровнем моря). В 1957 году состав древостоя – 10Ос₈₀, полнота 0,4, древесный запас 150 м³/га. В подлеске – лещина. Зубры паслись и пасутся здесь охотно, находя в достатке и травянистые и древесные корма. По учетам 1957 года здесь были повреждены лещина (24%), подрост и молодые деревья ильма 20–40 лет (46%), пихты 20–40 лет, расположенной куртинами (100%), черешни 5–20 лет (28%). Особенно охотно поедалась зубрами кора ветровальных осин и ее корневые отпрыски. К 1984 г. полнота древостоя снизилась до 0,3. Сформировался довольно густой лещиновый подлесок и мощный травяной ярус. Ильм и пихта полностью выпали и трудно представить, в каком направлении пойдет смена осинника, корнеотпрысковое возобновление которого регулярно подавляется.

Букняк страусниковый (пробная площадь 6, урочище Сергиев Гай, бе-

^x) Д – дуб черешчатый, Ос – осина, С – сосна, Гр – груша.

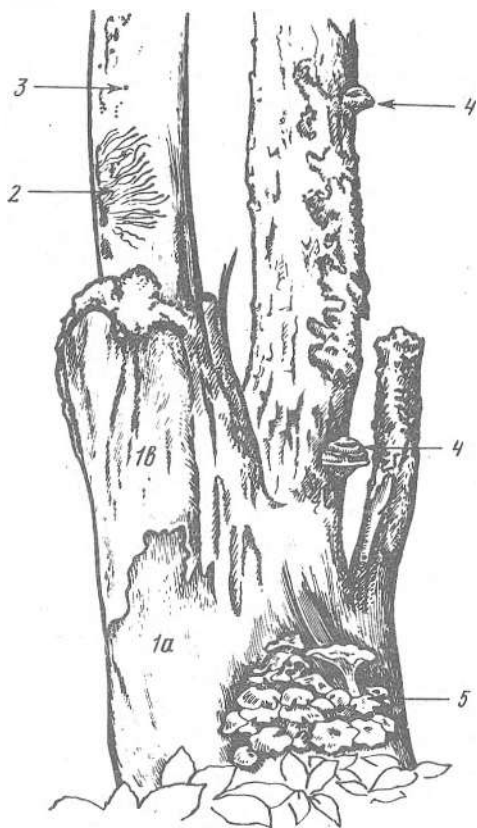
рег р. Умпырка, северо-западный склон до 5°, около 1080 м над уровнем моря). Состав древостоя в 1957 г. - 7Бк₂₀₀ 3Пх₂₀₀₊₉₀. Полнота - 0,8, древесный запас - 360 м³/га. Мощный травяной покров из страусника (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod) и недотроги препятствовал успешному возобновлению древесных пород. В составе подроста до 1,5 м высотой отмечены ильм, бук, клен остролистный общей численностью 2,8 тыс. экз./га. При этом поврежденные зубрами деревца составили 63%, более крупный подрост ильма был поврежден на 77% (22% усохшие экземпляры), пихта (20-50 лет) - на 26%, клен остролистный (10-20 лет) - на 28%, клен полевой - на 14%.

Значительный ущерб был нанесен подлеску, из состава которого почти полностью уже тогда выпал бересклет, и имели повреждения более 25% особей черной бузины. К 1984 году облик этого растительного сообщества значительно изменился: ильм, пихта и бересклет из состава подроста и второго яруса исчезли совершенно. Естественное возобновление состояло из бука, клена остролистного и полевого. Регулярный выпас зубра будет способствовать упрощению состава древостоя, направляя его формирование в сторону чистого букняка.

Грушевик разнотравный (пробная площадь 7, урочище Сергиев Тай, юго-западный склон до 10°, около 1300 м над уровнем моря). Привлекательность этого угодья для зубров увеличивается наличием недалеко солонца. Состав древостоя в 1957 году - 5Гр₈₀ 3Яс₉₀ 1Кл.пол.₉₀ Чер.Ил.₉₀^х), полнота - 0,8, древесный запас - 180 м³/га. При учете было отмечено подавление интенсивным выпасом травяного покрова и естественного возобновления древесных пород. Процент повреждений по породам был следующим (в скобках - процент усохших): груша (5-20 лет) - 39(6)%; черешня (5-40 лет) - 85(59)%; ильм (до 90 лет) - 100(22)%; клен полевой (до 40 лет) - 20(3)%; ясень (до 40 лет) - 34(2)%; яблоня (до 30 лет) - 62(24)%. Среди уцелевшего от вытаптывания подроста в возрасте до 10 лет (около 2,4 тыс. экз./га): ясень, клен, бук, яблоня и груша, 28% которых имели сильные повреждения. Спустя 27 лет можно отметить существенное снижение выпасной нагрузки. Однако ильм к этому времени совершенно выпал из состава древостоя и возобновления; в составе подлеска уничтожен и не восстановился бересклет. Происходит накопление (более 5,5 тыс. экз./га) подроста ясеня, клена полевого, груши и появление подроста бука, определяющее направление сукцессии в сторону формирования смешанного древостоя, в котором груша не будет уже доминантом основного яруса.

Вышеприведенные данные свидетельствуют о том, что выпас зубров может изменить ход возобновления в ряде биотехнозов и повлиять на направление сукцессии фитоценоза. Более подробно мы разберем ход сукцессии под влиянием выпаса зубров в самом раннем объекте с тем, что-

^х) Кл.пол - клен полевой, Чер. - черешня.



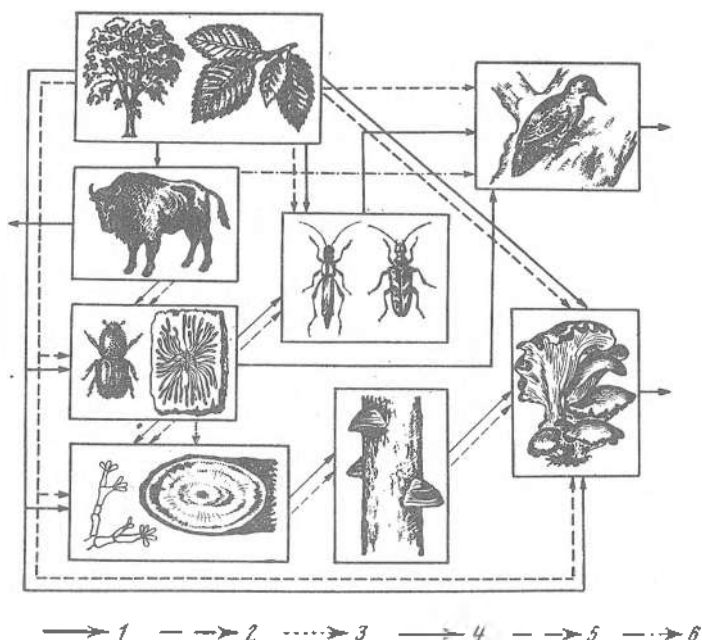
Р и с. 1. Дерево ильма (*Ulmus glabra*) - летопись сукцессии

1 - часть ствола, обглоданная зубром; 2 - отпечатки маточного и личиночных ходов заболонников - *Scolytus scolytus*, *S. multistriatus*; 3 - ходы и опилки от деятельности усачей (*Nesydalis* sp., *Rhagium* sp.) и златок (*Craspedomerus* sp., *Agrilus* sp.); 4 - плодовые тела *Fomes fomentarius*; 5 - плодовые тела *Pleurotus ostreatus* на мертвой полуразвалившейся древесине ствола и корней ильма

бы иметь представление о максимально возможном его влиянии на жизнь лесных биогеоценозов. Этот объект - смешанно-широколиственные леса, приуроченные к террасам рек, шлейфам и конусам выноса в нижних частях склонов (800-1500 м над уровнем моря) - в полной мере представляет лучшие пастбища зубров. В составе растительных сообществ 48% травянистых видов и 100% древесных поедается зубрами. Особенно привлекательны для зубров леса с господством ильма и подлеском из бересклета и шиповника.

По данным табл. I видно, что ильмы - наиболее повреждаемые виды древесных растений, а ильмовники - наиболее повреждаемые растительные сообщества. Кору и побеги ильма зубр поедает в течение января-июня, побеги, листья и кору - в течение августа-ноября, т.е. фактически повреждения наносятся в течение всего года. Особо ощутимый вред ильму приносится весной, когда у деревьев начинается сокодвижение. В этот период одно животное объедает в среднем от 3 до 5 деревьев

в сутки. В.Н.Александров (1958) составил график повреждений ильма в течение года, согласно которому наибольшее количество свежих признаков поедания встречается в марте. В период сокодвижения кора ильма отдирается особенно легко: "лыко" может быть длиной до 4 м на стоящем дереве. Около 90% ствола окольцовывается полностью. Молодые и средневозрастные деревья (и древостои) страдают от повреждений более всего. В древостоях с толщиной ствола 8-16 см повреждаемость при ра-



Р и с. 2. Некоторые биотические связи в популяционной консорции ильма в период зоогенной сукцессии

1 - прямые трофические; 2 - прямые топические; 3 - прямые фабрические; 4 - косвенные топические; 5 - косвенные трофические; 6 - прямые феритические

П р и м е ч а н и е. Компоненты консорции, показанные на рисунке: ильм гладкий (*Ulmus glabra*), зубр (*Bison bonasus*), заболонники (*Scolytus scolytus*, *S. multistriatus*), ильмовые усачи (*Necydalis* sp., *Rhagium* sp.), возбудитель "голландской болезни" (*Cyrtocystis ulmi*), трутовки настоящей (*Fomes fomentarius*), вешенки (*Pleurotus ostreatus*), дятел зеленый (*Geococcyx viridis*)

зовом посещении зубров достигает 100%, причем все повреждения относятся к категории средние и сильные. Возраст таких деревьев обычно 20-40 лет. У ильмов старшего возраста кора толстая и грубая. Зубры находят более тонкую кору на корневых лапах деревьев и обгладывают их.

Подробно ход биогенной сукцессии в ильмовниках рассмотрим на примере пробной площади № 1 в 1957 г. (рис. 1 и 2).

Ильмовник приречный (пробная площадь I, урочище Сергиев Гай, берег р. Умпырки, юго-западный склон до 10°, 1200 м над уровнем моря). В табл. 2 и 3 приведены данные об изменениях состава и состояния древостоя с 1957 по 1984 гг. В табл. 4 даны данные учетов состава нижних ярусов растительного сообщества (оценки обилия-покрытия по комбинированной шкале Браун-Бланке - Braun-Blanquet, 1964). Отдельно учтено возобновление древесных пород. Согласно учету 1957 года на 1 га насчитывалось свыше 8 тыс. экземпляров подроста основных видов-лесообра-

зователей, в том числе ясени (повреждения у 41% учетных особей), бука (13%), пихты (50%), клена остролистного (60%) и ильма (100%). В 1984 году общая численность подроста снизилась до 1,6 тыс. экз./га. Преобладал ясень с повреждением более 30%. Немногочисленные экземпляры ильма и пихты имели сильные повреждения.

Т а б л и ц а 2

Таксационная характеристика древостоя на пробной площади № I в ильмовнике приречном

Год учета	Состав древостоя	Класс возраста	Сумма площадей сечений м ² /га	Древесный запас, м ³ /га
1957	1 ярус: 7Ил ₇₀ 2Яс ₇₀ 1Кл. ₀₇₀ ед. Бк, Гр, Чер, Пх	IУ	22,8(0,7) ^{х)}	252
	2 ярус: 20Кл.п. ₇₀ + Ябл.	IУ	-	32
1984	1 ярус: ед. Ил ₁₀₀ 1Яс ₁₀₀ 4Кл. ₀₈₀ 1Бк, 1Гр, 1Чер, ед.Пх	IУ	18,2(0,6)	196
	2 ярус: 10Кл.п. ₉₀	У	-	9

х) В скобках дана относительная полнота.

Т а б л и ц а 3

Распределение деревьев ильма по категориям состояния (% от общего числа экземпляров с диаметром стволов 6 см)

1957 г.			1984 г.			
Неповрежденные	Поврежденные живые (в т.ч. заселенные заболонниками)	Сухостой на корню	Неповрежденные	Поврежденные живые	Сухостой на корню	Отмершие упавшие деревья
3	74(50)	23	0	2	81	17

Т а б л и ц а 4

Изменения в составе растительного сообщества ильмовника приречного за период 1957-1984 гг.

Вид	Обилие-покрытие, балл	
	1957 г.	1984 г.
Древесный ярус		
Ильм голый - <i>Ulmus glabra</i> Huds.	2	+
Ясень обыкновенный - <i>Fraxinus excelsior</i> L.	2	I

Вид	Обилие-покрытие, балл	
	1957 г.	1984 г.
Клен остролистный - <i>Acer platanoides</i> L.	I	2
Бук восточный - <i>Fagus orientalis</i> Lipsky	I	I
Черешня - <i>Cerasus avium</i> (L.) Moench	I	I
Груша кавказская - <i>Pyrus caucasica</i> Fed.	+	I
Пихта кавказская - <i>Abies nordmanniana</i> (Stev.) Spach	+	+
Клен полевой - <i>Acer campestre</i> L.	+	+
Яблоня восточная - <i>Malus orientalis</i> Uglitzk.	I	I
Кустарниковый ярус		
Бересклет широколистный - <i>Euonymus latifolia</i> (L.) Mill	+	+
Шиповник мохнатый - <i>Rosa villosa</i> L.	+	+
Крыжовник отклоненный - <i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill	+	+
Травяной ярус		
Недотрога обыкновенная - <i>Impatiens noli-tangere</i> L.	4(5. VIII)	I(6. VI)
Герань Роберта - <i>Geranium robertianum</i> L.	3(8. VI)	+(+. VI)
Коротконожка лесная - <i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	3(5. VIII)	3(19. X)
Козлятник восточный - <i>Galega orientalis</i> Lam.	2(12. VIII)	I(. VIII)
Ясменник кавказский - <i>Asperula caucasica</i> Pobed.	2(8. VIII)	+(+. IV)
Шалфей железистый - <i>Salvia glutinosa</i> L.	I(3. VIII)	I(3. VIII)
Сныть - <i>Aegorodium padagaria</i> L.	I(3. V)	+(+ IV)
Чина розовая - <i>Lathyrus roseus</i> Stev.	I(5. VI)	+(+. II)
Ежевика сизая - <i>Rubus caesius</i> L.	I(3. IV)	+
Звездчатка ланцетовидная - <i>Stellaria holostea</i> L.	I(4. IV)	+
Кочедыжник женский - <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.	I(3. IV)	I(+I)
Борец восточный - <i>Aconitum orientale</i> Mill.	+	2(17. V)
Крестовник ромболистный - <i>Adenostyles rhombifolia</i> Adam. M. Pimen	+	I(4. IV)
Пицербита крупнолистная - <i>Cicerbita macrophylla</i> (Willd.) Wallr.	+	I(7. IV)
Телекия видная - <i>Telekia speciosa</i> (Schreb.) Baumg.	+	I(4. IV)
Колокольчик широколистный - <i>Campanula latifolia</i> L.	+	I(3. III)
Чистец лесной - <i>Stachys sylvatica</i> L.	+	2(20. IV)
Крапива двудомная - <i>Urtica dioica</i> L.	+	2(15. VI)
Овсяница исполинская - <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	+	I(5. VI)

Вид	Обилие-покрытие, балл	
	1957 г.	1984 г.
Короставник горный - <i>Krautia montana</i> (Bieb.) DC	+	+
Ястребинка ушковидная - <i>Hieracium auriculoides</i> Lang	+	+
Лютик кавказский - <i>Ranunculus caucasicus</i> Bieb.	+	+
Вязель пестрый - <i>Coronilla varia</i> L.	+	+
Незабудка лесная - <i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	+	+
Подмаренник мутовчатый - <i>Galium verticillatum</i> Danth.	+	+
Вороний глаз неполный - <i>Paris incompleta</i> Bieb.	+	+
Земляника зеленая - <i>Fragaria viridis</i> Duch.	+	+
Гравилат речной - <i>Geum rivale</i> L.	+	+
Лепчатка мелкоцветковая - <i>Potentilla micrantha</i> Ramond ex DC.	+	+
Купена гладкая - <i>Polygonatum glaberrimum</i> C.Koch	+	+
Щитовник кавказский - <i>Dryopteris caucasica</i> (A.Br.) + Fraser-Jenkins et Corley	+	+
Сердечник-недотрога - <i>Cardamine impatiens</i> L.	+	+
Скабиоза бледно-желтая - <i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	+	+
Очиток испанский - <i>Sedum hispanicum</i> L.	+	+
Кипрей горный - <i>Epilobium montanum</i> L.	-	+
Дрема белая - <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	-	+
Черноголовка обыкновенная - <i>Frunells vulgaris</i> L.	-	+
Проективное покрытие травяного яруса, %	65	71

Примечание. Для видов с высоким обилием, кроме балльной оценки, в скобках приводятся значения проективного покрытия (%) и классы встречаемости (римская цифра: от I до X).

Вторым примером может служить описанный в 1964 г. ильмовник крупнотравный (пробная площадь I2, бассейн р.Цахвоа, пологий шлейф I2⁰, 1450 м над уровнем моря). Состав древостоя в 1964 г.: I-й ярус - 7Ил₈₀ 2Кл.о. IБк + П; 2-й ярус - 5Ил 4Кл.о. III; 3-й ярус - 5Ил 5Кл.о. + Бк + П. Полнота 0,8, класс бонитета III, древесный запас 472 м³/га. Из 110 стволов ильма усыхающие составляют 7%, усохшие - 8%. Из числа внешне здоровых (т.е. без признаков усыхания) деревьев ильма диаметром 20-64 см 27% имеют свежие повреждения корневых лап и коры на стволах диаметром 10-44 см. Повреждения коры до 25% окружности ствола имеются у 5% деревьев, до 50% - у II, до 75% - у 2, до 100% - у I% деревьев. При этом многие стволы имеют старые, почти закалусованные раны прошлых лет. Из 45 экземпляров клена остролистного диаметром 10-48 см 13% имеют значительные повреждения коры. Немногочисленные

деревья пихты I-го и 2-го ярусов усыхают. В подросте - пихта 936 экз./га высотой от 0,5 до 5 м имеет 30% поврежденных стволиков, II4 экз./га порослевого подроста ильма от 0,5 до 2 м внешне здоровы. Среди всходов (193 тыс.экз./га) отмечено 182,6 тыс.экз./га ильма (4% фауных), 1,2 тыс.экз./га ели, 2,5 тыс.экз./га клена остролистного, 2,1 тыс. экз./га бука, 4,2 тыс.экз./га пихты. В травяном покрове преобладает лесное крупнотравье: крестовник (*Senecio buschianus* Sosn.), бальзамин-недотрога, сныть (*Aegorodidium podagraria* L.) и др.

К 1979 г. ильм и пихта полностью выпали из состава древостоя и крупного подроста. Над пышно разросшимся крупнотравьем возвышались единичные деревья бука, клена и сухостойные ильмы.

Прежде чем характеризовать ход сукцессии и роль основных факторов, ее определяющих, необходимо остановиться на следующем. Результаты исследований усыхания пихты, ели, бука, ильмовых и др. лабораторией лесной патологии Кавказского государственного биосферного заповедника в 1970-1982 гг. "позволили пересмотреть роль в усыхании леса энтомовредителей, дереворазрушающих грибов, климатических и эдафических условий, имеющих по устоявшимся взглядам решающее значение (Черпаков, 1985).

Основной причиной усыхания являются биогенные факторы, из которых животные (млекопитающие, насекомые и др.) наносят только механическое повреждение, а грибы, бактерии, вирусы вызывают патологические изменения физиологии и анатомии растений.

При повреждениях млекопитающими деревьев верхних ярусов обычно усыхают лишь те из них, которые окольцованы. Крупный подрост может также погибнуть при многократном полном объедании побегов, мелкий - при скусывании надземной части растения (Голгофская, Криковцова, 1975).

Воздействие листогрызущих (первичных) насекомых проявляется в некотором ослаблении дерева (снижается прирост). Стволовые (вторичные) энтомовредители поселяются только на ослабленных, больных деревьях. Они являются не столько биологическими, сколько техническими вредителями древесины и не могут рассматриваться как первопричина усыхания древостоев. К тому же следует заметить, что в заповеднике за всю его историю инвазии как тех, так и других не отмечалось, а в имеющих место очагах вспышек листогрызущих насекомых на Западном Кавказе отсутствовало усыхание (Черпаков, 1985). Роль животных, как показали исследования, заключается в переносе и внедрении опасных инфекций, поскольку механические повреждения - "открытые ворота" для их возбудителей.

Большинство грибов леса - типичные сапрофиты или факультативные паразиты. Их плодовые тела на растущем дереве - признак его отмирания, так как грибы, вызывающие гниль древесины, не проникают в зону живого камбия. Наиболее вредоносны грибы, поражающие сосуды и семена. "При сосудистых поражениях дуба, ильмовых грибы выявлены в сопряженных инфекциях (вместе с бактериями), что не позволило их классифици-

ровать по степени вредоносности как самостоятельную группу" (Черпаков, 1985, С.76).

Из бактериозов наиболее вредоносными являются бактериальная водянка (возбудитель *Erwinia multivora* Scr.-Parf.) (Шербин-Парфененко, 1963) и бактериальный ожог (*Erwinia amylovora* var. *liquiphila*) (Черпаков, 1979). Заболевание может протекать как в острой (1-2 месяца - 1 год), так и хронической (3-5 лет) формах. Указанные возбудители - полифаги, поражающие все основные древесные породы и практически все органы и ткани дерева (пыльцу, цветы, семена, всходы, почки, листья, кору, камбий, древесину). Распространяются фитопатогенные микроорганизмы животными или человеком по воздуху, ветром и дождем, проникая в растения через механические повреждения. При этом не каждое повреждение и не обязательно может явиться местом проникновения инфекции (Голгофская, 1975). В то же время инфицирование может происходить и без участия зоогенных и других повреждающих факторов через устьица, гидатоды, чечевички коры (Черпаков, 1979).

Выпышки бактериозов, проводящие к усыханию как отдельных деревьев, так и к полному отмиранию древостоев в очагах поражения периодически возникают в различных географических районах, в том числе и в Кавказском заповеднике (Голгофская, 1973а, 1975, 1975а; Голгофская, Шербин-Парфененко, 1975; Черпаков, 1979, 1985, 1985а; Голгофская, 1985).

Причиной гибели ильмовых, которые к настоящему времени фактически вымерли во всем мире (Черпаков, 1985), являются также бактериозы (Черпаков, Цилосани, 1981). Поэтому под грибной инфекцией (возбудитель - *Cyrtocystis ulmi* Schw. Moreau. - конидиальная стадия гриба, вызывающая микоз сосудов - *Graphium ulmi* Schw.), известной как "голландская болезнь", подразумевается как комбинированное воздействие *G. ulmi* с бактериями, так и самостоятельное проявление бактериозов. Переносчиками инфекции являются насекомые - ксилофаги: большой ильмовый заболонник (*Scolytus scolytus* F.), струйчатый заболонник (*S. multistriatus* Marscham - *S. orientalis* Egg.), ильмовый лубоед (*Pteleobius vittatus* Fabr) и лубоед Краатца (*P. kraatzii* Eichh.) и др.

Таким образом, зубры, как и другие копытные животные заповедника, нанося механические повреждения с обнажением камбия и заболони, способствуют внедрению инфекции. Ослабленное бактериозом дерево подвергается инвазии стволовых вредителей. Такая цепная реакция рано или поздно приводит к гибели групп деревьев и древостоев в целом. Пример гибели древостоя из *Ulmus carpinifolia* (Pall. C. Koch) к пятому году от начала повреждения зубрами мы наблюдали ниже поляны Широкая в районе Кишинского зубропарка в 1958 году. Куртина леса с преобладанием ильма (состав древостоя IOИл + Чер. + Ильм голый, возраст около 30 лет, полнота I,0) на свежих суглинистых почвах юго-западной экспозиции, 1300 м над уровнем моря состояла из полностью усохших деревьев (31%) и сильно поврежденных и усыхающих (59%). Все живые еще деревья были поражены заболонниками и голландской болезнью. Такова же,

по-видимому, судьба ильмовника, описанного на пробной площади I2 в 1964 году (см. выше).

Согласно имеющимся у нас данным, ход сукцессии приречного ильмовника (пробная площадь I, 1957) представляется нам следующим образом.

1. К 1955 году, после перехода зубров к вольному содержанию, была повреждена значительная часть деревьев ильма, произошло внедрение инфекции, стал накапливаться сухостой. Массово размножились заболонники и ильмовый лубоед. Из состава подлеска был выведен бересклет. Оказались сильно пораженными компоненты травяного яруса фитоценоза, относящиеся к излюбленным кормам зубра: ежа сборная, коротконожка лесная, тимopheевка луговая, недотрога, а в зимний период ежевика сизая (ожина) и горная овсяница. Этот трехлетний период (1953-1955 гг.) является начальным, знаменующим пусковой момент экзодинамической биогенной сукцессии, толчком к которой послужило воздействие многочисленного и долгодействующего по сезонам первичного консумента - зубра.

2. Продолжающаяся пастбищная нагрузка и действие заболеваний, в распространении которых активно участвуют заболонники и лубоеды, в течение еще, по крайней мере, трех лет (1956-1958 гг.) создают все более тяжелые условия для фитоценоза. Это - время наиболее сильного действия уже полностью сформировавшегося экзогенного комплекса биотических факторов. Сукцессия продолжает оставаться экзогенной. Все возрастает ущерб, наносимый нижним ярусам сообщества, которые, вероятно, теряют ряд видов полностью (ежа сборная, тимopheевка луговая и возможно другие), но сохраняют состав доминантов (*Impatiens noli-tangere*), хотя и относящихся к излюбленным кормам.

Новых растительных видов в сообществе пока не появляется как по причине все еще достаточной сомкнутости и консолидации основных ярусов, так и потому, что зубры еще мало кочуют и приносят с собой незначительное количество семян. В этот момент (1957) нами сделан первый учет, вполне отражающий главный удар по экосистеме и надвигание катастрофы для ее растительных доминантов.

3. Условно, с момента начала усыхания, более половины деревьев ильма и до момента достижения общей популяцией зубра максимальной расселительной дисперсии (1959-1971 гг.), последующий 13-летний период можно назвать отмиранием ильмовника и достижением фазы наибольшего олуговения. Для нее характерно очень постепенное ослабление пастбищной нагрузки (с возвратом сильных ударов в малоснежные зимы), затухание очага заболонников и появление усачей (из родов *Necydalis* и *Rhagium*), продолжение развития заболевания, охватывающего весь древостой, поселение грибов-сапрофитов на мертвой древесине сухостоя (появление плодовых тел *Fomes fomentarius* Gill.).

Фаза сукцессии характеризуется наибольшим отпадом древесного яруса и, следовательно, осветлением. Выборочное выедание зубром доминирующих видов травяного яруса приводит к тому, что в нем сменяются доминанты: *Impatiens noli-tangere* - *Brachypodium sylvaticum* + крупно-

травье. Появляются явно заносные виды (*Rumex confertus*, *Urtica dioica*). Популяция заболонников затухает полностью к концу названного периода с истощением пищевой базы и подавляемая вторичными консументами (птицами, паразитами).

4. Период 1972–1981 гг. можно назвать фазой наибольшего одугоения сообщества. Для ильма, сохранившегося буквально единично, это время разложения сухостоя на корни и постепенного выпадения отдельных стволов, их приземления. Аспективно в популяционной консорции ильма наиболее показателен *Fomes fomentarius*. За 9 лет завершается формирование общей величины отпада в древесном ярусе, достигающего не менее $110 \text{ м}^3/\text{га}$, т.е. почти половины от исходного древесного запаса сообщества в момент начала сукцессии. Текущий отпад превышает текущий прирост и наличный древесный запас поэтому снижается почти на $80 \text{ м}^3/\text{га}$ (табл. 3). Формируется тип кленовника разнотравного, который охарактеризован данными учета 1984 года.

5. 1981 год, который мы отметили уже как время стабилизации площади, освоенной зубрами, и установления флюктуирующего умеренного уровня пастбищной нагрузки, можно условно считать конечным для дигрессивной стадии экзогенной сукцессии, вызванной зубрами. Сейчас текущий прирост наличного древостоя превышает отпад и процессы восстановления и пополнения ярусов растительного сообщества преобладают. Это начало восстановительной стадии сукцессии.

Для потерпевшей катастрофический ущерб ценопопуляции ильма, создавшаяся ситуация означает (1) повсеместную утрату положения одного из доминирующих древесных видов и даже положения сколько-нибудь значимого ассектатора, (2) сохранения, тем не менее, видов ильма в составе флоры в местах выпаса зубров и вне их (это относится и к столь же сильно пострадавшим видам бересклета и ко всем видам – компонентам травяного яруса лесных сообществ).

Внешне для популяционной консорции ильма новая фаза сукцессии знаменуется обилием сапрофитного гриба *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. (возможно и других видов рода *Pleurotus*), завершающего разложение древесины, лежащей в виде упавших стволов и припневых образований ильма.

Ильмовник сменяется кленовником в связи с гораздо меньшей повреждаемостью клена остролистного. Дальнейшая судьба этого смешанного древостоя зависит, главным образом, от состава естественного возобновления, которое отчасти регулируется зубром. Изучение хода этой (теперь уже восстановительной, эндоэкзогенетической) смены представляет несомненный интерес и позволит выявить все возможные флуктуации состава девственного леса в присутствии законного его компонента – казказского зубра.

Состояние изученного сообщества в настоящее время имеет большое индикаторное значение. Его стабилизация и вступление в этап восстановительной смены говорит о том, что зубры Умпры полностью "вписались" в

равновесную мезоэкосистему региона, заняв свою законную экологическую нишу, ту самую, которая принадлежала здесь кавказскому зубру до его истребления. Присутствие зубров уже не является фактором дигрессии растительности даже в самых ранних их выпасом лесных биогеоценозах. Таким образом, в Кавказском заповеднике получены уникальные и ценные материалы к продолжающейся дискуссии о роли первичных консументов в естественных и искусственных лесных экосистемах (Лебедева, 1966; Мишнев, 1984; Jenkins, Reuss, 1969; Mayer a.o., 1980; Stewart, 1982; Veblen, Stewart, 1982; Denno, Mc Clure, 1983).

Заключение

На северо-западном Кавказе трудами сотрудников Кавказского заповедника создана популяция "чистопородного горного зубра", заменившего уничтоженного ранее аборигенного зверя (Язан, Немцев, 1985). Биологическая сторона восстановления зубров в горно-лесных условиях очень сложна. Адаптация животных к новой для них среде сопровождалась перестройкой в течение немногих поколений их поведения, экологических функций, многих морфологических и физиологических особенностей. Современное состояние данных фенотипических признаков отражает пройденный гибридными зубрами путь формообразования за 40 лет.

Полученные данные говорят также о том, что зоогенные (а чаще комбинированные – биогенные) смены растительности в условиях заповедника не могут расцениваться как ретрогрессивные, приводящие к необратимой деградации автотрофного компонента экосистем. Влияние выпаса зубра не грозит полным уничтожением популяций отдельных видов. Воздействие животного на ход возобновления ряда видов во многих растительных сообществах (смешанных буково-пихтовых, смешанно-широколиственных, коротко- и длительнопроизводных грушевых, дубовых и осиновых лесах, на субальпийских дугах) будет постоянным, существенно изменит положение, сложившееся к началу работ по его восстановлению. Оно может изменить, например, в пользу бука и в ущерб пихте соотношение этих главных лесообразователей, а в целом обусловит несколько иное стационарно-флуктуирующее соотношение компонентов растительного покрова Кавказского заповедника. Конечно, в присутствии зубра оно будет другим, чем в его отсутствии и, надо полагать, более соответствующим естественному состоянию экосистем, так желаемому всеми для заповедников.

Л и т е р а т у р а

- Александров В.Н. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. запов., вып.4, Майкоп: Адыгейское обл. кн. изд-во, 1958. С.37-55.
- Александров В.Н. Материалы к экологии оленя в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос.запов., вып. VIII. Краснодар: Кн. изд-во, 1965. С.161-173.
- Александров В. Н. Экология Кавказского оленя // Тр. Кавказского гос. запов., вып.Х. М.: Лесная промышленность, 1968, С.95-200.

- Александров В. Н., Голгофская К. Ю. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника // Тр. Кавказского гос. зап.-пов., вып. VIII. Краснодар: Кн. изд-во, 1965. С.129-154.
- Башкиров И. Кавказский зубр // Кавказский зубр. М., 1959. 72 с.
- Вендланд О. В. Кормовые растения дикого пятнистого оленя // Вестн. ДФАН. № 28. 1938.
- Галущко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов: Изд-во Рос-тов. ун-та, 1978. Т. I. 317 с.; 1980. Т. II. 350 с.; 1980. Т. III. 327 с.
- Голгофская К. Ю. К вопросу о зоогенных сменах лесных сообществ в Кавказском заповеднике // Среднеобразующая деятельность животных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. С.30-32.
- Голгофская К. Ю. Рост населения диких копытных животных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970а. Т.75, № 4. С.17-21.
- Голгофская К. Ю. Оценка состояния кормовых угодий диких копытных животных в горных лесах // Географич. проблемы изучения, охраны и рац. использования природн. условий и ресурсов Сев.Кавказа. Ставрополь, 1973. С.119-120.
- Голгофская К. Ю. Лесотипологический аспект некоторых факторов, влияющих на естественное возобновление в буко-пихтарниках // Второе Всесоюз. совещ. по лесной типологии. Красноярск, 1973а. С.105-106.
- Голгофская К. Ю. Бактериальный мокрый рак бука в Кавказском заповеднике // Фитопатогенные бактерии. Киев: Наукова думка, 1975. С.288-292.
- Голгофская К. Ю. Бактериоз шишек и семян Кавказской пихты // Фитопатогенные бактерии. Киев: Наукова думка, 1975а. С.305-308.
- Голгофская К. Ю., Криковцева Л. Ф. Зоогенные изменения лесной растительности в Кавказском заповеднике // Роль животных в функционировании экосистем (материалы совещания). М.: Наука, 1975. С.115-116.
- Голгофская К. Ю., Щербин-Парфененко А. Л. Усыхание пихты в Кавказском заповеднике // Фитопатогенные бактерии. Киев, 1975. С.302-305.
- Голгофская К. Ю. Использование принципов географо-генетического направления при типологической классификации и районировании горных лесов // Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов. Свердловск: Наука, 1983. С.60-63.
- Голгофская К. Ю. Роль бактериальных заболеваний в процессах естественного возобновления древостоев. Фитонциды. Бактериальные болезни растений (тез. докл.), Киев, Наукова думка, 1985. ч. II. С.81-82.
- Дыренков С. А. Влияние зубров на состояние древесно-кустарниковой растительности и возможности снижения их вреда в зубропарках Кавказского гос. заповедника (рукопись, библи. Кавказского гос. зап. № 183). Л., 1959. 114 с.
- Заблоцкая Л. В. Питание и естественные корма зубров // Тр. Приокско-Тerrasного гос. заповедника. Серпухов. Т. I. 1957.
- Заблоцкий М. А. Восстановление зубра в СССР и за границей // Охрана природы и заповедное дело в СССР, бюлл. № 4, М., 1960. С.52-70.
- Заблоцкий М. А. Сохранение генофонда зубра. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по популяционной изменчивости вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С.62-63.

- К а л у г и н С. Г. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника // Тр. Кавказского гос. запов. Майкоп, 1958. Вып. IV. С. 4-36.
- К а л у г и н С. Г. Восстановление зубра на северо-западном Кавказе // Тр. Кавказского гос. запов. М., 1968. Вып. X. С. 3-94.
- К р а й н о в а Л. В. Питание зубров Кавказского государственного заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 6.
- К р а с и н ь с к и З. Наблюдения за вольной популяцией зубров в Беловежской пуше // Успехи восстановления зубра. Варшава, 1969. С. 168-175.
- Л е б е д е в а Л. С. Нормы эксплуатации и плотности населения диких копытных // Итоги науки. Сер. биол. М.: Наука, 1966. С. 45-52.
- М и л н е в В. Г. Заповедники и принцип жесткой резервации территорий // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1106-1113.
- Н е м ц е в А. С. Формы социальных группировок зубров Кавказского заповедника // Копытные фауны СССР. М., 1980. С. 300-301.
- Н е м ц е в А. С. Сорок лет восстановления зубров в Кавказском заповеднике // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., 1982а. С. 191-193.
- Н е м ц е в А. С. Динамика населения зубров Кавказского заповедника // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов. 1985. С. 49-63.
- П и в о в а р о в а Е. П. О зимнем размещении лосей в охотничьих хозяйствах Владимирской и Калужской областей // Биология и промысел лося, об. 2. М., 1965. С. 106-112.
- Руководство для геоботанических исследований. 1952.
- С а б л и н а Т. В. Адаптивные особенности питания некоторых видов копытных и воздействие этих видов на смену растительности // Сообщения Ин-та леса АН СССР, М., 1959. № 13. С. 32-43.
- С а т у н и н К. А. Кавказский зубр // Естеств. и геогр., 1898. № 2. С. 3-67.
- У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Ф е д о р о в В. Д., Г и л ь м а н о в Т. Г. Экология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 464 с.
- Ф л е р о в К. К. Систематика и эволюция // Зубр. М., 1979. С. 9-112.
- Ч е р е п а н о в С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Ч е р п а к о в В. В. Бактериальный ожог лиственных пород Северо-Западного Кавказа и обоснование мер борьбы с ними // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1979. 23 с.
- Ч е р п а к о в В. В. Патология основных лесообразователей и их сообществ // Экологическое исследование в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1985. С. 64-80.
- Ч е р п а к о в В. В. Бактериальный ожог лихты Нордманна на Западном Кавказе. Фитонциды. Бактериальные болезни растений (тез. докл.), Киев: Наукова думка, 1985а. ч. П. С. 103-104.
- Ч е р п а к о в В. В., П и л о с а н и Т. А. Возбудители усыхания ильмовых пород // Материалы докл. IX науч. конф. микробиологов и вирусологов. Тбилиси, 1981. С. 113-114.
- Щ е р б и н - П а р ф е н е н к о А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбуиздат, 1963. С. 3-147.
- Я з а н Ю. П., Н е м ц е в А. С. Кавказские чистопородные горные зубры. Охота и охотничье хоз-во, 1985. № 1. С. 16-17.
- В г а у н - В л а н к у е т I. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien-New York, 1964. 865 S.

- Dennis R. F., M. S. Mc Clure (Ed.) Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Acad. Press. July / August. 1983. 712 p.
- Lay Daniel M. Deer range appraisal in Eastern "Texas" // J. Wildlife Manag., 1967. P.3.
- Mayer H., Neumann M., Sommer H. -I. Bestandesaufbau und Jungdynamik unter dem Einfluss natürlicher Wilddichten in kroatischen Urwaldreservat torkova Uvala / Flitvicer Seen. Schweiz. Zeitschr. Forstwesen, 1980. Vol.131, N 1. S.45-70.
- Stewart G. H. A commentary on canopy tree mortality in Westland rata-kamahi protection forests // New Zealand J. Forest., 1982. Vol.27. P.168-188.
- Veblen T. T., Stewart G. H. The effects of introduced wild animals of New Zealand's forests // Ann. Assoc. Amer. Geogr., 1982. Vol.72. P.372-397.

ОСОБЕННОСТИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ МЕЖДУ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ
И ПОЧВОЙ В ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СОСНЫ
НА ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ

Л.М.Носова, Л.Б.Холопова

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н.Северцова АН СССР, Москва

Одной из древнейших форм антропогенного воздействия на природу является вырубка лесов и создание на их месте пашен, садов, парков, сенокосов и пр. В последние десятилетия площади лесов во всем мире катастрофически сокращаются. В умеренной зоне наиболее истощенными оказались хвойные леса. Между тем потребности в лесах различного назначения (биопродуктивных, почвозащитных, рекреационных и др.) и особенно энергоемких хвойных лесах возрастает с каждым годом. Поэтому ускоренное восстановление вырубленных лесов, создание насаждений с высокими продукционными возможностями на месте низкопродуктивных в настоящее время является одной из актуальных задач.

Для эффективного расширения лесных плантаций используются как местные, так интродуцированные древесные породы. Среди последних почетное место занимает сосна. При смене коренной лесообразующей породы на интродуцированную происходит формирование новых систем с особым типом вещественно-энергетического обмена. В основе преобразования биогеоэкологического процесса лежат морфологические, физиологические и биохимические особенности вида эдификатора, воздействующего на все компоненты системы. В почве отражаются все изменения, происходящие в биогеоценозе. Поэтому сопряженное изучение почвы и растительности является необходимым при решении задач повышения продуктивности восстанавливаемых лесов и почвенного плодородия.

В наиболее населенных районах Нечерноземья Европейской части СССР, в прошлом на подзолистых и дерново-подзолистых почвах, были широко

распространены еловые и широколиственно-еловые леса, от которых сохранились лишь отдельные массивы.

Для восстановления потенциала хвойных лесов издавна использовались культуры сосны. Так, на месте сложных ельников, произрастающих на суглинистых дерново-подзолистых почвах, создавались посадки сосны в виде отдельных участков площадью от десятков до сотен гектар, часто в непосредственной близости с коронными или условно коронными сложными ельниками, что дает возможность сравнивать свойства интродуцированных и зональных лесов.

Объектами исследования служили сосновые культуры 32, 48, 73, 90 лет (С-30, С-50, С-70, С-90) в сравнении с коронным сложным ельником 93 лет (Е-90). Все они распространены в однотипных местообитаниях на пологих склонах местных водоразделов в одном и том же экотоне в Краснопахорском лесхозе Московской области.

Цель работы - оценка накопления органического вещества, характеристика структуры надземной фитомассы, ее химического состава (определение N, P, K, Ca, Mg) и интенсивности биологического круговорота в культурах сосны разного возраста в сравнении с зональным типом - ельником сложным. Одновременно анализировались свойства почв выбранных объектов исследования, и в первую очередь, запасы элементов питания в гумусово-аккумулятивном горизонте, отражающем особенности превращения мертвого органического вещества и интенсивность потребления их фитоценозом.

Сложные ельники - это высокополнотные леса с сомкнутостью крон, достигающей 0,8-0,9. Главные особенности структуры определяет I древесный ярус, сложенный елью с небольшой примесью дуба, осины и березы (табл. I). II древесный ярус обычно не развит или представлен слабо развитыми деревьями дуба, липы, рябины и др.

Почва - слабодерново-сильноподзолистая на покровных суглинках, подстилаемых мореной, с небольшим по мощности (4-5 см) гумусово-аккумулятивным горизонтом мелкокомковатой структуры, морфологически слабо выраженным белесоватым подзолистым горизонтом (6-10 см) слоеватой структуры и достаточно мощным (20-25 см) переходным элювиально-иллювиальным горизонтом. Иллювиальный горизонт расположен в среднем на глубине 45-50 см. Горизонт лесной подстилки выражен только у комлей деревьев - мощностью до 5 см, между стволами он фрагментарен^х).

Посадка сосны уже к 30-летнему возрасту имеет сомкнутый полог древостоя, густой подлесок и развитый травяной покров. Во всех культурах основу древостоя образует сосна с включением небольшого числа лиственных пород, а с увеличением возраста - все большего количества деревьев ели. После прохождения стадии изреживания в культурах сосны к 30 годам отмирает до 3/4 деревьев сосны. По мере развития древостоя

^х) Детальная характеристика морфологических, физических и химических свойств в ельнике и сосняках дана в работах Л.Б. Холоповой (1972, 1982) и Л.М. Носовой и др. (1988).

Т а б л и ц а I

Таксационная характеристика сосновых культур
разного возраста

Порода	Ярус	Число стволов, экз./га		Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Бонитет	Запас древесины, м ³ /га	Возраст, лет	Сумма площадей сечения, м ² /га
		живые	сухие						
Сосняк малиново-разнотравный									
Сосна	I	1138	225	19	18,7	Ia	257,2	32	31,2
Береза	I	6	-	22,0	23,0	-	1,4	-	-
Ель	II	581	25	3,5	3,5	-	-	-	0,5
Береза	II	19	-	4,0	3,0	-	-	-	-
Сосняк малиново-разнотравный									
Сосна	I	827	200	26,0	24,0	I	421,8	48	39,2
Береза	I	13	-	25,0	30,5	-	4	-	0,6
Ель	I	13	-	23,0	19,5	-	3	-	0,4
Ель	II	53	-	4,0	4,6	-	-	-	-
Рябина	II	27	-	4,0	3,5	-	-	-	-
Черемуха	II	572	13	3,5	2,7	-	-	-	0,3
Сосняк малиново-разнотравный									
Сосна	I	495	115	29,0	27,4	Ia	401,0	73	29,2
Ель	I	70	5	20,0	20,2	-	17	-	2,2
Береза	I	45	-	24,0	28,3	-	14	-	2,8
Ель	II	645	40	9,0	5,7	-	9	-	1,6
Береза	II	35	5	12,0	9,9	-	1	-	0,3
Рябина	II	130	15	9,0	8,0	-	-	-	0,6
Липа	II	105	-	8,0	5,5	-	-	-	0,2
Ольха	I	25	-	-	18,6	-	-	-	0,7
Ольха	II	60	-	8,0	5,5	-	-	-	0,1
Сосняк малиново-разнотравный									
Сосна	I	385	75	33	32,5	Ia	423	90	31,9
Ель	I	105	-	18,0	19,7	-	26	-	3,2
Береза	I	5	-	-	38,0	-	3	-	0,5
Ива козья	I	10	-	-	20,5	-	-	-	0,3
Липа	I	15	-	-	19,0	-	-	-	0,4
Ель	II	200	65	4,2	4,4	-	0,8	-	0,3
Дуб	II	75	45	12,0	11,1	-	4,0	-	0,7
Рябина	II	195	-	8,0	9,5	-	-	-	1,4
Береза	II	10	-	11,0	10,5	-	-	-	-
Липа	II	45	-	7,0	5,7	-	-	-	-
Осина	II	5	-	-	-	-	-	-	-

отпад сосны в культурах продолжается и к 50 годам сохраняется 16%, к 70 - 10%, к 90 годам - 7% саженцев от их исходного количества. Одновременно возрастает освещенность и проникновение летних и зимних осадков в подпологовое пространство, что определяет активный рост деревьев II яруса, кустарников и трав. В средне- и старовозрастных культурах обычно хорошо представлен II древесный ярус из многочисленных лиственных пород и ели. В подлеске господствует лещина, малина лесная, бузина красная с присутствием черемухи, жимолости обыкновенной, крушины ломкой и др. Обильно представлен подрост ели. Разнообразный по видовому составу травяной покров в молодых и средневозрастных сосняках (сосняки малиново-разнотравные) составлен в основном мелкоотравными видами (луговой чай, вероника дубравная, живучка ползучая и др.), в старовозрастных (сосняки лещиново-разнотравные) - дитиком кашубским, крупными папоротниками, кислицей обыкновенной и др.^{х)}.

Особенности экологических условий и структура насаждений в наибольшей степени обусловлены сложением кроны дерева-эдификатора. Крона сосны, составленная в основном крупными маловетвистыми сучьями, образует светлый и прозрачный полог. Ее масса составляет около 10% в молодом возрасте, а к 90 годам ее доля уменьшается до 4%.

Масса хвои составляет 15-20% от массы кроны, скелетная часть (охвоенные и неоховоенные ветки, побеги последнего года) достигает 70%. Ввиду хрупкости отмерших веток происходит интенсивное самоочищение стволов, и потому масса сухого скелета у сосны невелика.

Важной особенностью сосны является аккумуляция большой массы органического вещества в стволовой древесине, доля которой с возрастом увеличивается (свыше 90%).

Анализ состава биогенных элементов (N, P, K, Ca, Mg), играющих важную роль в энергетическом обмене, не выявил достоверных различий у деревьев сосны разного возраста. Большие колебания в содержании биофильных элементов в различных фракциях фитомассы были ранее отмечены разными авторами (Второва, 1982; Ремезов и др., 1959; Казимиров и др., 1977; Оськина, 1982 и др.). Большим накоплением МКК выделяются хвоя и побеги последнего года. В хвое концентрация N в 2 и более раза выше, чем в древесине и коре. Хвоя и побеги обогащены P и K по сравнению с древесиной соответственно в 5 и 10 раз и более чем в 2 раза в сравнении с корой. По содержанию элементов во фракциях деревьев сосны представляется возможным составить следующие ряды, общие для разновозрастных деревьев: древесина - $N > Ca > Mg > K > P$; кора - $Ca > N > K > Mg > P$; ветки охвоенные - $N > Ca > K > P > Mg$; побеги последнего года - $N > Ca > K > P > Mg$; хвоя последнего года - $N > K > Ca > P > Mg$; хвоя старше года - $N > Ca > K > P > Mg$ (табл.2).

С возрастом запас химических элементов в деревьях сосны возрастает

^{х)} Подробная характеристика сосновых культур дана в работе Л.М.Носовой и др. (1988).

Т а б л и ц а 2

Содержание биогенных элементов в модельных деревьях сосны разного возраста
(% на сухое вещество)

Фракция	N		P		K		Ca		Mg	
	M \pm m	CV	M \pm m	CV	M \pm m	CV	M \pm m	CV	M \pm m	CV
Древесина	0,24 \pm 0,01	9	0,03 \pm 0	0	0,04 \pm 0	0	0,19 \pm 0,01	11	0,05 \pm 0,005	22
Кора	0,32 \pm 0,04	23	0,06 \pm 0,01	10	0,18 \pm 0,06	61	0,57 \pm 0,07	18	0,13 \pm 0,006	8
Хвоя последне- го года	0,87 \pm 0,09	22	0,17 \pm 0,03	36	0,42 \pm 0,02	8	0,40 \pm 0,04	22	0,11 \pm 0,010	23
Хвоя старше года	0,85 \pm 0,00	22	0,16 \pm 0,02	24	0,44 \pm 0,03	26	0,50 \pm 0,02	8	0,11 \pm 0,010	18
Побеги пос- леднего года	0,61 \pm 0,04	12	0,16 \pm 0,03	33	0,44 \pm 0,02	10	0,44 \pm 0,02	11	0,11 \pm 0,010	17
Ветки	0,37 \pm 0,04	19	0,09 \pm 0,02	33	0,24 \pm 0,02	15	0,34 \pm 0,04	20	0,03 \pm 0,008	30

x) M \pm m - среднее значение и его ошибка; CV - коэффициент вариации, %.

соответственно увеличению биомассы. При этом меняется соотношение биогенных элементов: уменьшается доля N (44% от суммы у С 30 и 36% — С 90), К (соответственно 11% и 8%); возрастает — Са (на 8%) и Mg (на 3%) при сохранении равной у деревьев разного возраста доли Р.

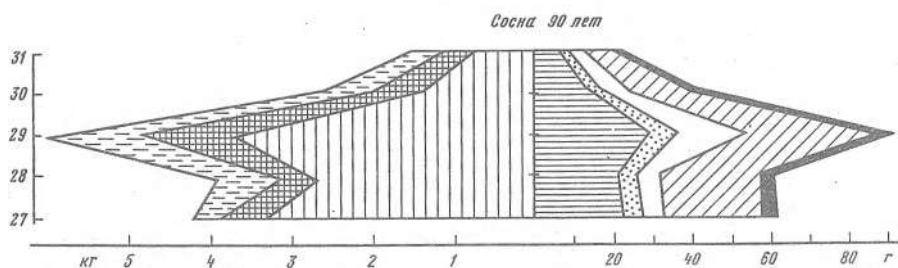
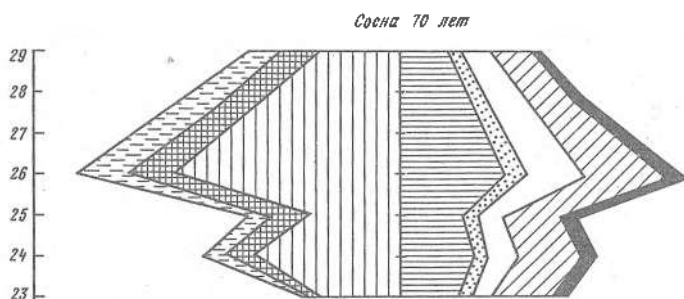
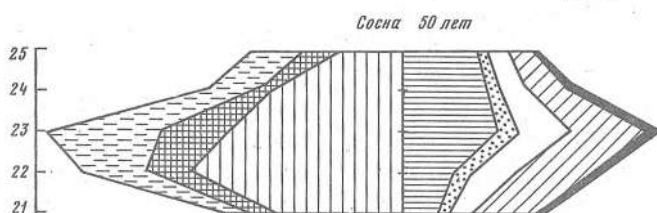
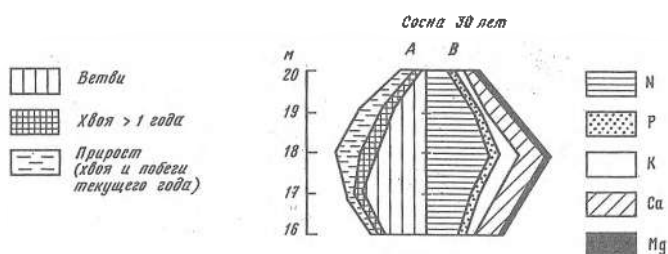
Как показали проведенные исследования, (Дылис, Носова, 1977; Уткин и др., 1986; Второва, 1982) полог сосны, несмотря на небольшую протяженность по вертикали (1/4 — 1/5 высоты дерева), характеризуется гетерогенностью сложения кроны и химического состава фракций фитомассы. А.И.Уткин и др. (1969) и В.Н.Второва (1982) разделили крону на 2 биогеогоризонта — активного и пассивного баланса. По нашим данным (Дылис, Носова, 1977), представляется возможным выделить в кроне до 4 функциональных структур. Наиболее четко выделяется центральная часть кроны, концентрирующая основную массу хвои, текущего прироста, с наибольшей охвоенностью скелета и небольшим количеством сухих ветвей. Количество биогенных элементов в 2-4 раза превышает их массу в верхнем и нижнем биогеогоризонтах (рис.1).

Такой дифференциальный вертикально-фракционный анализ кроны позволяет более полно определить аккумуляцию фитомассы и биогенных элементов в древесном ярусе. В древостое сосредоточена основная масса органического вещества лесных ценозов; в 30-летней культуре она равна 120 т/га (95% надземной фитомассы), а в 50-летней культуре достигает максимальных величин — 233 т/га (99%). С увеличением возраста аккумуляция фитомассы в древостое сосны снижается до 170-196 т/га и уменьшается доля ее в общей надземной массе (93-94%).

Как показывает сравнение с еловыми лесами, культуры сосны характеризуются значительно более быстрыми темпами накопления фитомассы. Так, к 30 годам, несмотря на большой отпад деревьев в культуре сосны (в сосняке — 75%, в ельнике — 50%) аккумуляция органического вещества превышает его накопление в еловой на 40 т/га, средняя высота и диаметр соответственно на 5,6 и 5,4 м (Дылис и др., 1970). В средневозрастных и старовозрастных насаждениях повышение фитомассы в сосняках сохраняется (Дылис, Носова, 1976).

Во всех исследованных лесах на древесный ярус приходится до 80% (С-70) — 90% (Е) всего запаса биогенных элементов. Среди сосновых культур древесный ярус 50-летнего сосняка удерживает в себе наибольшее их количество (табл.3). С возрастом меняется не только запас, но и соотношение биогенных элементов в фитомассе этого яруса: относительное содержание N падает (с 47 до 36% в С-30 и С-70 соответственно), К — увеличивается (с 7 до 12% в С-30 и С-70), Са — возрастает с 32 до 39% в сосняках соответственно 30 и 90 лет. Относительное количество Р остается тем же, а четкой закономерности в изменении концентрации Mg не отмечено.

Прирост древесного яруса отличается снижением доли Са до 22-28%, Mg — до 5-6% и возрастанием в 1,5-2 раза концентрации К. Относительное содержание N в приросте и фитомассе почти одинаково.



Р и с. I. Распределение фитомассы и химических элементов в кронах сосны разного возраста

А - фракции фитомассы; В - биогенные элементы

Т а б л и ц а 3

Фитомасса и ее химический состав в сосняках и ельнике

Ярус	Фитомасса ^{х)} , т/га	Химический состав ^{хх)} , кг/га					
		N	P	K	Ca	Mg	Сумма
Сосняк 30 лет							
I ярус	<u>120,2</u>	<u>378,8</u>	<u>47,3</u>	<u>59,9</u>	<u>260,2</u>	<u>59,2</u>	<u>805,4</u>
	5,7	30,5	3,7	11,7	13,8	3,5	63,2
II ярус	<u>1,7</u>	<u>10,9</u>	<u>1,7</u>	<u>5,6</u>	<u>11,2</u>	<u>2,8</u>	<u>32,2</u>
	0,5	1,3	0,2	0,8	1,5	0,4	4,2
Подлесок	<u>2,4</u>	<u>15,4</u>	<u>4,7</u>	<u>10,4</u>	<u>44,4</u>	<u>10,6</u>	<u>85,6</u>
	0,5	4,3	0,8	2,4	8,9	1,9	18,3
Подрост	<u>1,1</u>	<u>6,7</u>	<u>1,1</u>	<u>3,8</u>	<u>6,6</u>	<u>1,7</u>	<u>20,0</u>
	0,2	1,8	0,5	1,1	1,6	0,4	5,2
Травяной покров	<u>0,6</u>	<u>16,8</u>	<u>2,3</u>	<u>7,6</u>	<u>7,9</u>	<u>1,4</u>	<u>36,0</u>
	0,6						
Всего	<u>126,0</u>	<u>428,6</u>	<u>57,1</u>	<u>87,3</u>	<u>330,3</u>	<u>75,7</u>	<u>979,0</u>
	7,3	57,9	5,0	16,0	25,8	7,2	90,0
Сосняк 50 лет							
I ярус	<u>233,3</u>	<u>689,8</u>	<u>105,8</u>	<u>175,5</u>	<u>555,4</u>	<u>106,6</u>	<u>1634,1</u>
	9,5	34,7	8,0	14,0	25,1	4,8	86,8
II ярус	<u>0,3</u>	<u>1,7</u>	<u>0,2</u>	<u>1,0</u>	<u>1,6</u>	<u>0,3</u>	<u>4,8</u>
	0,3						
Подлесок	<u>2,6</u>	<u>15,1</u>	<u>4,5</u>	<u>11,4</u>	<u>51,5</u>	<u>8,5</u>	<u>91,0</u>
	0,6	3,6	0,8	2,5	9,3	1,6	17,8
Подрост	-	<u>0,5</u>	<u>0,1</u>	<u>0,3</u>	<u>0,5</u>	<u>0,1</u>	<u>1,5</u>
		0,1	0,01	0,05	0,07	0,02	0,25
Травяной покров	<u>0,5</u>						
	0,5	16,7	2,6	7,1	11,7	1,3	39,4
Всего	<u>236,7</u>	<u>723,9</u>	<u>114,2</u>	<u>195,3</u>	<u>620,7</u>	<u>116,8</u>	<u>1770,9</u>
	10,6	38,4	9,01	16,75	34,47	5,82	104,8
Сосняк 70 лет							
I ярус	<u>169,7</u>	<u>460,0</u>	<u>81,1</u>	<u>138,0</u>	<u>445,6</u>	<u>22,1</u>	<u>1146,8</u>
	7,4	33,0	7,0	15,9	27,7	5,8	89,4
II ярус	<u>8,8</u>	<u>71,3</u>	<u>7,4</u>	<u>41,6</u>	<u>65,0</u>	<u>10,3</u>	<u>195,6</u>
	1,1	11,1	1,1	6,4	8,4	1,6	28,6
Подлесок	<u>1,3</u>	<u>7,2</u>	<u>2,7</u>	<u>5,8</u>	<u>26,6</u>	<u>6,0</u>	<u>48,3</u>
	0,3	2,4	0,5	1,3	5,0	1,1	10,3
Подрост	<u>0,2</u>	<u>1,3</u>	<u>0,2</u>	<u>0,8</u>	<u>1,3</u>	<u>0,4</u>	<u>4,0</u>
	0,05	0,4	0,1	0,2	0,4	0,1	1,2
Травяной покров	<u>0,3</u>						
	0,3	8,8	1,1	3,9	7,4	0,2	21,4
Всего	<u>180,3</u>	<u>548,6</u>	<u>92,5</u>	<u>189,9</u>	<u>545,9</u>	<u>39,0</u>	<u>1414,9</u>
	9,15	46,9	8,7	23,8	41,5	8,6	129,5

Ярус	Фитомас- са ^{х)} , т/га	Химический состав ^{хх)} , кг/га					
		N	P	K	Ca	Mg	Сумма
Сосняк 90 лет							
I ярус	<u>196,0</u>	<u>489,5</u>	<u>80,5</u>	<u>125,1</u>	<u>531,9</u>	<u>127,7</u>	<u>1354,7</u>
	5,5	25,0	5,0	12,3	18,1	3,3	63,7
II ярус	<u>10,8</u>	<u>56,4</u>	<u>7,2</u>	<u>35,7</u>	<u>92,6</u>	<u>16,9</u>	<u>208,7</u>
	1,5	11,1	1,2	6,2	11,1	2,2	31,8
Подлесок	<u>2,4</u>	<u>15,7</u>	<u>4,8</u>	<u>11,0</u>	<u>48,3</u>	<u>10,8</u>	<u>90,6</u>
	0,6	4,1	0,5	2,7	7,6	1,0	15,9
Подрост	<u>0,2</u>	<u>1,3</u>	<u>0,2</u>	<u>0,8</u>	<u>1,3</u>	<u>0,4</u>	<u>4,0</u>
	0,05	0,4	0,1	0,2	0,4	0,1	1,2
Травяной покров	<u>0,5</u>						
	0,5	16,1	1,5	6,1	8,8	0,4	32,9
Всего	<u>209,95</u>	<u>579,0</u>	<u>94,2</u>	<u>178,7</u>	<u>682,9</u>	<u>156,2</u>	<u>1691,0</u>
	8,15	40,6	6,9	21,4	37,2	6,6	112,6
Ельник							
I ярус	<u>180,5</u>	<u>715,1</u>	<u>112,4</u>	<u>240,7</u>	<u>666,3</u>	<u>146,2</u>	<u>1880,7</u>
	7,2	49,0	8,0	25,9	47,6	12,2	142,7
II ярус	<u>0,2</u>	<u>0,7</u>	<u>0,1</u>	<u>0,5</u>	<u>1,4</u>	<u>0,2</u>	<u>2,9</u>
	0,03	0,6		0,2	0,7	0,1	1,7
Подлесок	<u>2,0</u>	<u>11,5</u>	<u>4,0</u>	<u>5,8</u>	<u>33,2</u>	<u>6,6</u>	<u>61,1</u>
	0,4	3,5	0,7	2,0	7,4		15,2
Подрост	<u>0,2</u>	<u>0,8</u>	<u>0,1</u>	<u>0,5</u>	<u>0,8</u>	<u>0,2</u>	<u>2,4</u>
	0,02	0,2	0,02	0,1	0,1	1,6	0,45
Травяной покров	<u>0,3</u>	<u>6,1</u>	<u>1,0</u>	<u>2,4</u>	<u>3,5</u>	<u>0,6</u>	<u>13,6</u>
	0,3					0,04	
Всего	<u>183,2</u>	<u>734,2</u>	<u>117,6</u>	<u>249,9</u>	<u>705,2</u>	<u>158,8</u>	<u>1960,7</u>
	7,95	53,3	8,82	28,2	55,8	13,94	160,05

х) В числителе - общая фитомасса; в знаменателе - фитомасса текущего прироста.

хх) В числителе - содержание химических элементов в общей фитомассе; в знаменателе - содержание химических элементов в фитомассе текущего прироста.

По мере увеличения возраста древостоя одновременно с замедлением темпов его роста происходит активное разрастание деревьев II яруса (С-70 и С-90). В средневозрастных насаждениях в нижнем древесном ярусе вместе с елью большую роль играют и лиственные породы. Их фитомасса вместе с подлеском увеличивается и к 90 годам достигает более 12 т/га при приросте 2 т/га. При этом роль ели в составе фитомассы нижнего

древесного яруса увеличивается, а лиственных пород (дуба, в полеске — лещины) — уменьшается, что обусловлено не только уязвимостью последних по отношению к экстремальным условиям холодных зим, но и усилением затеняющего влияния ели, постепенно выходящей из подроста во II древесный ярус.

Со II древесным ярусом вклад в общий запас биогенных элементов в С-50 и С-70 составляет 12–14% от их общего содержания в надземной фитомассе. Причем, доля К в общей массе в этом ярусе за счет лиственных пород в 2 раза выше, чем в I ярусе. Хорошо развитый подлесок из лещины ощутимо увеличивает запасы оснований, содержание которых составляет более половины общей суммы элементов (табл.3).

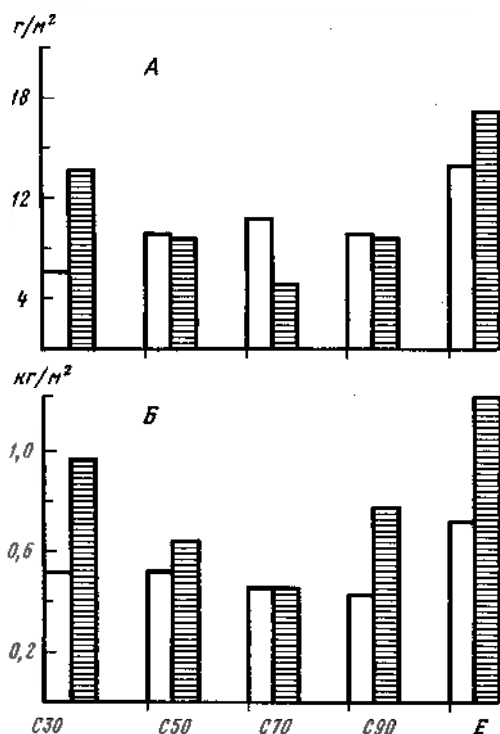
Доля подроста не велика как в общей фитомассе надземного яруса, так и в запасе биогенных элементов, хотя в 30-летнем сосняке участие его сравнимо с показателями II древесного яруса.

Масса травяного покрова в насаждениях сосны в сравнении с массой других ярусов незначительна (0,34–0,62 т/га). В С-30 фитомасса этого яруса не уступает, а в С-50 превосходит запасы органического вещества и биогенных элементов во II ярусе. Запас биогенных элементов в травяном покрове, среди которых преобладает N ($N > Ca > K > P > Mg$) всего в 2,5 раза меньше, чем в подлеске, а учитывая, что каждый год он отмирает, быстро минерализуется и пополняет уровень питательных веществ в почве, роль его в процессах обмена в системе лес — почва достаточно велика.

Ежегодное возвращение растительного материала, поступающего на поверхность почвы с опадом, равно 4,3–5,2 т/га с максимумом в С-50 и наименьшим количеством С-30. Фракционный состав опада в ельнике отличается от сосняков, и разновозрастные культуры по этому признаку различаются между собой. Так, доля хвои в опаде сосновых культур в 2 раза меньше (26–39%), чем в ельнике (60%). С возрастом соотношения фракций в опаде изменяется: снижается доля веток и увеличивается относительное содержание хвои и листьев. Доля последних в старых культурах составляет 0,8–1,1 т/га, т.е. 19–23% от общей массы опада (в ельнике — 12%).

Различия в массе опада и его фракционном составе определяют разное количество и соотношение биогенных элементов, поступающих в сосновых культурах разного возраста (рис.2). Количество элементов увеличивается с возрастом насаждений, и в С-70 в 1,7 раза больше, чем в С-30. Разное соотношение фракций в опаде отражается в изменении процентного содержания отдельных биогенных элементов (табл.4). В опаде молодых культур больше N, P, K, а в более старых — Ca.

В культурах сосны запасы лесной подстилки по сравнению с ельником значительно меньше. Лиственный опад деревьев, кустарников и трав, являющийся привлекательным кормом для почвенных сапрофагов, быстро разлагается, и к середине вегетационного периода их доля в подстилке хвойных лесов оказывается ничтожной. Подстилка сформирована в своей



Р и с. 2. Масса опада и подстилки и запасы биогенных элементов в опаде и подстилке в ельнике и культурах сосны разного возраста

А — запас биогенных элементов; Б — масса опада и подстилки

□ — опад ▨ — подстилка

лочный коэффициент, характерный для них — 100–140% в старых и молодых, в ельнике — 150%.

Различные фракции опада разлагаются неодинаково, что особенно заметно при сравнении поступающих на поверхность почвы массы хвои (сосны и ели) и ее количества в подстилке. Соотношение этих фракций в опаде и подстилке в сосняках равно 420–470%, в ельнике — 120%, т.е. в сосняках хвоя сосны разлагается в 1,5–4 раза быстрее, чем хвоя ели в ельнике. Эти данные подтверждают наши ранее проведенные исследования по сравнительному разложению различных фракций опада в культурах сосны и в еловых лесах (Дылис и др., 1975).

Сравнение количеств опада и подстилки, анализ массы опада в сравнении с количеством формирующегося ежегодного прироста в фитоценозе дает возможность оценить состояние растительной системы, ее потенциал. Показатели соотношения прироста и опада мертвого органического веще-

основной массе из хвои, веток, шишек, коры, соответственно составляющих в основных культурах 4–8, 22–52%, 3–19, 14–22%. В подстилке ельника это соотношение иное (соответственно 33, 36, 24 и 4%).

Общий запас химических элементов в лесной подстилке связан с ее массой, а соотношение отдельных элементов — с ее фракционным составом (рис. 3). Сравнение биогенных элементов в опаде и подстилке выявило снижение процента N, K, Mg в подстилке при увеличении Ca в последней. Фосфора больше, чем в опаде, лишь в подстилке молодого сосняка (табл. 4).

Сравнение соотношений массы опада и лесной подстилки показало, что в разновозрастных культурах сосны разложение поступающего с опадом органического вещества идет наиболее быстрыми темпами. Опадо-подсти-

Т а б л и ц а 4

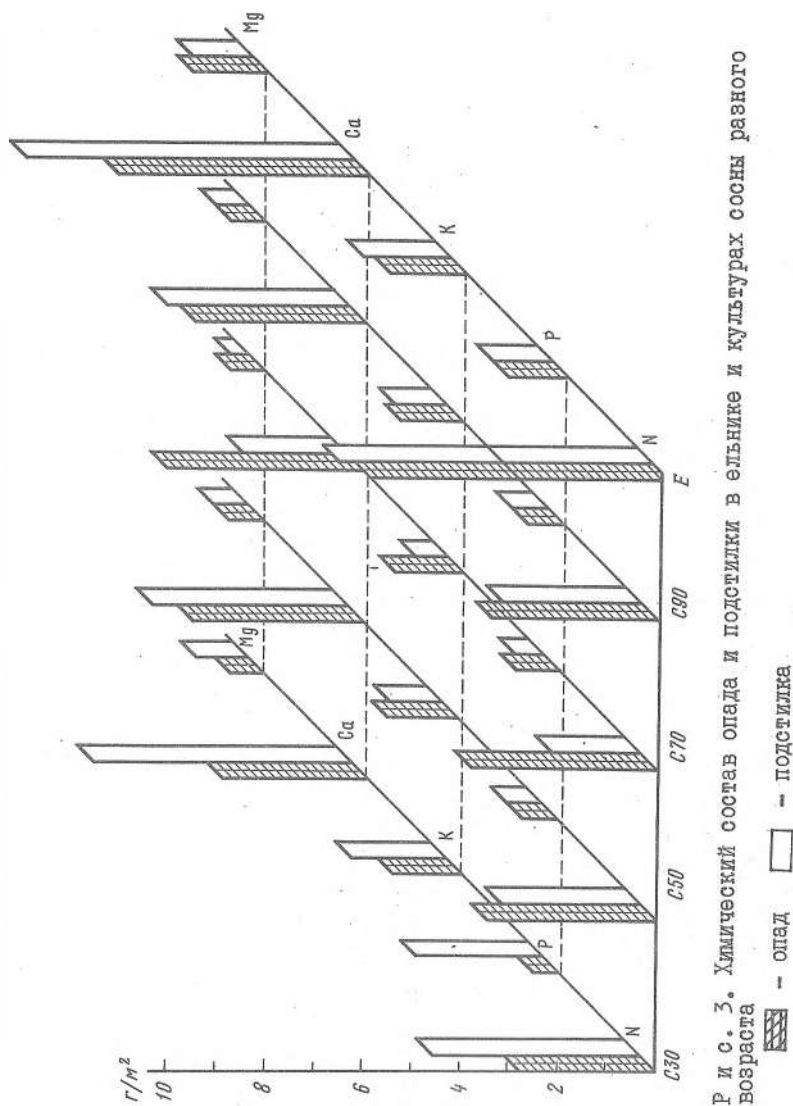
Соотношение биогенных элементов в опаде и подстилке
сосновых культур разного возраста

Объект	Фитомасса ^{х)} , кг/га	Состав элементов, %				
		N	P	K	Ca	Mg
С-30	61,0	46	10	23	14	7
	140,0	30	18	10	36	6
С-50	90,3	37	8	14	36	5
	86,6	33	7	11	43	6
С-70	103,5	37	8	13	37	5
	47,8	34	8	11	41	6
С-90	87,6	38	8	13	36	5
	82,7	33	7	12	42	6
Е	152,0	40	9	10	32	9
	174,2	37	7	9	40	7

х) В числителе - масса опада; в знаменателе - масса подстилки.

ства могут свидетельствовать о оовершенстве или несовершенстве системы (Казимиров, Морозова, 1973). Устойчивыми природными системами считаются те из них, в которых количество прироста органического вещества равно массе опадающего. Исследуемые сосновые культуры по своей организации являются явно неустойчивыми, несовершенными системами (табл. 5). Тем не менее, в возрастном ряду в связи с восстановлением коренного елового леса, намечается тенденция к сокращению разрыва между массой опада и ежегодного прироста.

Как указывалось выше, особенности биогеоценоза, связанные с изменением фитокомпонента, условий разложения опада, отражаются, в первую очередь, в свойствах гумусово-аккумулятивного горизонта, наиболее мобильной части профиля и в наибольшей степени ответственной за оборот биогенных элементов. В сосновых культурах 50 и 70 лет, для которых характерно наиболее активное накопление первичной продукции, верхняя толща почвенного профиля (20-25 см) выщелочена в большей степени (Носова и др., 1988): судя по количеству обменных оснований, в С-50 и С-70 их количество составляет 6,2 и 6,0 мг-экв/100 г почвы соответственно против 7,7 и 7,4 мг-экв/100 г в С-90 и Е. Запасы гумуса в возрастном ряду сосновых культур возрастают, так же как и запасы общего азота. Подвижные формы азота ($N-NH_4$ и $N-NO_3$) в почве сосняков составляют I, I-I,6 от количества общего N, в то время как в ельнике их в 2 раза больше, чем в сосновых культурах. В составе доступного азота преобладают аммонийные формы, на долю которых, как правило, приходится 60-80%. В средневозрастных сосновых культурах почва обеднена доступными соединениями азота (табл. 6).



Р и с. 3. Химический состав опада и подстилки в ельнике и культурах сосны разного возраста

Т а б л и ц а 5

Сравнительные показатели круговорота органического вещества в культурах сосны и ельнике (% по отношению к ельнику)

Объект	Общая фито-масса	Фито-масса древо-стоя	Общий те-кущий при-рост	Теку-щий при-рост древо-стоя	Опад	Отношение	
						опада к при-росту	подстил-ки к опад
Е	100	100	100	100	100	89,9	150
С-30	68,9	66,6	92,4	79,2	73,2	71,2	140
С-50	129,3	129,3	134,2	132,0	73,2	49,1	120
С-70	98,5	94,0	116,5	102,8	64,8	50,0	100
С-90	114,2	108,5	102,5	76,4	60,6	53,1	180

Т а б л и ц а 6

Запасы углерода и питательных веществ в горизонте 0-10 см дерново-подзолистых почв в культурах сосны разного возраста и ельнике (г/м²)

Объект	С	N	N-NH ₄	N-NO ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O
С-30	1228	121,3	1,51	0,22	2,28	16,85
С-50	1221	144,0	0,96	0,75	0,98	16,14
С-70	1631	148,0	1,33	0,37	1,05	17,74
С-90	1614	156,5	1,76	0,30	2,60	19,48
Е	3459	199,2	3,69	1,64	3,61	19,38

Сопряженный анализ фитокомпонента, емкости системы по отношению к биогенным элементам, оценка функционирования биогеоценоза по интенсивности ежегодного их потребления и удержания, особенности гумусово-аккумулятивного горизонта, обязанного своими свойствами превращению мертвого органического вещества, показал, что в сосновых культурах к 90 годам их существования ярко выражен процесс восстановления коренного типа елового леса с присущими ему особенностями. К 70-90 годам образуется II древесный ярус из ели и развивается обильный еловый подрост, вносящий свой ощутимый вклад в фитомассу и опад биогеоценоза. Качество последнего определяет характер продуктов разложения органического вещества, воздействующих на минеральную часть почвы и формирующих специфику гумусового горизонта. Если морфологически почва С-90 заметно отличается от ельника растянутостью профиля, отсутствием его дифференциации, более четко выраженной в еловом лесу, то органический горизонт уже приобретает черты "елового", что выражается в накоплении гумуса и азота, аммонийных его форм и подвижных Р, К и обменного Са.

По мере своего развития менее стабильная система из интродуцированной породы заменяется более устойчивой, в нашем случае она приближается к зональной системе ельника сложного.

Заключение

Возрастающий острый дефицит в лесосырьевых ресурсах, особенно в густонаселенных районах Европейской части СССР, требует количественных и качественных сдвигов в структуре лесов. Все большее значение приобретает плантационное выращивание лесов, особенно быстрорастущих хвойных насаждений. Среди последних важное место занимают культуры сосны.

Культуры сосны на дерново-подзолистых почвах — это новый антропогенный тип лесных систем, не имеющих аналогов среди естественных лесов.

Древостой сосны отличает ценное с хозяйственной точки зрения соотношение между массой ствола и кроны: в стволовой части аккумулируется более 90% фитомассы при быстрых и эффективных темпах ее накопления. Уже к 50 годам в сосновых посадках накапливаются запасы надземной фитомассы, почти равные фитомассе старовозрастных естественных сложных ельников. Культуры сосны этого периода роста отличаются и наибольшим поглощением питательных веществ из почвы, приводящим к существенному ее обеднению.

По сравнению с еловыми посадками, обычно образующими чистые монокультуры, сосновые — формируют сложные насаждения, в которых под пологом сосны уже в молодом возрасте происходит естественное возобновление деревьев и кустарников, составляющих II древесный ярус, подлесок и обильный подрост из ели, знаменующий восстановление коренного типа леса. Значение нижних ярусов в функционировании лесной системы состоит не только в накоплении дополнительных запасов фитомассы. Возвращение в почву большой массы органических веществ с опадом лиственных деревьев, кустарников и трав, особенно в средневозрастных культурах, оказывает стимулирующее воздействие на процессы минерализации растительных остатков почвы, что сказывается на уменьшении в ней содержания гумуса.

Расширение позиций ели, уже заметно проявляющееся в средневозрастных насаждениях сосны, приводит к увеличению ее влияния на лесные системы, в том числе и на почву. Затенение, создаваемое пологом ели, способствует постепенному ослаблению роста и отмиранию большого числа лиственных деревьев и кустарников, а отсюда и меньшему поступлению на поверхность почвы лиственного опада. Увеличение массы опада хвои ели, насыщенного различными фенольными соединениями, замедляет процессы деструкции органических веществ, что приводит к большому задержанию биофильных элементов в накапливающейся подстилке и стабилизации плодородного слоя почвы.

Таким образом, плантации сосны на дерново-подзолистых почвах представляют интерес как высокопродуктивные антропогенные лесные системы с ускоренным типом обменных процессов между растительностью и почвой, позволяющим осуществлять рубки древостоя уже в средневозрастных насаждениях.

Л и т е р а т у р а

- В т о р о в а В. Н. Особенности вертикального распределения химического состава структурных компонентов ели и сосны в Подмоскowie // Комплексные биогеоэкологические исследования в лесах Подмоскowie. М.: Наука, 1982.
- Дылис Н. В., Бурова Л. Г. и др. Опыт сравнительного биогеоэкологического изучения искусственных лесных насаждений // Труды МОИП. Т. 38. Теоретические проблемы фитоэкологии и биоэкологии. М.: Наука, 1970.
- Дылис Н. В., Носова Л. М., Спераяская Е. А. Особенности накопления и разложения опада в хвойных лесах Подмоскowie // Лесоведение. 1975. № 6.
- Дылис Н. В., Носова Л. М. Фитомасса лесных биоэкоценозов Подмоскowie. М.: Наука, 1977.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977.
- Носова Л. М., Гельцер Ю. Р., Холопова Л. Б. и др. Влияние смены древесной породы на физико-химические и биологические свойства дерново-подзолистых почв // Биология почв северной Европы. М.: Наука, 1988.
- Осъякина Н. А. Содержание азота и зольных элементов в надземной фитомассе культур сосны обыкновенной Владимирской, Ульяновской и Куйбышевской областей // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1986.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959.
- Уткин А. И., Бязров Л. Г. и др. Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогоризонтов в лесных биоэкоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 24, № 1.
- Холопова Л. Б. О влиянии возраста основных культур на изменение физических и химических свойств почв // Лесоведение. 1979. № 3.
- Холопова Л. Б. Динамика свойств почв в лесах Подмоскowie. М.: Наука, 1982.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Шилов И.А. Структура живых систем биосферы и биогеоценология ..	4
Большаков В.Н., Садиков О.Ф. Прикладные аспекты современной биогеоценологии	9
Голубец М.А., Одинак Я.П., Чернобай Ю.Н., Шевчук А.И., Бор- сук Д.В., Крок Б.А., Лесничий В.Е., Ямковой В.Т. Антропо- генная динамика биогеоценологического покрова верховья бас- сейна Днестра и ее экологические последствия	19
Базилевич Н.И., Шитикова Т.Е. Межэкосистемные абиотические связи в ландшафте южной тайги (балансовая модель)	32
Вомперский С.Э. Эксперимент и математическое моделирование в обосновании способов управления биогеоценозами	42
Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С., Роговин К.А. Анализ простран- ственной структуры многовидовых сообществ животных	55
Сысуев В.В. Пространственно-временные масштабы при исследо- вании и моделировании биогеоценологических процессов	100
Абросов Н.С. Факторы видового разнообразия экосистем и меха- низмы регуляции численности	131
Миркин Б.М. Актуальные проблемы развития агрофитоценологии	151
Нечаева Н.Т. Биогеоценологические основы создания культур фитоценозов в пустынях Средней Азии	164
Котелина Н.С., Арчегова И.Б., Грунина Л.К., Турубанова Л.Б., Братенкова Е.С. Формирование тундровых культурных био- геоценозов	182
Кривошукский Д.А., Федоров Е.А., Смирнов Е.Г., Антонова Т.А., Кононович А.Л., Хамьянов Л.П. Экологическое нормирование в радиозоологии	187
Селиванов И.А. Теоретические и практические проблемы изуче- ния консорциев	210
Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации многовидо- вой группировки коллембол-сапрофагов	220

Дыренков С.А., Голгофская К.Ю., Немцев А.С. Влияние зубров Кавказского государственного биосферного заповедника на лесную растительность: биогенные сукцессии	231
Носова Л.М., Холопова Л.Б. Особенности обмена веществ между растительностью и почвой в искусственных насаждениях сосны на дерново-подзолистых почвах	252

CONTENTS

Introduction	3
Shilov I.A. Structure of biosphere living systems and Biogeocoenology	4
Bol'shakov V.N., Sadykov O.F. Applied aspects of modern biogeocoenology	9
Golubets M.A., Odinak Ya. P., Chernobai Yu. N., Shevchuk A.I., Borsuk D.V., Krok B.A., Lesnichii V.E., Yankovoi V.T. Anthropogenic dynamics of biogeocoenotic cover in the Dnestr river head and its ecological consequences	19
Bazilevich N.I., Shitikova T.E. Interecosystem abiotic relationships in southern taiga landscapes (balance model)	32
Vompersky S.E. Experiment and mathematic modelling to ground methods of governing biogeocoenoses	42
Puzachenko Yu. G., Skulkin V.S., Rogovin K.A. Analysis of spatial structure of multispecies animal communities	55
Susuev V.V. Spatial-temporal scales in investigation and modelling biogeocoenotic processes	100
Abrosov N.S. Factors of species diversity of ecosystems and mechanisms of regulating numbers	131
Mirkin B.M. Actual problems of developing agrophytocoenology ..	151
Nechaeva N.T. Biogeocoenological bases for creating cultural phytocoenoses in deserts of Middle Asia	164
Kotelina N.S., Arohegova I.B., Grunina L.K., Turubanova L.B., Bratenkova E.S. Formation of tundra cultural biogeocoenoses	182
Krivolutsky D.A., Fedorov E.A., Smirnov E.G., Antonova T.A., Kononovich A.L., Kham'yanov L.P. Ecological normalization in radioecology	187
Selivanov I.A. Theoretical and practical problems of studying consortia	210

Chernova N.M., Kuznetsova N.A. Principles of organization of a multispecies group of Collembola-saprophages	220
<u>Dyrenkov S.A.</u> , Golgofskaya K.Yu., Nemtsev A.S. Influence of aurochs on forest vegetation at the Caucasus state biosphere reserve: biogenic successions	231
Nosova L.M., Kholopova L.B. Peculiarities of nutrient metabo- lism in system plant - soil in artificial Scotch pine stands on soddy-podzolic soils	252

Научное издание

ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭНТОМОЛОГИИ

(Материалы Всесоюзного совещания)

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова

Редактор издательства Л.С. К а л я п к и н а

Художник А.П. Д е г т я р е в

Художественный редактор Т.В. К у р а к и н а

Технический редактор Н.В. В и ш н е в с к а я

ИБ № 47200

Подписано к печати 17.04.90. Т-07735

Формат 60х90/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная

Усл.печ.л. 17,0. Усл.кр.-отт. 17,3. Уч.-изд.л. 19,6

Тираж 900 экз. Тип.зак. 313. Цена 4руб.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства
"Наука" 199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12