Материалы

Шестой Национальной научной конференции
с международным участием

Математическое моделирование в экологии

26–29 сентября 2019 г.
г. Пущино

УДК 57+51-7
ББК 28в6
М34

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

Математическое моделирование в экологии / Материалы Шестой Национальной научной конференции с международным участием, 26-29 сентября 2019 г. - Пущино, ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2019. 241 с.

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

© ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2019

ПРОГРАММНЫЙ КОМИТЕТ

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

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

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

Члены Программного комитета

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

Уважаемые коллеги!

26-29 сентября 2019 г. в г. Пущино прошла Шестая Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод), которая была организована Институтом физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленным подразделением ФИЦ ПНЦБИ РАН совместно с Институтом математических проблем биологии РАН - филиалом ФИЦ «Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН».

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

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

Программа ЭкоМатМод-2019 включала следующие направления:

- Методы и подходы в моделировании в экологии биосистем
- Моделирование процессов роста и развития живых организмов, динамики популяций и сообществ
- Моделирование наземных экосистем и их компонентов
- Моделирование популяций и сообществ водных экосистем
- Моделирование циклов элементов и потоков вещества в биосфере
- Моделирование глобальных и региональных экологических процессов и антропогенных воздействий на экосистемы
- Моделирование в почвоведении

В Оргкомитет ЭкоМатМод-2019 поступило более 100 материалов докладов из России, а также Польши и Германии. Окончательный состав Сборника материалов определен членами Программного комитета. По необходимости, в тексты материалов были внесены технические редакторские правки, которые не отражались на содержании научных текстов. Сборник дает возможность полно и всесторонне оценить современный состав и возможности нашего научного сообщества.

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

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

Абакумов А.И. 12
Видовой состав фитопланктона и принцип конкурентного исключения

Адамович Б.В., Медвинский А.Б., Никитина Л.В., Радчикова Н.П., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Верес Ю.К., Чакраборти А., Русаков А.В., Нуриева Н.И., Жукова Т.В. 14
Анализ мониторинга экосистемы Нарочанских озёр: зависимость между динамикой бактериопланктона и трофическим статусом водоёма

Архангельская Т.А. 16
Иерархические модели для расчетной оценки температуропроводности почв с применением группировки по текстуре

Башкин В.Н., Галиулин Р.В. 18
Моделирование источника и времени загрязнения окружающей среды и биологических субстратов человека пестицидом ДДТ в регионах Крайнего Севера

Белотелов Н.В., Коноваленко И.А., Назарова В.М., Зайцев В.А. 20
Агентная модель пространственной динамики популяции кабана (*Sus scrofa*)

Bergland H., Wyller J., Бурлаков Е. 23
Динамика системы пастбище-скотоводство с зависимым от плотности популяции отловом и изменяющейся средой

Бутусов О.Б., Редикульцева Н.И. 25
Моделирование техногенного воздействия на леса с помощью виртуальных отрицательных потоков биомассы

Быховец С.С., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Припутина И.В., Чертов О.Г. 30
Об оценке вклада минерализации органического вещества в эмиссию CO2 лесными почвами с использованием модели ROMUL

Вавилин В.А., Локшина Л.Я., Рытов С.В. 32
Описание кинетического изотопного эффекта в экологических системах: общие правила и некоторые исключения

Васильев Т.А. 34
Некоторые подходы в математическом моделировании биозагрязнений агроландшафтов

Васильева Н.А., Фенг В., Владимиров А.А., Васильев Т.А. 37
Развитие микробной модели цикла углерода с применением данных сельскохозяйственных опытных станций Китая

Войтеховский Ю.Л. 39
Алгебраическая систематика капсидов икосаэдрических вирусов

Воробьев Н.И., Кочиш И.И., Егоров И.А., Никонов И.Н., Пухальский Я.В., Свиридова О.В., Пищик В.Н. 41
Фрактальный анализ экспрессии генов продуктивности и иммунного ответа у кур при заражении сальмонеллой

Воротынцев А.В. 43
Модель сбалансированного оптимального роста и развития биомасс растительного покрова

Галицкий В.В. 48
О фрактальной причине появления гран в хлоропласте

Гандилян Д.В., Левашова Н.Т., Ольчев А.В. 50
Моделирование радиационного режима в неоднородном растительном покрове при помощи метода Монте-Карло

Гиричева Е.Е. 52
Моделирование вертикальной структуры планктона

Глаголев М.В., Сабреков А.Ф. 54
Плохо обусловленные и некорректные задачи в экологии

Голубятников Л.Л. 56
Анализ отклика эмиссии метана из тундровых экосистем Западной Сибири на климатические изменения

Грабарник П.Я. 58
Моделирование пространственной структуры старовозрастных лесов с помощью случайных точечных полей.

Грабарник П.Я., Чертов О.Г., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Быховец С.С., Фролов П.В. 61
Методические подходы к интеграции имитационных моделей для комплексной оценки и поиска компромиссов и синергии между разными экосистемными услугами лесов.

Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г. 63
Прогноз изменений лесных районов на основе климатических сценариев МГЭИК

Гурьевских О.Ю. 67
Методы количественного анализа и моделирование в ландшафтном проектировании региональных систем особо охраняемых природных территорий

Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Тишин Д.В. 70
Разработка модели переноса семян борщевика Сосновского воздушными потоками

Дубянский В.М. , Семенко О.В., Газиева А.Ю., Ашибоков У.М. 72
Ранжирование территории природных очагов чумы различных типов по риску регистрации эпизоотии с использованием данных BIOClim

Дудова К.В. 74
Функциональная структура альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа на примере удельной листовой поверхности

Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. 77
Матричная модель динамики северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений: как менялась возрастная структура самцов и средний репродуктивный успех секача в процессе промысла и после его отмены

Жукова Л.А., Нотов А.А. 79
Моделирование сопряженной динамики ценопопуляций как метод анализа поливариантности биоценозов

Завалишин Н.Н. 81
Исследование трансформации биотического круговорота в болотных экосистемах Северной Евразии при изменении климата на основе системы КОМБОЛА

Зайцев В.А., Смирнов Ю., Белотелов Н.В. 84
Исследование траекторий движения кабарги (*Moschus moschiferus*)

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В. 87
Прогноз углеродного бюджета лесных территорий

Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С. 89
Анализ структурной сложности лесных экосистем для моделирования распределения растений травяно-кустарничкового яруса

Кириллов А.Н., Иванова А.С. 91
Периодическое управление системой хищник-жертва

Колбина Е.А., Абакумов А.И. 93
Анализ пространственно-временного распределения хлорофилла «А» в Беринговом море на основе спутниковых данных

Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. 95
Имитационное моделирование оптимального размещения деревьев на участке при создании искусственных еловых плантаций

Копылов А.В., Якимов В.Н. 97
Влияние пространственной структуры сообщества на показатели трофической сети в модели на основе отдельных организмов

Косиков А.Г., Голубева Е.И., Селиверстов Ю.Г., Сёмин В.Н., Ушакова Л.А., Харьковец Е.Г. 99
Цифровая Арктика в виртуальной модели

Костерина Е.А., Горбунова Ю.В. 102
Моделирование формирования стока в бассейне реки Актай с помощью программного комплекса Гидрограф

Кузнецова Н.А., Бокова А.И., Васенкова Н.В., Сараева А.К. 105
Прогнозирование числа видов в местообитании по данным мультимасштабных выборок

Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. 108
Пространственно-временные структуры в моделях динамики популяции с возрастной структурой и дальнодействующими взаимодействиями

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Ромашкин И.В, Жмурин В.А. 110
Анализ применимости T&P модели для оценки годовых потоков CO_2 из лесной дерново-подзолистой почвы Приокско-Террасного биосферного заповедника

Курилова Е.В., Кулаков М.П. 112
Исследование сложных режимов динамики двух миграционно-связанных сообществ «хищник-жертва»

Левашова Н.Т., Лукьяненко Д.В., Ольчев А.В. 114
Модельный подход для трехмерного описания радиационного режима в неоднородном растительном покрове и его применение для решения обратных задач

Логофет Д.О. 116
Возможен ли обратный прогноз в марковских моделях сукцессий?

Ложкин Г.И., Савельев А.А., Тишин Д.В. 118
Автоматизация определения размеров проводящих сосудов на срезах деревьев

Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Тычков И.И., Ваганов Е.А. 121
Динамика почвенной эмиссии CO_2: модификация экспоненциальной модели для таежных лесов средней Сибири

Мироненко Л.М. 123
Сравнение темпов развития одновидовых древостоев разных пород по литературным данным посредством выработанных по этим данным параметров

Михайлов В.В. 125
Моделирование биоклиматических границ ареала северных оленей

Мухартова Ю.В., Дьяченко М.С., Мангура П.А., Крупенко А.С., Ольчев А.В. 127
Оценка влияния сплошной вырубки на потоки CO_2 в лесной экосистеме с помощью трехмерной гидродинамической модели

Надпорожская М.А., Быховец С.С., Абакумов Е.В. 129
Подготовка данных вычислительных экспериментов с математической моделью ROMUL для анализа динамики органического вещества почв островов западной Антарктиды

Намсараев З.Б., Иванов В.А., Руденко А.П., Теслюк А.Б. 131
Моделирование эвтрофикации озера Байкал

Неверова Г.П., Жданова О.Л., Колбина Е.А., Абакумов А.И. 132
Особенности влияния зоопланктона на динамику фитопланктона

Неверова Г.П., Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. 135
Эволюция режимов динамики численности популяции под действием естественного отбора по плодовитости особей

Немчинова А.В. 137
Автоколебательные механизмы поддержания популяции лиственницы *Larix sibirica* на побережье Онежского полуострова

Новаковский А.Б., Маслова С.П., Далькэ И.В., Дубровский Ю.А. 140
Морфо-физиологическая модель оценки жизненных стратегий сосудистых растений

Ольчев А.В., Розинкина И.А., Никитин М.А., Татаринович Е.В., Ривин Г.С. 142
Влияние вырубки лесов на погодные условия, потоки тепла и водяного пара между земной поверхностью и атмосферой – оценка с применением региональной математической модели

Остроумов В.Е. 145
Моделирование формирования почвенно-осадочных последовательностей

Пак С.Я., Абакумов А.И. 151
Анализ состояния фитоплактона и оценка биопродуктивности экосистем Дальневосточных морей России методами математического моделирования с использованием спутниковых данных

Пампура Т.В. 153
Атмосферные выпадения свинца: реконструкция по верховому торфянику *vs* модельные расчеты и биомониторинг

Парфенова Е.И., Чебакова Н.М. 155
Биоклиматическая модель плотности населения России

Перевертин К.А., Васильев Т.А. 158
Эксцессы рисков палеобиозагрязнений ландшафтов в условиях глобального потепления

Петросян В.Г., Бобров В.В., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Даниелян Ф.Д., Аракелян М.С. 160
Сходства и различия экологических ниш партеногенетических видов скальных ящериц *Darevskia dahli*, *D. armeniaca* и их родительских видов *D. valentini*, *D. portschinskii* и *D. mixta* на основе анализа комплекса моделей пространственного распределения

Припутина И.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Чертов О.Г. 163
Анализ данных моделирования динамики органического вещества и азота в лесных почвах с использованием модели Romul_Hum

Пузаченко М.Ю., Широня И.И. 166
Организация и динамика органогенного рельефа верхового болота

Путилова Т.В., Жигарев И.А., Алпатов В.В 168
Анализ связи пространственного распределения грызунов и параметров среды

Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. 170
Бистабильность и мультистабильность в модифицированной модели Николсона-Бейли при учете возрастной структуры жертвы

Ризниченко Г.Ю. 172
Роль фотосинтеза в формировании современной Земли

Романов М.С., Мастеров В.Б., Курилович Л.Я. 175
Сравнение кривых выживания белоплечего орлана: стареют ли самцы быстрее самок?

Сабреков А.Ф., Глаголев М.В., Терентьева И.Е. 179
Моделирование потребления метана в автоморфных почвах: влияние механизма транспорта и численности метанотрофов

Самбуу А.Д. 182
Экологическое картографирование угольных месторождений Тувы, подверженных техногенному загрязнению

Сандлерский Р.Б., Широня И.И. 184
Инварианты термодинамических переменных сезонно-влажных лесов Южного Вьетнама по данным дистанционного зондирования

Секретенко О.П., Им С.Т., Двинская М.Л., Харук В.И. 186
Модельный анализ роли неоднородности местообитаний в формировании пятнистой ветровой границы древесной растительности в экотоне альпийской лесотундры

Сидорова В.Ю. 188
Цифровая модель экологического содержания мясного скота

Сморкалов И.А., Бедин Д.А. 191
Учитывание промышленного загрязнения в моделях дыхания почвы

Соколов А.В., Болондинский В.К., Веселков Б.М. 194
Метод сбалансированной идентификации: выбор модели, оптимально описывающей измерения транспирации и фотосинтеза сосны

Суховеева О.Э., Карелин Д.В., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Золотухин А.Н., Насыров М.Г. 196
Использование модели DNDC для оценки компонентов биогеохимического цикла углерода в агроландшафтах Европейской территории России

Суховеева О.Э., Курганова И.Н., Личко В.И. 199
Применение модели RothC для оценки изменения запасов углерода в залежных почвах Московской области при их повторном сельскохозяйственном использовании

Суховольский В. Г. 201
Выживание наиболее приспособленных: можно ли использовать принципы теоретической физики в экологии?

Суховольский В.Г., Черткова Е.А., Тарасова О.В. 203
Модель фазовых переходов второго рода при описании смертности гусениц лесных насекомых под воздействием различных факторов

Тарко А.М. 205
Моделирование глобального биогеохимического цикла углерода в биосфере и глобальное потепление

Тарко А.М., Усатюк В.В. 207
Модельное исследование доменов двуокиси углерода в атмосфере на базе глобальной пространственной модели углерода с сезонной динамикой

Титлянова А.А., Шибарева С.В. 209
Поступление органического вещества в почву из травяных фитоценозов в зависимости от их положения на градиенте (катенном, широтно-зональном и континентальности)

Титова Л.И., Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н., Дашкевич Л.В. 211
Двадцать лет спустя. Оправдался ли долгосрочный прогноз риска вымирания азовского судака?

Тихонов Г.Н., Гаврилюк Е.А., Ершов Д.В., Бавшин И.М., Тихонова Е.В. 213
Моделирование пространственного распределения ключевых лесных биотопов в НП «Смоленское Поозерье» с помощью метода «случайный лес» и двух семейств архитектур нейронных сетей

Топаж А.Г., Абрамова А.В. 215
Исследование устойчивости кооперативных взаимодействий методами агентного моделирования и эволюционных игр

Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сен Д., Банержи М. 217
Преследующие жертв хищники преодолевают эффект Олли

Ухманьски Я.З. 219
Является ли более изменчивый вид сильнейшим конкурентом?

Фрид А.С., Борисочкина Т.И. 220
Диффузионные параметры вертикальной миграции тяжёлых металлов в почвах зон техногенного и агрогенного загрязнения

Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Шлюфман К.В. 222
Простые математические модели динамики популяций со сложными динамическими режимами

Фролов П.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Быховец С.С. 224
Методика вычисления индекса пропускания солнечной радиации пологом по полусферической фотографии

Фролова Г.Г., Фролов П.В., Шанин В.Н., Иванова Н.В. 226
Анализ факторов, влияющих на возобновление основных лесообразующих пород в сосновых лесах южного Подмосковья

Фурсова П.В., Плюснина Т.Ю., Хрущев С.С., Соловченко А.Е. 228
Модель метаболических процессов в клетках микроводоросли *Chlorella vulgaris* для оценки изменения уровня АТФ и оптимизации накопления полифосфатов в различных условиях среды

Хрущев С.С., Плюснина Т.Ю., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. 230
Применение нейросетевой модели для диагностики стресса при культивировании микроводорослей в фотобиореакторе

Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Маслова С.П., Кириллов Д.В. 232
Моделирование пространственного распространения и определение северной границы потенциального ареала инвазивного вида борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.)

Чертов О.Г., Кузяков Я.В., Припутина И.В., Шанин В.Н., Фролов П.В., Грабарник П.Я. 234
Возможности включения прайминг эффекта в модели наземных экосистем

Шабас И.Н., Мартынова Т.С. 236
Математическое моделирование гидрохимических процессов в водоемах Азово-Черноморского бассейна

Shanin, V.N., Grabarnik P.Ya., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Bykhovets S.S., Frolov P.V., Stamenov M.N. 238
Crown asymmetry and niche segregation as an adaptation of trees to competition for light: conclusions from simulation experiments in mixed boreal stands

Shanin V.N., Juutinen A., Ahtikoski A., Rämö J., Mäkipää R., Laiho R., Sarkkola S., Laurén A. 240
The ecological aspects and profitability of uneven-aged management on peatland forest sites: designing the model

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА И ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ

Абакумов А.И.

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
abakumov@dvo.ru

Аннотация: Видовой состав фитопланктона определяет качество функционирования нижних трофических уровней водной экосистемы, первичную продукцию и биопродуктивность экосистемы в целом. На модельном уровне рассматриваются закономерности формирования видового состава в фитопланктонном сообществе. Эти закономерности тесно связаны с принципом конкурентного исключения для общей модели многовидового сообщества.

1. Введение

Состояние и жизнедеятельность фитопланктона относится к основным характеристикам водной экосистемы. Фитопланктон является основой жизни в море, океане. Фотосинтез фитопланктона имеет важное значение для поддержания климата планеты и, в свою очередь, климат оказывает существенное влияние на структурно-функциональные показатели морского фотоавтотрофного звена (Falkowski, 2007). Видовой состав фитопланктонного сообщества чрезвычайно динамичен, зависит от условий внешней среды и, в свою очередь, определяет количественные и качественные характеристики фитопланктона. Для понимания закономерностей его формирования применяется принцип конкурентного исключения (ПКИ). Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе) постулирует невозможность длительного сосуществования видов, если их число превосходит число плотностнозависимых контролирующих рост факторов (факторов регуляции).

2. Объекты и методы

Для описания динамики сообщества, его видового состава, используется общая модель в виде (Абросов, Боголюбов, 1988):

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(\mu_i(A) - D), \quad \frac{dA_j}{dt} = \left(A_j^0 - A_j\right)D + \sum_{i=1}^{m} a_{ij} f_{ij}(A) x_i, \; i = 1,\dots,m, j = 1,\dots,n.$$

Здесь x_i – плотность i-й популяции; A_i^0, A_i – концентрации или уровни влияния j-го фактора; D – обратное время протока среды в области обитания сообщества, $\mu_i(A)$ – удельная скорость роста i-й популяции, A = (A_1, …, A_m) – вектор уровней влияния факторов, a_{ij} – коэффициент трансформации j-го фактора i-й популяцией. Функция $f_{ij}(A)$ описывает удельную скорость трансформации факторов. Важным случаем является ситуация, когда $f_{ij}(A) = \mu_i(A)$ (Дегерменджи,1981).

Модель Друпа (Droop, 1974), учитывающую внутриклеточное содержание питательных веществ, можно рассматривать как модификацию общей модели. Модель Друпа эффективна при изучении видовой структуры сообществ, в том числе фитопланктонных.

3. Результаты и обсуждение

Южное отделение Института океанологии РАН проводит работы по анализу структуры и динамике фитопланктонных сообществ в северо-восточной части Черного моря (Silkin et al., 2016). Автор участвовал в этих работах в части моделирования и модельной обработки данных, применялась модель Друпа. Состав доминирующих видов оказался весьма динамичным, зависящим от сезона и состава питательных веществ. Рассматривался весенне-летний период, питательные вещества объединялись в две группы: на основе азота и на основе фосфора. В соответствии с ПКИ через несколько недель число видов с заметно отличной от нуля плотностью биомассы в модели не превышало числа выделенных типов

взаимно независимых питательных веществ (факторов регуляции). Модельные исследования обеспечивались и подтверждались натурными измерениями и лабораторными экспериментами.

Вместе с тем, ПКИ в общем случае не выполняется в природных сообществах, одним из ярких примеров служит «парадокс планктона» (Hutchinson, 1961). Существуют разные объяснения этого и других подобных фактов. Известны теоретические результаты для указанной выше общей модели сообщества о нарушении ПКИ при двух и более факторах (Дегерменджи, 1981). До недавнего времени оставался открытым вопрос о выполнении ПКИ при одном факторе регуляции. Нам удалось доказать, что при естественных и достаточно общих предположениях в общей модели сообщества ПКИ при одном факторе регуляции, тем не менее, выполняется (Degermendzhi, Abakumov, 2018).

4. Выводы

Значение и применимость принципа конкурентного исключения являются давним и до сих пор актуальным предметом дискуссий. Значение ПКИ велико при планировании и реализации различных экспериментов по культивированию бактериальных культур и сообществ более сложной структуры. Такие работы направлены на создание искусственных биосистем с требуемыми свойствами. В то же время в природных сообществах выяснение закономерностей построения видовой структуры также требует учета эффектов ПКИ.

В нашем случае просмотрена связь экспериментальных данных о видовой структуре фитопланктонного сообщества в море с теоретическими результатами о факторах регуляции такого сообщества. Получен новый теоретический результат о выполнении ПКИ при одном факторе регуляции.

Исследование частично поддержано грантом Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18–01–00213.

Литература

Абросов Н.С., Боголюбов А.А. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 327 с.

Дегерменджи А.Г. Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1981. 106 с.

Degermendzhi A. G., Abakumov A. I. The Principle of Competitive Exception in a Two-Species Community with One Metabolic Regulation Factor // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2018. V. 480. Is. 1. P. 149-151. DOI: 10.1134/S1607672918030055.

Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1974. V.54. P. 825-855.

Falkowski P. G., M. J. Oliver. Mix and match: how climate selects phytoplankton // Nature Reviews Microbiology. 2007. V. 5. P. 813–819. DOI: 10.1038/nrmicro1751.

Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // The American Naturalist. 1961. V. XCV. No. 882. P. 137-145.

Silkin V. A., Abakumov A. I., Pautova L. A., Pakhomova S. V., Lifanchuk A. V. Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea // Aquatic Ecology. 2016. V. 50. Is. 2. P. 221-234. DOI: 10.1007/s10452-016-9570-7.

АНАЛИЗ МОНИТОРИНГА ЭКОСИСТЕМЫ НАРОЧАНСКИХ ОЗЁР: ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ДИНАМИКОЙ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА И ТРОФИЧЕСКИМ СТАТУСОМ ВОДОЁМА

Адамович Б.В.[1], Медвинский А.Б.[2], Никитина Л.В.[1], Радчикова Н.П.[3], Михеева Т.М.[1], Ковалевская Р.З.[1], Верес Ю.К.[1], Чакраборти А.[4], Русаков А.В.[2], Нуриева Н.И.[2], Жукова Т.В.[1]

[1]*Белорусский государственный университет, Минск, Белоруссия*
belaqualab@gmail.com
[2]*ИТЭБ РАН, Пущино, Россия*
medvinsky@iteb.ru
[3]*РНИМУ имени Н.И. Пирогова, Москва, Россия*
nataly.radchikova@gmail.com
[4]*Школа математики, статистики и вычислительных наук, Раджастхан, Индия*
amitc.envsc@yahoo.com

Аннотация: Рост индекса трофического состояния TSI_{Chl} в цепи озеро Нарочь-озеро Мястро-озеро Баторино сопровождается линейным увеличением плотности бактериопланктона, несмотря на то, что такой рост отсутствует в каждом из озёр.

Нарочанские озёра – система связанных озер с различным трофическим статусом, расположенных в республике Беларусь. Мониторинг гидроэкологических параметров в Нарочанских озёрах проводится с 1978 года. За это время интенсивность биогенной нагрузки на озёра значительно уменьшилась, а экосистемы озёр подверглись инвазии моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* (Остапеня и др., 1993, 1994, 1994а). Эти изменения привели к снижению трофности во всех трёх озёрах (Адамович и др., 2016). Стабилизация биологических и гидрохимических характеристик этих водоемов наступила в середине 1990-х годов (Остапеня и др., 2012; Адамович и др., 2015; Жукова и др., 2017).

Для количественной оценки трофического статуса водоёмов используют трофический индекс, концепция которого была разработана Карлсоном в 1977 г. (Carlson, 1977). Индекс Карлсона используется в трёх вариантах: индекс, рассчитанный по прозрачности воды по диску Секки, TSI, индекс Карлсона, рассчитанный по концентрации хлорофилла а, TSI_{Chl} и трофический индекс, рассчитанный по концентрации растворенного фосфора, TSI_{TP}. Среди этих индексов TSI_{Chl} является, по-видимому, наиболее адекватным для Нарочанских озёр, поскольку непосредственно сопоставляется с фактором, который влияет на продуктивность водоёма. TSI_{Chl} был рассчитан по формуле 1 (Адамович и др., 2016).

$$TSI_{Chl} = 9.7552 \ln(Chla) + 30.913 \quad (1)$$

В работе представлены результаты статистического анализа данных, полученных в ходе мониторинга Нарочанских озёр в условиях стабилизации, т.е. в 1995-2015 гг. Плотность ($\times 10^9$ кл.·л$^{-1}$) и биомасса (мг·л$^{-1}$) бактериопланктона принимают значения 4,650 ± 1,714 и 0,854 ± 0,491 для озера Баторино; 3,015 ± 1,296 и 0,399 ± 0,368 для озера Мястро; 1,865 ± 0,759 и 0,229 ± 0,120 для малого плёса озера Нарочь и 1,822 ± 0,863 и 0,232 ± 0,136 для большого плёса озера Нарочь. Таким образом, плотность и биомасса бактериопланктона значительно различаются между озёрами. Обилие бактериопланктона достигает максимального значения в июле в малом плёсе оз. Нарочь и в августе в большом плёсе оз. Нарочь, оз. Мястро и оз. Баторино. Температура воды в озёрах в течение сезона имеет схожую динамику.

Основной результат данной работы состоит в том, что рост индекса трофического состояния TSI_{Chl} в цепи озёр Нарочь-Мястро-Баторино сопровождается линейным увеличением численности бактериопланктона (рисунок 1). Линейный рост плотности бактериопланктона с увеличением TSI_{Chl} имеет место, несмотря на то, что такой рост отсутствует в каждом из озёр (рисунок 1). Помимо трофического индекса такие корреляции

обнаружены для общего и аммонийного азота, общего фосфора, хлорофилла *a* и температуры. Все эти факторы оказывают влияние на трофический статус водоёма за счёт влияния на обилие фитопланктона. Кроме того показано, что колебания обилия бактериопланктона статистически значимо синхронизированы по фазе с колебаниями температуры воды (Medvinsky et al., 2017).

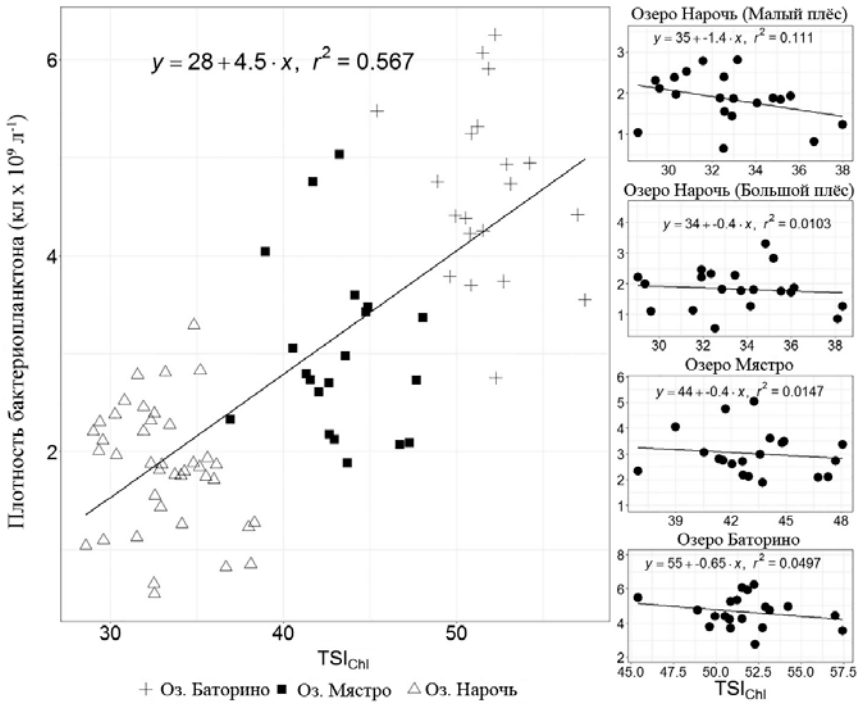


Рисунок 1 – Связь между годовыми значениями индекса трофического состояния (TSI_{Chl}) и обилием бактериопланктона в Нарочанских озёрах (слева) и на каждой из пробоотборных станций (справа) за период с 1995 по 2015 гг.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-04-00048 а.

Литература

Адамович Б.В., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Лукьянова Е.В. Многолетние изменения индекса трофического состояния Нарочанских озер и его связь с основными гидроэкологическими параметрами. // Водные ресурсы, 2016, Т. 43, № 5, С. 535-543.

Адамович Б.В., Ковалевская Р.З., Радчикова Н.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах. // Биофизика. 2015. Т. 60. № 4. С. 769-776.

Жукова Т.В., Радчикова Н.П., Михеева Т.М., Лукьянова Е.В., Ковалевская Р.З., Верес Ю.К., Медвинский А.Б., Адамович Б.В. (2017) Многолетняя динамика взвешенного вещества Нарочанских озер: тренд или интервенция. Биология внутренних вод. № 3, С.7-16.

Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Макаревич Т.А., Жукова А.А. и др. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований. // Труды БГУ 2012. Т. 7, часть 1. С. 135-148.

Остапеня А.П., Ковалев А.А., Жукова Т.В., Михеева Т.М. и др. Экологический паспорт озера Нарочь. // Минск, Экомир Пресс. 1993. 95 с

Остапеня А.П., Ковалев А.А., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Жукова Т.В. и др. Экологический паспорт озера Мястро. // Минск, Экомир Пресс. 1994. 44 с.

Остапеня А.П., Ковалев А.А., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Жукова Т.В. и др. Экологический паспорт озера Баторино. // Минск, Экомир Пресс. 1994а, 43 с.

Carlson R.E. A trophic state index for lakes // Limnol. Oceanogr., 1977, V. 11, P. 361–369.

ИЕРАРХИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДЛЯ РАСЧЕТНОЙ ОЦЕНКИ ТЕМПЕРАТУРОПРОВОДНОСТИ ПОЧВ С ПРИМЕНЕНИЕМ ГРУППИРОВКИ ПО ТЕКСТУРЕ

Архангельская Т.А.

МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
arhangelskaia@gmail.com

Абстракт. Обсуждаются алгоритмы расчета температуропроводности почв при различной влажности, основанные на экспериментальных данных для 77 образцов почв от рыхлых песков до средних глин. Сравниваются модели, различающиеся объемом запрашиваемых входных данных: от названия текстурного класса до набора «текстура + плотность + углерод». Показано, что группировка почв по текстуре улучшает точность работы моделей.

1. Введение

Модели температуропроводности или теплопроводности почв являются необходимым блоком более крупных моделей, которые описывают обмен потоками воды и энергии между почвой и атмосферой и, в свою очередь, бывают встроены в еще более крупные междисциплинарные продукционные и климатические модели. Большинство современных моделей тепловых свойств почв построены с использованием относительно небольшого объема экспериментальных данных, имеют региональный характер и обладают невысокой точностью, что убеждает в актуальности проведения дальнейших исследований в данном направлении.

2. Объекты и методы

Использовали экспериментальные зависимости температуропроводности от влажности, полученные для 77 образцов песчаных, суглинистых и глинистых почв Европейской части России. Плотность образцов из использованной выборки менялась от 0.86 до 1.82 г/см^3, содержание углерода – от 0.1 до 6.5%, содержание физической глины – от 1 до 76%, температуропроводность – от 0.77×10^{-7} м^2/с до 10.09×10^{-7} м^2/с.

При построении моделей применяли метод группировки (Pachepsky, Rawls, 1999). Группировку почв проводили по текстурным классам аналогично тому принципу, который используется в компьютерной программе ROSETTA (Schaap et al., 2001). Разбиение имеющихся данных по текстурным классам проводили, используя два варианта группировки. В первом варианте использовали российские гранулометрические показатели, во втором – текстурные классы USDA. Для российских показателей пока получены лишь формулы для расчета температуропроводности исходя из названия почв по грансоставу; на основе текстурных показателей USDA сделан полный набор иерархических моделей.

Для каждого образца рассчитывали параметры зависимости температуропроводности от влажности, аппроксимируя экспериментальные точки предложенной ранее четырехпараметрической функцией (Архангельская, 2009):

$$\kappa = \kappa_0 + a\exp\left[-0.5\left(\frac{\ln\left(\frac{\theta}{\theta_0}\right)}{b}\right)^2\right], \qquad (1)$$

где κ_0 – минимальная температуропроводность почвы; κ_0+a – максимальная температуропроводность, θ_0 и b – параметры формы кривой.

На втором шаге строили регрессионные соотношения, позволяющие рассчитывать параметры функции (1) по данным об основных свойствах почвы. Кроме того, получали параметры средних зависимостей температуропроводности от влажности для каждого из выделенных текстурных классов, используя все экспериментальные точки, относящиеся к этому классу. Точность работы моделей оценивали с помощью индекса согласия Уиллмотта (Willmott et al., 2012).

3. Результаты

Получены параметры средних зависимостей температуропроводности от влажности для восьми текстурных классов по классификации Долгова (1966), включающих песок рыхлый, песок связный, супесь, суглинок легкий, суглинок средний, суглинок тяжелый, глину легкую, глину среднюю. При использовании предложенной параметризации для расчетной оценки температуропроводности почвы требуется знать лишь название почвы по гранулометрическому составу и влажность.

Кроме того, построена иерархическая серия регрессионных моделей с использованием текстурных показателей USDA (Arkhangelskaya, Lukyashchenko, 2018). При использовании этих моделей в качестве входных данных допустимо использовать (1) название текстурного класса, (2) содержание песка (*Sand*), пыли (*Silt*) и ила (*Clay*), (3) содержание песка, пыли, ила (*SSC*) и органического углерода, (3а) *SSC* и плотность почвы, (4) *SSC*, плотность почвы и содержание органического углерода. Оказалось, что группировка по текстуре улучшает точность расчетных оценок температуропроводности, углерод является лучшим предиктором, чем плотность, а при наличии данных и по углероду, и по плотности следует использовать лишь данные по углероду: плотность оказывается излишней. Данные по содержанию песка, пыли и ила – это лучше, чем название текстурного класса, но можно обойтись и только названием без существенной потери точности.

На основе построенных моделей создан свободно распространяемый программный пакет, позволяющий рассчитывать тепловые свойства почв по имеющимся данным, выбирая при этом разные варианты объема используемой входной информации (Arkhangelskaya et al., 2018).

Работа осуществлена при поддержке РФФИ (проект № 19-04-01298).

Литература

Архангельская Т.А. Параметризация и математическое моделирование зависимости температуропроводности почвы от влажности // Почвоведение. 2009. № 2. С. 178–188.

Arkhangelskaya T., Lukyashchenko K. Estimating soil thermal diffusivity at different water contents from easily available data on soil texture, bulk density, and organic carbon content // Biosystems Engineering. 2018. V. 168. P. 83–95.

Arkhangelskaya T., Topaj A., Zakharova E. THERMAS: the free software to estimate soil thermal properties at any water content from available data on texture, organic carbon content, and bulk density // 2nd ISMC Conference: New Perspectives on Soil Models. Book of Abstracts. Wageningen University, Wageningen, the Netherlands, November 5–7, 2018. P. 89.

Долгов С.И., ред. (1966) Агрофизические методы исследования почв. М.: Наука. 259.

Pachepsky Ya.A., Rawls W.J. Accuracy and reliability of pedotransfer functions as affected by grouping soils // Soil Science Society of America Journal. 1999. V. 63. P. 1748–1757.

Schaap M.G., Leij F.J., van Genuchten M.Th. ROSETTA: a computer program for estimating soil hydraulic parameters with hierarchical pedotransfer functions // Journal of Hydrology. 2001. V. 251. P. 163–176.

Willmott C.J., Robeson S.M., Matsuura K. A refined index of model performance // International Journal of Climatology. 2012. V. 32. P. 2088–2094.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИСТОЧНИКА И ВРЕМЕНИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И БИОЛОГИЧЕСКИХ СУБСТРАТОВ ЧЕЛОВЕКА ПЕСТИЦИДОМ ДДТ В РЕГИОНАХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Башкин В.Н.[1], Галиулин Р.В.[2]

[1] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН ФГБУН ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*
vladimirbashkin@yandex.ru
[2] *Институт фундаментальных проблем биологии РАН ФГБУН ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*
rauf-galiulin@rambler.ru

Аннотация: представлено ситуационное моделирование источника и времени загрязнения основных компонентов окружающей среды (почвы и воды) и биологических субстратов человека (крови и грудного молока) стойким хлорорганическим пестицидом ДДТ в регионах Крайнего Севера.

1. Введение

Как известно, хлорорганический пестицид ДДТ ((дихлордифенилтрихлорметилметан, $(ClC_6H_4)_2CHCCl_3$)) интенсивно применялся в прошлом, на территории бывшего СССР, в виде различных препаратов (дустов, смачивающегося порошка и концентратов) для борьбы с вредными насекомыми в сельском хозяйстве и здравоохранении. В настоящее время ДДТ официально запрещен для использования из-за его чрезвычайной стойкости в окружающей среде, приводящей к загрязнению пищевых цепей, а, следовательно, попаданию в организм человека. При этом опасность поступления ДДТ в организм человека заключается в повышении частоты злокачественных новообразований, спонтанных абортов, мертворождений, врожденных уродств и других патологий. Ныне ДДТ обнаруживается в речных водах различных регионов страны, что может быть связано с его поступлением из точечных источников, под которыми подразумеваются шламонакопители химических предприятий, производивших данное вещество в прошлом, а также склады и могильники с устаревшими и списанными препаратами ДДТ, находящиеся в неудовлетворительном состоянии. Акцентирование внимания на загрязнении окружающей среды и биологических субстратов человека ДДТ в регионах Крайнего Севера связано с тем, что анализ литературных данных за последние годы показывает наличие данного пестицида в речных водах Архангельской и Тюменской областей (Ямало-Ненецкого автономного округа), а также в крови и грудном молоке жителей Мурманской области, Ненецкого и Чукотского автономных округов.

Задача данной работы состояла в ситуационном моделировании источника и времени загрязнения основных компонентов окружающей среды (почвы и воды) и биологических субстратов человека (крови и грудного молока) пестицидом ДДТ, используя специальные показатели - предельно допустимая концентрация (ПДК) вещества в почве и воде, а также различные соотношения ДДТ и его основных метаболитов - ДДЭ ((дихлордифенилдихлорэтилен, $(ClC_6H_4)_2C=CCl_2$)) и ДДД ((дихлордифенилдихлорметилметан, $(ClC_6H_4)_2CHCHCl_2$)).

2. Ситуационное моделирование источника и времени загрязнения почвы и воды, крови и грудного молока пестицидом ДДТ в регионах Крайнего Севера

Для решения поставленной задачи, первоначально в исследуемых регионах отбирают репрезентативные, представительные пробы почвы и/или воды, крови и/или грудного молока и анализируют их на содержание ДДТ и его основных метаболитов – ДДЭ и ДДД хромато-масс-спектрометрическим методом. Далее полученные аналитические данные подвергают

статистической обработке, а затем путем сопоставительного анализа их содержания с ПДК и соотношений содержаний ДДТ с ДДЭ и ДДД, делают следующие выводы по возможным экотоксикологическим ситуациям в исследуемых регионах:

1) если содержание ДДТ в почве и/или воде выше ПДК (100 мкг/кг и/или 100 мкг/л), то мы имеем точечный источник загрязнения этих сред; здесь ПДК ДДТ для почвы установлен по транслокационному лимитирующему показателю вредности, характеризующему процесс миграции вещества из почвы в культурные растения, используемые в качестве продукта питания или фуража, и накопление его в фитомассе; в то время как ПДК ДДТ для воды установлен по санитарно-токсикологическому лимитирующему показателю вредности, характеризующему эффект действия вещества при поступлении в организм с питьевой водой;

2) если содержание ДДТ в почве и/или воде ниже ПДК, то имеем диффузный (рассеянный) источник загрязнения, т.е. территорию, где вещество находится в почве рассредоточенном состоянии и мигрирует в воду поверхностным или внутрипочвенным стоком;

3) если в почве и/или воде, крови и/или грудном молоке отмечается наличие ДДТ и его метаболитов ДДЭ и ДДД, и при этом их количественное содержание удовлетворяет соотношениям [ДДТ/(ДДЭ+ДДД)] > 1, [ДДТ/ДДЭ] > 1 или определяется только ДДТ, то интервал времени с момента загрязнения составляет менее 1 года;

4) если в почве и/или воде, крови и/или грудном молоке отмечается наличие ДДТ и его метаболитов ДДЭ и ДДД, и при этом их количественное содержание удовлетворяет соотношениям [ДДТ/(ДДЭ+ДДД)] < 1, [ДДТ/ДДЭ] < 1, то интервал времени с момента загрязнения превышает 1 год.

Способ позволяет корректно идентифицировать источник и время загрязнения почвы и/или воды, крови и/или грудного молока пестицидом ДДТ, что является основанием для принятия профилактических и ремедиационных мер по максимально возможному снижению загрязнения окружающей среды и негативного воздействия ДДТ на организм человека. К числу профилактических и ремедиационных мер, способствующих снижению риска загрязнения почвы и воды, крови и грудного молока ДДТ можно отнести следующие:

а) запрещение выпаса домашнего скота вблизи территорий складов и могильников с препаратами ДДТ;

б) проведение экспертизы технического состояния шламонакопителей предприятий по производству в прошлом ДДТ, а также складов и могильников с его препаратами, а при необходимости провести их реконструкцию;

в) осуществление обезвреживания препаратов ДДТ в шламонакопителях с помощью извести или сильных щелочей, приводящего на первой стадии к образованию его метаболита ДДЭ, описываемому следующей реакцией: $2(ClC_6H_4)_2CHCCl_3 + Ca(OH)_2 \rightarrow 2(ClC_6H_4)_2C{=}CCl_2 + CaCl_2 + 2H_2O$;

г) обеспечение ремедиации почв вблизи территорий складов и могильников с препаратами ДДТ с помощью микроорганизмов с высокой деструкционной способностью по отношению к данному веществу;

д) проведение систематического гигиенического контроля за содержанием ДДТ в речной воде и оперативное оповещение местного населения об экстремальной экотоксикологической ситуации в условиях использования этой воды для питьевых целей;

е) очистка речных вод, используемых для питьевых целей, биосорбционным методом с применением активного угля и мембранным разделением, что обеспечивает практически полное удаление ДДТ из воды.

Работа выполнена в рамках темы Миннауки РФ "Физико-химические и биогеохимические процессы в антропогенно загрязненных почвах", № АААА-А18-118013190180-9.

АГЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ КАБАНА (*SUS SCROFA*).

Белотелов Н.В.[1], Коноваленко И.А.[2], Назарова В.М.[3], Зайцев В.А.[4]

[1]*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Российской академии наук Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» РАН, Москва, Россия*
belotel@mail.ru
[2]*ФГАОУ ВПО Московский физико-технический институт (государственный университет), Долгопрудный, Россия*
alatkon@yandex.ru
[3]*ФГБОУ ВО Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана (национальный исследовательский университет), Москва, Россия*
barbarellan@mail.ru
[4]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН, Москва, Россия*
zvit09@mail.ru

Аннотация: В работе описывается агентная модель популяции, основывающаяся на многолетних наблюдениях за популяцией кабана в природе и в вольере ИПЭЭ РАН. Подробно описывается динамическая структура семейства, состоящая из самца, нескольких самок и кабанят. Основными параметрами модели являются энергетический баланс особей, а также совокупность правил, описывающих пространственно-временное взаимодействие между особями. Целью моделирования является изучение особенностей пространственно-временной динамики популяции.

Ареал обитания моделируемой популяции, на котором произрастает ресурс, является прямоугольной целочисленной решёткой. Считается, что количество ресурса в каждой точке ограничено предельным значением H. При его уменьшении за счет выедания особями популяции с постоянной скоростью за такт K ресурс восстанавливается до предельного значения. Уравнения роста ресурса имеют вид:

$$m_{t+1}^{i,j} = \min \begin{cases} m_t^{i,j} + K^{i,j} - \tilde{\theta}_t^{i,j} \\ H - \tilde{\theta}_t^{i,j} \end{cases}$$

, где $m_t^{i,j}$ – количество ресурса в точке (i, j) в момент времени t, а $\tilde{\theta}_t^{i,j}$ – доля изъятия ресурса, если в точке (i, j) в данный момент есть особи.

В ареале находится некоторое множество подвижных особей. Каждая особь описывается следующим вектором состояния в момент времени t: координатами в ареале (i, j), возрастом τ, массой n_t^{τ}, а также набором определенных параметров (групповых и индивидуальных) физиологического состояния, поведения и др. В базовую модель (Белотелов и др., 2016, 2018), были введены параметры объектов, соотносящиеся с установленными в натурных исследованиях. Для дальнейшего развития модели выбран кабан, изучаемый нами в Европейской России и на Дальнем Востоке (Зайцев, 1992, 1995, 1996 и др.; Зайцев и др., 2013; и др.), имеющий пространственно-социальную структуру, сочетающую в разных условиях индивидуальный или групповой образ жизни, оседлость и миграции. Особи–агенты наделяются параметрами, связанными с их: а) физиологическим состоянием, обычно реализуемым через массу и условные энергетические показатели в каждый период жизненного цикла и в разных ситуациях; б) свойствами перемещений, унифицированных и специфических при поиске разных объектов, пищи (расстояний сенсорного обнаружения и др.), достижении целей-ориентиров в разном пространственном масштабе; б) пространственной и социальной структурой группировок разного уровня организации. Используется принцип иерархической организации поведения (Tinbergen, 1952 etc.). Мы используем данные, полученные методом инструментального тропления в

Центральной России и на Дальнем Востоке. Характерная пространственная структура населения кабана определенного местообитания представлена на рисунке 1.

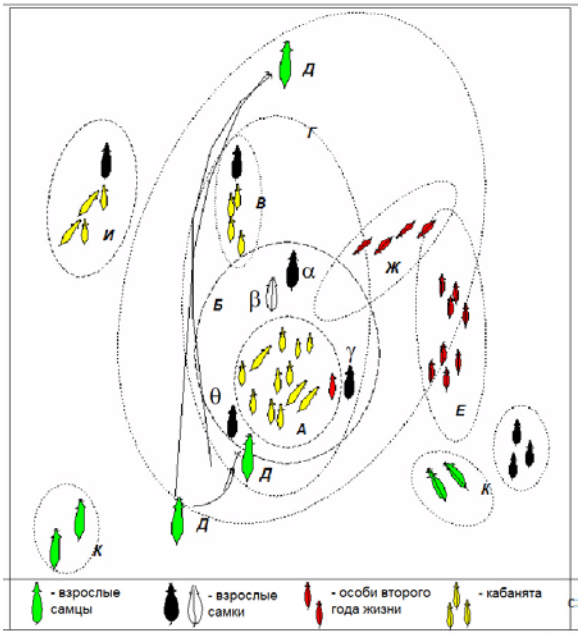


Рисунок 1 – Пространственно-социальная организация населения кабана в обычных условиях

Репродуктивное ядро представлено группой свиней с кабанятами (***А+Б***), выводком кабанят со свиньей, временно отделившейся от основной группы, например, в ситуации разведки (***В***), отдельным выводком кабанят со свиньей (***И***); кабанята обычно собираются в особую подгруппу, в которой формируются несколько линий иерархии (игровая и др.), связи на основе парных контактов, приводящие к образованию сплоченных синхронных групп (обычна параллельная синхронизация), однако, происходит сегрегация особей по признакам пола (подгруппы, затем группы самцов и самок); среди особей второго года жизни выделяется группа, обычно входящая в состав репродуктивного ядра (***Ж***) и группа, редко вступающая или почти не вступающая в прямые контакты с союзом (***Е***); взрослый самец (***Д***) также эпизодически покидает группу, как и группы более молодых самцов (***К***) и самок перемещается отдельно; греческими буквами показаны ранги свиней союза, установленные при визуальных наблюдениях; пространственный порядок в репродуктивном ядре может меняться в разных ситуациях.

Для такой структуры отдельно моделируются пространственное движение кабанят, самок и самцов, после чего учитывается их взаимное пространственное взаимодействие. Для учета реальных демографических процессов годовой цикл в модель разбивается на четыре периода, которым соответствует своя пространственно-временная динамика.

Отдельно моделируется процесс формирования новых групп кабанов, которые формируются вследствие взросления выводка. Схематично этот процесс представлен на рисунке 2.

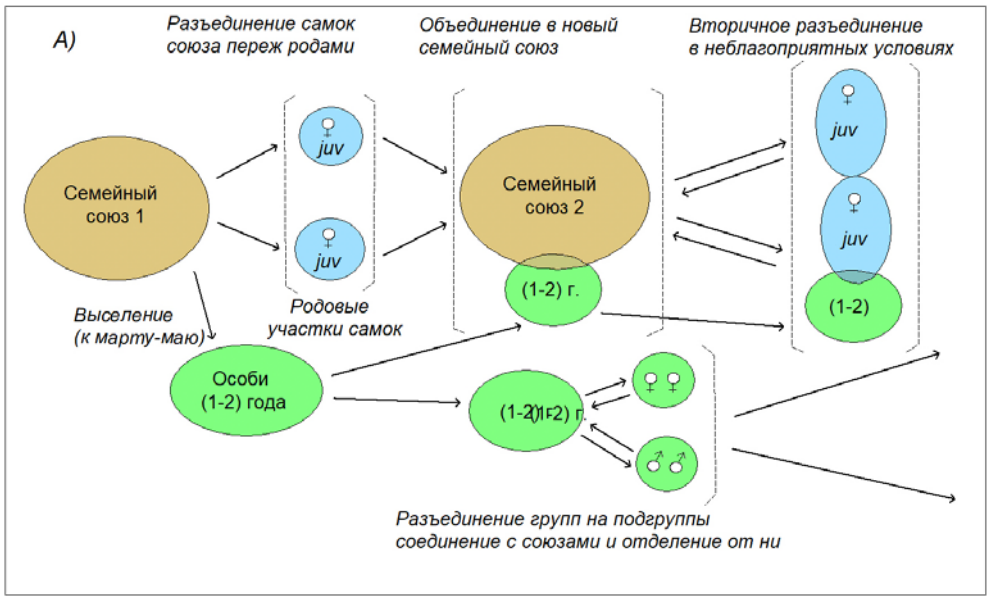


Рисунок 2 – Основные изменения структуры репродуктивного ядра населения кабана в течение года

Формирование союза 2 из части членов (свиней) союза 1 относится к постоянным изменениям структуры, что дополняется эпизодическими изменениями, связанными с разъединением союзов в неблагоприятных условиях (бескормица, преследование) и вновь их воссоединением; часть особей второго года жизни может присоединяться к репродуктивному ядру, часть имеет с ним более редкие контакты

Модель реализована в среде MatLab. Проводится её верификация и идентификация.

Литература

Белотелов Н. В., Коноваленко И. А. Моделирование влияния подвижности особей на пространственно-временную динамику популяции на основе компьютерной модели // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8, № 2. С. 298–305/

Белотелов Н.В., Коноваленко И.А., Назарова В.М., Зайцев В.А. Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели «ресурс–потребитель» // Компьютерные исследования и моделирование. 2018. Т. 10. № 6 С. 833–850.

Зайцев В. А. Синхронизация поведения и индивидуальные дистанции в группах кабанов (Sus scrofa L.) // Журн. общей биологии. 1992. Т. 53, № 2. С. 243–257.

Зайцев В. А. Иерархические отношения и поведение кабанов (Sus scrofa L.; Mammalia) в конфликтных ситуациях // Бюллетень Московского общ-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1995. Т. 100. Вып. 4. С. 16–29/

Зайцев В.А. Иерархические отношения между группами кабанов (Sus scrofa L.; Mammalia) и связь иерархии и агрессивного поведения с численностью группы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 1996. Т. 101, Bblll. 6. С. 15 – 28.

Зайцев В. А. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (Alces alces L.) и других зверей (Mammallia) // Журн. общей биол. 2002. Т. 63, № 4. С. 335–350

Зайцев В.А., Середкин И.В., Петруненко Ю.К. 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133. Вып. 6. С. 594–609.

Майнхардт Х. Моя жизнь среди кабанов. М.1978.

Царев С.А. Кабан. Социальное и территориальное поведение. // Охотничьи ресурсы России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). Вып. 3. М.: Центроохотконтроль. Ред. Дорофеева Е.С. 2000. 114 с.

Maynhardt H. Vier Jahre unter Wildschweinen. Schwarzwild-report. Melsungen, Berlin, Dfsel, Wien: Verlag Neumann-Neudamm. 1981. 207 s.

Spitz F. General model of the spatial and social organization of the Wild Boars (Sus scrofa L.) // Ongulés / Ungulates 91. Proc. Intern. Symp. Paris–Toulouse: S.F.E.P.M.-I.R.G.M., 1992. P. 385–389.

Tindergen N. The Study of Instinct. Oxford: Clarendon Press. 1952. 228 p/

ДИНАМИКА СИСТЕМЫ ПАСТБИЩЕ-СКОТОВОДСТВО С ЗАВИСИМЫМ ОТ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ОТЛОВОМ И ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДОЙ

Bergland H.[1], Wyller J.[2], Бурлаков Е.[3,4]

[1]*The Arctic University of Norway, Harstad, Norway*
harald.bergland@uit.no
[2]*Norwegian University of Life Sciences, Ås, Norway*
john.wyller@nmbu.no
[3]*Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*
[4]*Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина, Тамбов, Россия*
eb_@bk.ru

Аннотация: исследуется взаимодействие пастбищ и скота при помощи модели хищник-жертва с отловом хищников, представленным сигмоидальной функцией плотности популяции скота. Предлагаемая модель также учитывает эффекты деградации кормовых ресурсов с течением времени и сезонные колебания доступности корма. Определяются необходимые биологические условия и условия отлова для существования различных равновесных состояний рассматриваемой модели.

1. Введение

Эффективное управление пастбищно-животноводческими ресурсами является важной социальной и экономической задачей во многих регионах. Одним из примеров является оленеводство в северной части Норвегии – Финнмарк, считающееся краеугольным камнем культуры и экономики народности саамов. Полуодомашненные олени в Финнмарк питаются различными видами корма в разных местах обитания в зависимости от сезона. Весной животные мигрируют из внутренних континентальных частей в прибрежные районы, где проводят летние месяцы. В летнее время рацион оленей представлен большим разнообразием растений, таких как свежие травы, побеги и ветки сосны, ивы, березы, листья, побеги камыша. В зимний же сезон еда становится дефицитной и состоит в основном из лишайников.

В последние тридцать лет регулярно появлялись сообщения об истощении растительных ресурсов в различных частях Финнмарк. В качестве причины местными властями был определен «перевыпас». В ответ правительство призвало к значительному сокращению числа оленей (Benjaminsen и др., 2015). Объяснения чрезмерного выпаса скота со ссылкой на некооперативное поведение скотоводческих сообществ и хозяйств и отсутствие соответствующих институтов управления были поддержаны экономистами (Johannesen, 2014; Skonhoft & Johannesen, 2000). Биоэкономическое исследование системы пастбище-скотоводство проводилось с использованием сравнительного статического подхода, то есть ограничения анализа сравнением различных равновесных решений соответствующих динамических моделей (Johannesen, 2014; Johannesen & Skonhoft, 2009, 2011; Riseth & Vatn, 2009; Skonhoft, 1999; Skonhoft & Johannesen, 2000). В этих работах изучался отлов оленей в условиях равномерного доступа к кормовым ресурсам, а также обсуждались различные правила отлова. Тем не менее, работая исключительно с состояниями равновесия, авторы не учитывали динамические свойства системы, такие как, например, характеристики устойчивости положения равновесия. В приведенных исследованиях для описания отлова животных авторами рассматривались «упрощенные» функции, являющиеся либо константами, либо кусочно-линейными функциями.

2. Математическая модель

В настоящей работе предлагается моделировать отлов домашнего скота функцией сигмоидальной формы, более адекватно отражающей реальные характеристики

соответствующего процесса (см., например, Li и др., 2016). Модель также учитывает эффект деградации кормовых ресурсов с течением времени, вызванный, например, внешним вмешательством или экологическими факторами, и эффект сезонного колебания доступности кормов. Таким образом, система пастбище-скотоводство исследуется при помощи следующей двумерной динамической системы:

$$\dot{x}(t) = x(t)(1 - x / K(t)) - bx(t)y(t), \quad (1)$$

$$\dot{y}(t) = q(t)bx(t)y(t) - my(t) - H(y(t)). \quad (2)$$

Здесь x и y – плотности популяций растительной биомассы и домашнего скота, соответственно; $K(t) = k + (k_0 - k)e^{-rt}$ – функция, определяющая емкость экологической ниши (k_0, k – ее начальный уровень и уровень стабилизации, соответственно); коэффициент b отражает скорость потребления растительной биомассы животными; функция $q(t) = q_0(1 + \varepsilon \sin(ct))$ определяет эффективность потребления растительного корма животными (q_0 – ее среднее значение, ε, c – амплитуда и частота сезонных колебаний доступности корма, соответственно); m – коэффициент смертности в популяции домашнего скота; H – функция, моделирующая отлов животных, имеющая форму сигмоиды и удовлетворяющая условию $H(0)=0$.

3. Результаты

По итогам проведенного анализа динамики модели (1, 2), ее положений равновесия и их устойчивости можно выделить следующие основные результаты:

1. В зависимости от биологических условий система может иметь до трех состояний равновесия, устойчивость которых также определяется параметрами системы.
2. Ухудшение кормовых ресурсов с течением времени вызывает уменьшение численности травоядных и плотности растительной биомассы.
3. Сезонное периодическое изменение эффективности потребления растительной биомассы приводит к колебаниям, по большей части, в плотности популяции травоядных животных, наложенных на общее поведение «невозмущенной» системы (случай $\varepsilon = 0$).

Литература

Benjaminsen T.A., Sara M.N., Sjaastad E. The myth about overgrazing in Finnmark (myten om overbeiting pe Finnmarksvidda) // Sami reindeer herding – Norwegian myths (Samisk reindrift – norske myter). Eds. Benjaminsen T. A., Eira I., Sara M. Bergen: Fagbokforlaget, 2015. P. 177–183.

Johannesen A.B. Sami reindeer herding (samisk reindrift) // The economics of natural resources (Naturressursenes Økonomi). Eds. Fleten G., Skonhoft A. Oslo: Gyldendal Akademisk, 2014. P. 272–303.

Johannesen A.B., Skonhoft A. Local common property exploitation with rewards // Land Economics. 2009. V. 85. № 4. P. 637–654.

Johannesen A.B., Skonhoft A. Livestock as insurance and social status: Evidence from reindeer herding in Norway // Environmental and Resource Economics. 2011. V. 48. № 4. P. 679–694.

Riseth J.Å., Vatn A. Modernization and pasture degradation: A comparative study of two sami reindeer pasture regions in Norway // Land Economics. 2009. V. 85. № 1. P. 87–106.

Skonhoft A. Exploitation of an unmanaged local common. On the problems of overgrazing, regulation and distribution // Natural Resource Modeling. 1999. V. 12. № 4. P. 461–479.

Skonhoft A., Johannesen A.B. On the overgrazing problem (om overbeitingsproblemet) // Norsk Økonomisk Tidsskrift. 2000. V. 114. № 2. P. 151–168.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ТЕХНОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛЕСА С ПОМОЩЬЮ ВИРТУАЛЬНЫХ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ПОТОКОВ БИОМАССЫ

Бутусов О.Б.[1], Редикульцева Н.И.[2]
[1]*Московский политехнический университет, Москва, Россия*
obutusov@yandex.ru
[2]*Московский гуманитарный университет, Москва, Россия*
redik_ni@mail.ru

Аннотация: для моделирования динамики лесной биомассы в условиях атмосферного загрязнения разработана дифференциальная модель, аналогичная модели Ферхюльста и отличающаяся тем, что в ней дополнительно используется виртуальный отрицательный поток лесной биомассы. В результате моделирования установлено, что при небольших отрицательных потоках биомассы возможна как дальнейшая деградация лесной биомассы, так и восстановление лесов из более глубокого состояния деградации. С помощью численных экспериментов определена модельная величина порогов токсического и катастрофического воздействия отрицательных виртуальных потоков биомассы на лесные системы.

1. Введение

Воздействие атмосферных промышленных загрязнений на лесные экосистемы проявляется различным образом в зависимости от величины концентрации промышленных загрязнений в атмосферном воздухе. В книге Вильяма Смита (Smith, 1981) взаимодействие атмосферных загрязнений и лесных экосистем разделяется на три класса: слабое взаимодействие при малых концентрациях промышленных поллютантов, при котором лесные массивы выступают в роли эффективного очистителя атмосферы от поллютантов; средний уровень воздействия загрязнений на леса, при котором происходят физиологические нарушения, имеющие физиономический характер и уменьшение таких важных показателей экологического состояния лесов как биомасса, проективное покрытие, видовое разнообразие и пр., при этом в результате ослабления защитных функций возможны заболевания отдельных групп деревьев и инвазия насекомых вредителей; высокий уровень характеризуется заболеванием и смертностью деревьев, в результате чего происходит изреживание древостоя и обезлесивание территорий.

Аналогичная классификация уровней воздействия промышленных загрязнений на лесные массивы, но по территориальному признаку использовалась в работах (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001). В этих работах рассматривались результаты воздействия на лесные массивы газовых и аэрозольных выбросов металлургических комбинатов. Лесные массивы, расположенные на больших расстояниях от комбината, получали дозу химического загрязнения ниже порога токсического воздействия, что в классификации Вильяма Смита соответствует первому классу. В классификации (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001) эти лесные массивы называют фоновой территорией или зоной. Лесные массивы, расположенные на расстояниях от комбината, для которых уровень воздействия атмосферного загрязнения выше порога токсического воздействия получили в (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001) название буферных, а территория, на которой они расположены – буферной территории или зоны. Леса, расположенные на небольших расстояниях от комбината и подверженные наиболее сильному воздействию атмосферного загрязнения, относятся к лесам третьего класса и в работах (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001) территория, на которой расположены эти лесные массивы, получила название импактной территории или импактной зоны.

В качестве интегрального показателя антропогенного воздействия на леса можно также использовать количество лесной биомассы, которое уменьшается под воздействием антропогенных факторов (Коровин, Корзухин и др., 2012). В работе (Salerno, Viviano и др., 2010) приведена следующая эмпирическая формула для оценки антропогенных изменений лесной биомассы

$$\frac{dB_i}{dt} = G_i B_i M_i \left(1 - \frac{B_i}{M_i}\right) - E_i \quad (1)$$

где i – номер пробной площади, B_i – плотность лесной биомассы (кг·м$^{-2}$), t – время (месяц$^{-1}$), G_i – коэффициент прироста биомассы (кг$^{-1}$·м^2·месяц$^{-1}$), оцененный по спутниковым данным, M_i – плотность биомассы при нулевом потоке (кг·м$^{-2}$), E_i – отрицательный поток биомассы (кг·м$^{-2}$· месяц$^{-1}$).

2. Методика

В работе (Salerno, Viviano и др., 2010) отрицательный поток биомассы – это количество биомассы, изымаемое из лесного массива в единицу времени на нужды отопления. Предположим, что поток биомассы может иметь виртуальный характер. Так уменьшение биомассы под воздействием выбросов промышленных предприятий можно трактовать как отрицательный поток. Увеличение биомассы также может быть описано с помощью виртуальных положительных потоков, например, увеличение биомассы, связанное с восстановлением и реабилитацией лесов, происходящее вследствие очистки газовых выбросов промышленных предприятий.

Авторы (Salerno, Viviano и др., 2010) в качестве масштаба времени использовали один месяц, что вполне оправдано для южных широт. В северных широтах для измерения времени лучше использовать другую единицу, например, в наших расчетах использован вегетационный период (ВП). Это обусловлено тем, что реальное уменьшение биомассы за счет газовых выбросов промышленных предприятий может происходить только в течение вегетационного периода.

Модель (формула 1) является трех параметрической моделью и относится к классу моделей Ферхюльста (Murray, 2002). В безразмерной форме модель имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \dfrac{db}{d\tau} = b(1-b) - e, \\ b(0) = b_0 \end{cases} \quad (2)$$

где $b = \dfrac{B}{M}$ – безразмерная плотность биомассы, M – предельная плотность биомассы при нулевом потоке (кг м$^{-2}$), $g = GM$ – удельный коэффициент прироста биомассы (ВП$^{-1}$), $\tau = gt$ – безразмерное время, T – время релаксации динамической системы (ВП), $T_g = gT$ – безразмерное время релаксации динамической системы, $\tau_n = \dfrac{\tau}{T_g} = \dfrac{t}{T}$ – безразмерное нормализованное время, $e = \dfrac{E}{Mg}$ – безразмерный отрицательный поток биомассы, b_0 – начальная безразмерная плотность биомассы.

Для постоянных потоков биомассы модель (формула 2) имеет аналитическое решение:

$$b(\tau)=\begin{cases}\dfrac{a_1-Pa_2}{1-P}, & e\le 0.25,\\ \dfrac{b_0+ke-kb_0/2}{1-k\left(b_0-0.5\right)}, & e>0.25,\\ \dfrac{b_0+0.5\tau\left(b_0-0.5\right)}{1+\tau\left(b_0-0.5\right)}, & e=0.25\end{cases} \qquad (3)$$

где $a_1=0.5+\sqrt{0.25-e}$, $a_2=0.5-\sqrt{0.25-e}$, $P=\dfrac{b_0-a_1}{b_0-a_2}\exp\left(-\left(a_1-a_2\right)\tau\right)$,

$k=-\dfrac{1}{r}tg\left(r\tau\right)$, $r=\sqrt{e-0.25}$.

Учитывая, что для имеющих физический смысл аргументов тангенса необходимо выполнение условия $0<r\tau<\dfrac{\pi}{2}\approx 1.57$ получаем ограничения, наложенные на время решения задачи $\tau<\dfrac{1.57}{r}=\dfrac{1.57}{\sqrt{e-0.25}}$. Например, для e = -0.3 время решения задачи составляет 7.02 безразмерных шагов, а для e = 0.5 – 3.14.

Вместо аналитических формул (формула 3) можно использовать численные алгоритмы, например, алгоритм Рунге-Кутта второго порядка:

$b_{i+1}=b_i+\dfrac{d\tau}{2}\left(f\left(b_i\right)+f\left(b_i+d\tau\cdot f\left(b_i\right)\right)\right)$, где $f(b)=b(1-b)-e$.

Следует учитывать, что при e > 0.25, т.е. при больших отрицательных потоках биомасса достаточно быстро уменьшается до нуля и далее становится отрицательной. Поэтому для получения решений, имеющих физический смысл, следует использовать только варианты $e<0.25$, т.е. рассматривать случаи небольших отрицательных потоков или положительных потоков. Неподвижные точки модели находятся из условия: $b^2-b+e=0$ и равны $a_{1,2}$. Неподвижные точки являются аттракторами, в которые сходятся динамические траектории, выходящие из различных начальных условий.

3. Результаты

В задачах моделирования динамики лесной биомассы без учета антропогенных воздействий и виртуальных потоков скорость роста древостоя моделируется с помощью коэффициента прироста биомассы – G (см. (формула 1)). В условиях антропогенной нагрузки скорость роста лесной биомассы может регулироваться с помощью двух управляющих параметров: коэффициента прироста биомассы и величиной отрицательных виртуальных потоков биомассы. Рассмотрим результаты моделирования динамики лесной биомассы с учетом виртуальных отрицательных потоков (формула 4), которые представлены на рисунке 1.

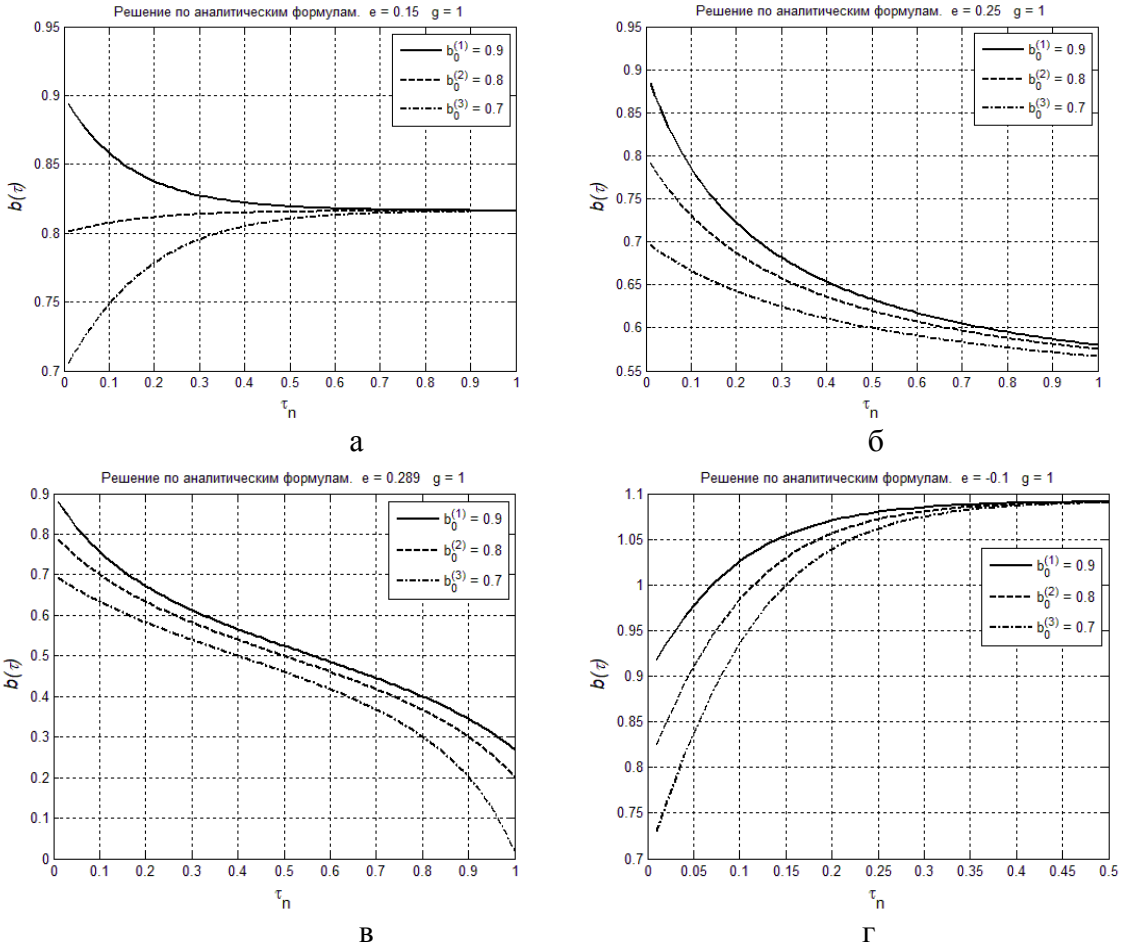


Рисунок 1 – Результаты моделирования динамики плотности лесной биомассы с учетом отрицательных виртуальных потоков:
а – e = 0.15; б – e = 0.25; в – e = 0.289; г – e = -0.1

На рисунке 1а представлена динамика плотности лесной биомассы при наличии небольших отрицательных потоков (e = 0.15). Как следует из рисунка 1а, при этом возможна не только деградация, но и восстановление лесной биомассы из состояния с большой деградацией, т.е. из состояния с малой плотностью биомассы. На рисунке 1 б представлены графики уменьшения биомассы при критической величине отрицательного потока e = 0.25, при котором аттракторы модели (формула 2) сливаются в одну точку $a_1 = a_2 = 0.5 \pm \sqrt{0.25 - 0.25} = 0.5$, в которую сходятся динамические траектории (см. рисунок 1 б). Это соответствует условиям фактического проявления признаков деградации древостоя и является по терминологии (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001) граничной точкой буферной зоны. При дальнейшем увеличении отрицательного потока величина плотности лесной биомассы становится равной нулю или отрицательной (виртуальный поток уносит всю имеющуюся биомассу). Соответствующие графики представлены на рисунок 1в. Таким образом, отрицательный поток биомассы: e = 0.289 является критическим и соответствует условиям катастрофической деградации древостоя. По терминологии (Бутусов и др., 1998; Бутусов, Степанов, 2001) такое катастрофическое состояние древостоя соответствует граничной точке импактной зоны. В случае положительного потока лесная экосистема быстро восстанавливается, причем восстановление возможно до величины плотности биомассы большей, чем при нулевом потоке. Положительные потоки вводятся в модель как отрицательная величина

отрицательных потоков. Полученные при этом графики увеличения плотности лесной биомассы представлены на рисунке 1г (e = -0.1).

4. Выводы

1. Разработана математическая модель, в которой для моделирования процессов деградации лесных экосистем под воздействием газовых выбросов промышленных предприятий предложено использовать виртуальные отрицательные потоки биомассы. В качестве единицы времени для описания процессов деградации лесов в северных широтах предложено использовать не месяцы, а вегетационные периоды.

2. В результате численных экспериментов показано, что величина безразмерного отрицательного виртуального потока биомассы $e = 0.25$ является модельным порогом токсического воздействия, что соответствует буферной зоне.

3. Установлено, что безразмерный отрицательный поток биомассы: $e = 0.289$ является критическим и соответствует условиям катастрофической деградации древостоя, при которой начинаются процессы разрушения лесной экосистемы, что соответствует граничной точке импактной зоны.

Литература

Бутусов О.Б., Мешалкин В.П., Сельский Б.Е., Степанов А.М. Нормирование газовых выбросов химических предприятий. Новая концепция // Экология и промышленность России. – N 2. – 1998. – с.29-32.

Бутусов О.Б., Степанов А.М. Новая модель доза-эффект динамики лесных экосистем в районе металлургических предприятий // Экология и промышленность России. - 2001. - N6. - с.37-40

Коровин Г.Н. Долгосрочное прогнозирование динамики породно-возрастной структуры и ресурсного потенциала лесов / Коровин Г.Н., Корзухин М.Д., Бутусов О.Б., Голованов А.С. // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. Кн.1 // А.С.Исаев (ред). ФГБУ Науки «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН». – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – С.25-95.

Murray J.D. Mathematical Biology. I. An Introduction. Third Edition – New York, Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. – 576p.Franco Salerno, Gaetano Viviano, Sudeep Thakuri et. al. Energy, Forest, and Indoor Air Pollution Models for Sagarmatha National Park and Buffer Zone, Nepal // Mountain Research and Development (MRD) (An international, peer-reviewed open access journal published by the International Mountain Society (IMS) www.mrd-journal.org). – 2010. – Vol. 30. – N 2. - P.113 – 126. (http://dx.doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-10-00027.1)

Smith William H. Air Pollution and Forests. Interactions between Air Contaminants and Forest Ecosystems / William H. Smith – New York: Springer-Verlag, 1981. – 388p.

ОБ ОЦЕНКЕ ВКЛАДА МИНЕРАЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ЭМИССИЮ CO_2 ЛЕСНЫМИ ПОЧВАМИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОДЕЛИ ROMUL

Быховец С.С.[1], Курганова И.Н.[1], Лопес де Гереню В.О.[1], Мякшина Т.Н.[1], Сапронов Д.В.[1], Припутина И.В.[1], Чертов О.Г.[2]

[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Российская Федерация*
s_bykhovets@rambler.ru
[2]*Бингенский технический университет, Бинген, Германия*

Аннотация: Проанализированы результаты моделирования эмиссии двуокиси углерода, обусловленной минерализацией почвенного органического вещества, в сопоставлении с измеренными величинами потока CO_2 из лесных почв. Результаты позволяют использовать модель для оценки эмиссии CO_2.

1. Введение

Эмиссия CO_2 из почв является одной из основных составляющих как углеродного баланса отдельных экосистем, так и глобального цикла углерода. Разработанная в нашем Институте совместно с СПбГУ модель динамики органического вещества лесных почв ROMUL (Chertov et al., 2001; Моделирование…, 2007; Чертов и др., 2007) позволяет оценивать, в числе прочих составляющих углеродного баланса, величину эмиссии CO_2, обусловленной минерализацией органического вещества почв (ОрВП). Однако до настоящего времени верификация модели по этой переменной не производилась. В то же время, сотрудниками Института на протяжении более 20 лет (с 1997 г.) ведется мониторинг эмиссии CO_2 (Курганова и др., 2011, 2016) на пяти пробных площадях, в т.ч. двух лесных, расположенных на юге Московской области: в Приокско-Террасном государственном природном биосферном заповеднике (ПТЗ) и в окрестностях г. Пущино. Основные источники эмиссии CO_2 из почвы – минерализация ОрВП с участием почвенных микроорганизмов и фауны, а также дыхание живых корней растений, которое в модели ROMUL не учитывается. Однако наиболее значительный вклад в общую эмиссию из почвы вносит именно минерализация ОрВП; вклад дыхания корней в случае лесных почв составляет около 30% (Евдокимов и др., 2010). Задача данной работы – проанализировать результаты моделирования в сопоставлении с данными измерений и оценить возможности использования модели для оценки эмиссии CO_2 из почвы.

2. Объекты и методы

Вычислительные эксперименты проводились для двух лесных пробных площадей, на которых ведется с недельным шагом мониторинг эмиссии CO_2: (1) дерново-слабоподзолистая супесчаная почва под смешанным лесом (4С3Лп2Ос1Б ед. Д, возраст 100–110 лет) в ПТЗ; (2) серая лесная суглинистая почва под вторичным лиственным лесом (5Ос3Лп2Кл ед. Д и Б; возраст 55–60 лет) в 2 км к западу от г. Пущино. Моделирование выполнялось с использованием «базовой» версии модели ROMUL (Моделирование…, 2007; Чертов и др., 2007). Начальные условия и сценарии опадов основаны на фактических данных по пробным площадям. Климатические сценарии базировались на метеорологических данных Станции комплексного фонового мониторинга ПТЗ. При этом использовались сценарии температуры и влажности почвы как полностью сгенерированные моделью SCLISS (Быховец, Комаров, 2002; Моделирование…, 2007), так и использующие данные непосредственных измерений температуры и влажности верхних горизонтов почвы на пробных площадях.

3. Результаты и обсуждение

Результаты численных экспериментов (рис. 1) показали, что модель ROMUL в целом удовлетворительно воспроизводит величины потоков CO_2 из почв. Некоторое занижение, как указано выше, может быть объяснено тем, что моделируется только вклад минерализации ОрВП, без учета дыхания корней. В холодное время года результаты моделирования в среднем близки к измеренным потокам, однако изменчивость расчетных величин в это время существенно меньше, чем измеренных, что может быть связано с отсутствием учета непосредственного влияния снежного покрова на эмиссию (скоростей диффузии CO_2 сквозь снежный покров). Модель существенно лучше воспроизводит эмиссию CO_2 во влажные годы, чем в сухие, что свидетельствует о необходимости дальнейшего совершенствования учета влияния влажности на процессы минерализации ОрВП, тогда как влияние температуры описывается моделью вполне адекватно.

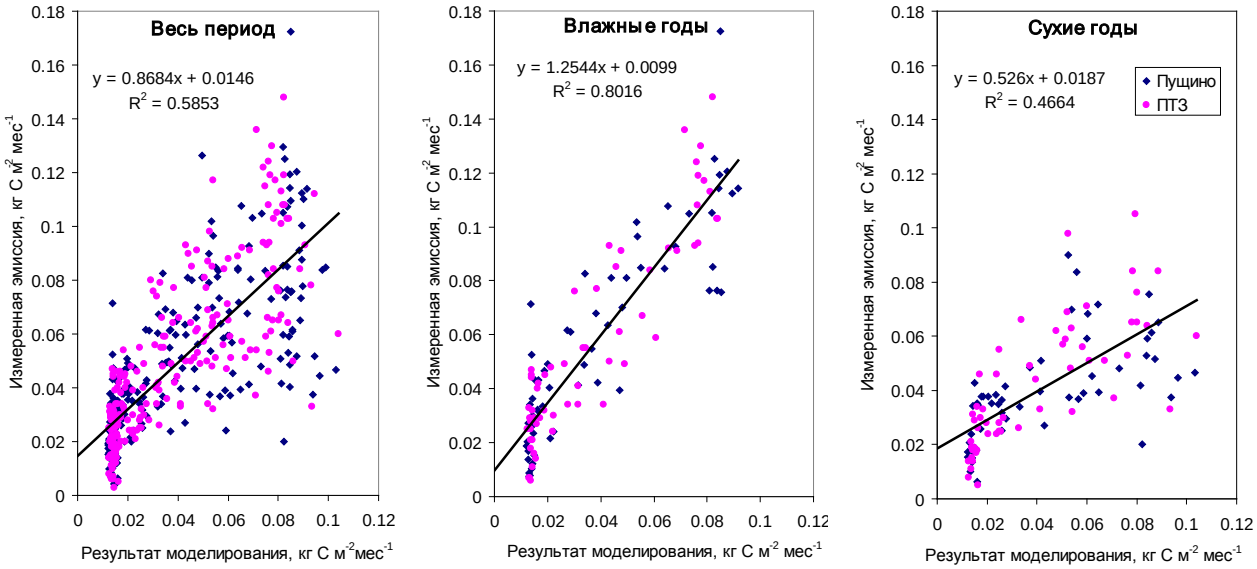


Рисунок 1 – Сопоставление результатов моделирования с экспериментальными данными

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН КП19-278.

Литература

Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.

Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO_2 из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3. С. 349–355.

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н. Эмиссия CO_2 из почв различных экосистем южнотаежной зоны: анализ данных непрерывных 12–летних круглогодичных наблюдений // ДАН. 2011. Т. 436. № 6. С. 843–846.

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Савин И.Ю., Шорохова Е.В. Баланс углерода в лесных экосистемах южного Подмосковья в условиях усиления засушливости климата // Лесоведение. 2016. № 5. С. 332–345.

Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Отв. ред. В.Н. Кудеяров. М.: Наука, 2007. 380 с.

Чертов О.Г., Комаров А.С., Надпорожская М.А., Михайлов А.В., Быховец С.С., Зудин С.Л., Зубкова Е.В. Динамическое моделирование процессов трансформации органического вещества почв. Имитационная модель ROMUL. СПб.: СПбГУ, 2007. 96 с.

Chertov O.G. Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // Ecological Modelling. 2001. V. 138. № 1–3. P. 289–308.

ОПИСАНИЕ КИНЕТИЧЕСКОГО ИЗОТОПНОГО ЭФФЕКТА: ОБЩЕЕ ПРАВИЛО И ИСКЛЮЧЕНИЕ ИЗ НЕГО

Вавилин В.А., Локшина Л.Я., Рытов С.В.

Институт водных проблем РАН, Москва, Российская Федерация
vavilin@iwp.ru

Аннотация: Концентрация субстрата с легким изотопом много больше концентрации субстрата с более тяжелым изотопом, а динамика субстрата с тяжелым изотопом выражается через динамику общего субстрата. Анаэробное окисление метана сульфатом предотвращает выход метана в атмосферу. Процесс идет в две стадии, осуществляемые микроорганизмами ANME и DSS, которые образуют консорциум. При этом фракционирование изотопов не подчиняется общему правилу.

Общее уравнение фракционирования изотопов для субстрата (Vavilin et al., 2017, 2018a,b,c) может быть записано как

$$\frac{d\,{}^{h}S}{dt} \approx \frac{1}{\alpha}\frac{{}^{h}S}{S}\frac{dS}{dt}$$

где S - концентрация общего субстрата, ${}^{h}S$ - концентрация субстрата, содержащего более тяжелый изотоп, α - фактор фракционирования изотопов. На рисунке 1 показана динамика процесса образования метана в инкубационном эксперименте с пробой торфа из лесного болота. Изотопные превращения идут согласно общему правилу.

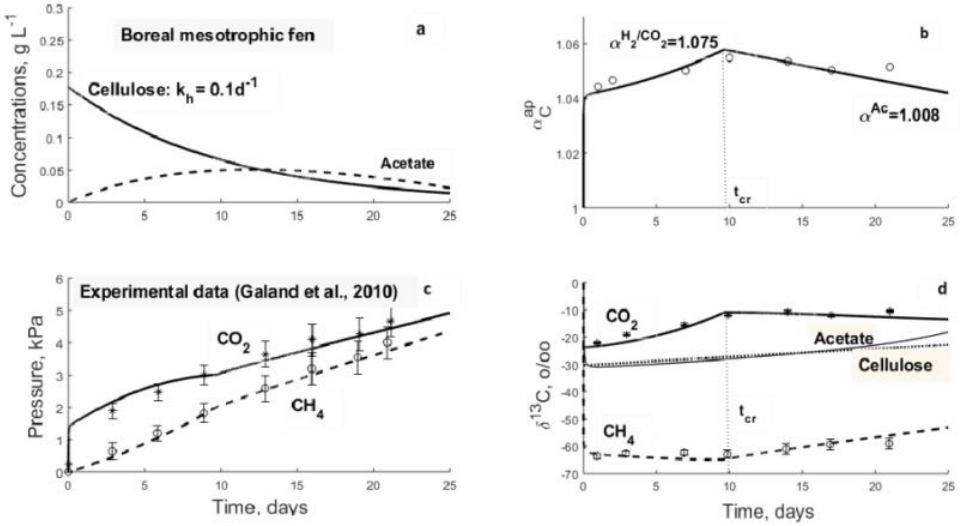


Рисунок 1 – Динамика процесса образования метана в инкубационном эксперименте с пробой торфа из лесного болота

В бореальном болоте (Galand et al., 2010) ацетат, H2 и CO2 образуются в процессе гидролиза и кислотогенеза. Поскольку CO2 является субстратом для водородотрофного метаногенеза, величина $\delta^{13}\mathrm{C}\text{-}\mathrm{CO}_2$ изначально увеличивается, до тех пор, пока концентрация растворенного водорода не уменьшится до малой величины. После этого скорость ацетокластического метаногенеза доминирует над скоростью водородотрофного метаногенеза, что сопровождается уменьшением $\delta^{13}\mathrm{C}\text{-}\mathrm{CO}_2$ и увеличением $\delta^{13}\mathrm{C}\text{-}\mathrm{CH}_4$.

Анаэробное окисление метана сульфатом играет важную роль в предотвращении выхода метана в атмосферу. Этот процесс идет в две стадии, осуществляемые двумя группами микроорганизмов ANME и DSS (Deusner, et al., 2014), которые образуют консорциум. В ходе всего процесса фракционирование изотопов серы не подчиняется

общему правилу. С возрастанием скорости его происходит, наоборот, уменьшение фракционирования изотопов. Именно образование консорциума микроорганизмов и приводит к такому эффекту. Предложена динамическая модель, описывающая этот эффект (рисунок 2). В качестве промежуточного продукта рассматривался дисульфид серы.

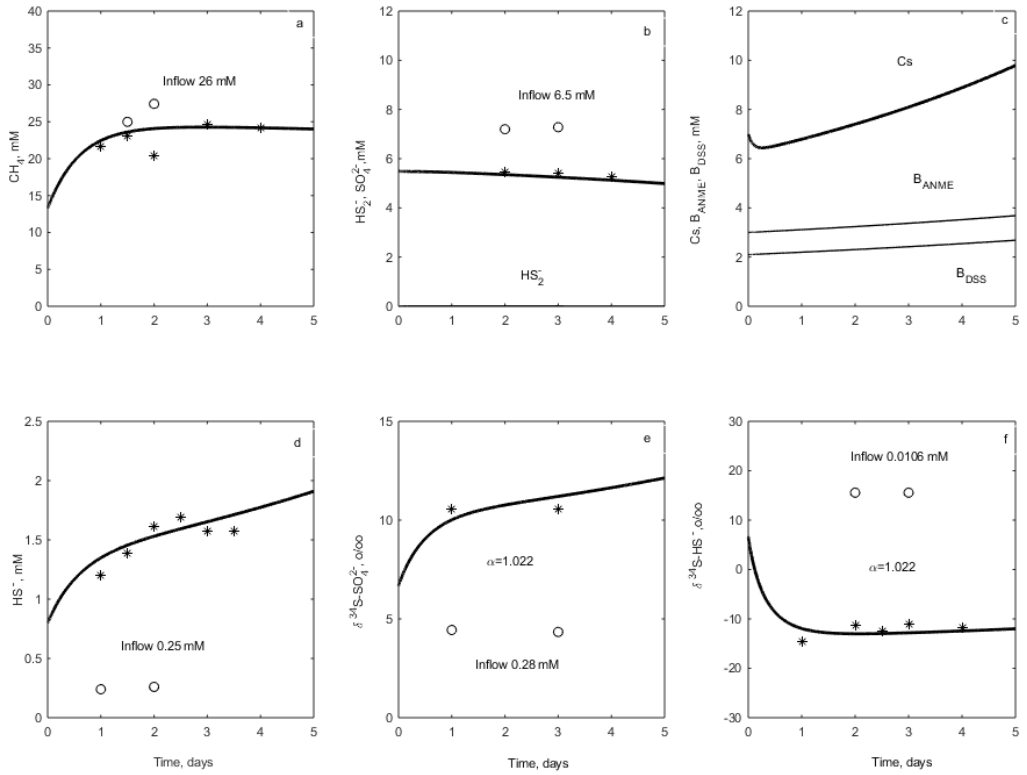


Рисунок 2 – Динамика процесса AOM-SR в проточном реакторе с большой (26 mM) входящей концентрацией метана. Увеличение общей скорости окисления метана сопровождается уменьшением коэффициента фракционирования изотопов серы до 1.022 из-за образования консорциумов микроорганизмов Cs, объединяющих ANME и DSS

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

Литература

Deusner C., Holler T., Arnold G.L., Bernasconi S.M., Formolo M.J., Brunner B., 2014. Sulfur and oxygen isotope fractionation during sulfate reduction coupled to anaerobic oxidation of methane is dependent on methane concentration. Earth Planet. Sci. Letter 399, 61-73.

Galand P.E., Yrjala K., Conrad R.., 2010. Stable isotope fractionation during methanogenesis in three boreal peatland ecosystems. Biogeosciences. Discussions 7, 3893-3900.

Vavilin V.A., Rytov S.V. & Conrad, R. 2017. Modelling methane formation in sediments of tropical lakes focusing on syntrophic acetate oxidation: Dynamic and static carbon isotope equations. Ecol. Modell., 363,:81–95.

Vavilin V.A., Rytov S.V., Lokshina L.Y., 2018a. Modelling the specific pathway of CH_4 and CO_2 formation using carbon isotope fractionation: an example for a boreal mesotrophic fen. Isot. Environ. Health S., 54, 475-493.

Vavilin V.A., Rytov S.V., Lokshina L.Y., 2018b. Dynamic isotope equations for $^{13}CH_4$ and $^{13}CO_2$ describing methane formation with a focus on the effect of anaerobic respiration in sediments of some tropical lakes. Ecol. Modell., 386, 59-70.

Vavilin V.A., Rytov S.V., Brezgunov V.S., 2018. Basic equations to describe the kinetic isotope effect during microbial substrate transformation. Wat. Resources 45, 937-948.

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ В МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ БИОЗАГРЯЗНЕНИЙ АГРОЛАНДШАФТОВ

Васильев Т.А.

Почвенный институт им. В.В.Докучаева, Москва, Россия
TarasVasiliev44@gmail.com

Аннотация: Построена прогностическая модель для оценки последствий акклиматизации южноамериканской минирующей моли с расчётом такого важнейшего показателя, как минимальное число полных генераций вредителя.

1 Введение

Теоретические основы оценки уязвимости экосистем к инвазиям и адаптации видов-вселенцев развиваются достаточно активно (Dgebuadze, 2014), чему в немалой степени способствует актуальность процессов глобализации природопользования и прогрессирующие климатические изменения (Перевертин, 2018). Для России факты заноса опасного карантинного объекта -- томатной минирующей моли с момента первого сообщения от 2009 г. (Калининград) неоднократно регистрируются в различных субъектах Федерации (Ижевский и др., 2011; Равашдех, 2011, 2014; Перевертин, Заец, 2016), однако, катастрофических эпифитотий не отмечено, что принято увязывать в первую очередь с факторами лимитарной термоадаптации.

2. Модель оценки минимального числа генераций *Tuta absoluta*

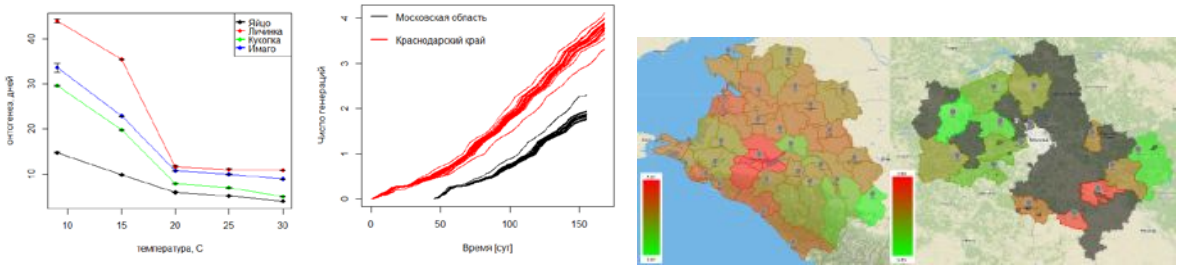
Нами построена прогностическая модель для оценки последствий акклиматизации южноамериканской минирующей моли с расчётом такого важнейшего показателя, как минимальное число полных генераций вредителя. Подобные подходы моделирования детерминирующего эффекта температуры для описания популяционной динамики организмов в агробиоценозах использовались нами ранее (Vasilyeva et al., 2016). Выбор в качестве объектов моделирования таких регионов РФ, как Московская область и Краснодарский край объясняется достаточной контрастностью климатических условий для вегетации томатов открытого грунта, а также публикационно подтвержденными фактами регистрации вредного организма (что, конечно, не означает факта широкой акклиматизации). Ряд допущений – игнорирование параметров влажности, характеристик питания, выживаемости особей на разных стадиях онтогенеза не являются критическими для требуемой адекватности модели, учитывая её оценочный характер.

Описание модели: Текущее состояние популяции характеризуется полной фазой развития $\psi = N + \varphi$, где целая часть φ - число пройденных полных циклов, дробная φ -- фаза последнего цикла. Фаза последнего цикла определяет стадию развития:
$0 < \varphi < 0.25$ -- яйцо, $0.25 < \varphi < 0.5$ -- личинка, $0.5 < \varphi < 0.75$ -- куколка,
$0.75 < \varphi < 1$ -- имаго, различающихся скоростью развития s.
Функция скорости развития $s(\varphi, T(t))$ зависит от температуры в диапазоне $T \in [9{,}30]°C$ и текущей стадии развития. При $T < 9°C$ скорость развития принимается равной нулю, начиная с $T \geq 30°C$ скорость постоянна:

$$(1) \quad \frac{d\psi}{dt} = s(\phi, T(t)),\ s|_{T<9} = 0, s|_{T>30} = s|_{T=30},$$

где $s(\varphi, T) = 0.25/d$, d -длительность развития стадии φ при температуре T.
В диапазоне $T \in [9{,}30]°C$ функция s определяется линейной интерполяцией экспериментальных данных (Рисунок 1, левый). Система уравнений (1) решается для полного цикла развития ψ с использованием температурных данных районных метеостанций в течение вегетационного периода 2017 года для Московской области (15.05

-- 01.09) и Краснодарского края (01.04 -- 15.09). Полученное число циклов для двух регионов (рисунок 1) используется для построения картограмм (рисунок 2) На последних учтена внутрирегиональная дифференциация климатических условий на основе локализации районных метеостанций (обозначены символом «перевёрнутая капля»), данные которых использовались в условно-верификационном (карантинный объект) представлениии результатов моделирования. Как видно из картограмм наилучшие условия акклиматизации (красный фон) для Московской области отмечаются для Коломенского и Каширского районов, а по Краснодарскому краю - для административных единиц непосредственно примыкающих к г. Краснодару. В целом, оценочное моделирование потенциала акклиматизации показывает возможность развития Томатной минирующей моли на открытых грунтах по меньшей мере в 2-х генерациях для Московской области и по меньшей мере в 4-х для Краснодарского края.



Рисунки 1-4 – Аппроксимация зависимости онтогенеза *Tuta absoluta* от температуры по экспериментальным данным (рис.1). И модель динамики развития *Tuta absoluta* в течение вегетационного сезона 2017 года, для Московской области (15.05 -- 01.09) и Краснодарского края (01.04 -- 15.09) (рис.2). Картограмма оценочного прогноза минимального числа генераций *Tuta absoluta* для Краснодарского края и Московской области. Для Краснодарского края - наибольший эпифитотический риск (красный фон) на плантациях томатов открытого грунта отмечен для административных единиц располагающихся непосредственно вокруг г. Краснодара (рис.3) Для Московской области - по результатам оценочного моделирования в зоне наибольшего риска акклиматизации вредного организма (красный фон) - Коломенский и Каширский административные районы (рис.4).

3. Выводы

На основе экспериментальных данных построена математическая модель онтогенеза *Tuta absoluta* в зависимости от температуры. Применение модели для оценочных прогнозов термоадаптации вредителя с использованием данных метеостанций для двух климатически контрастных регионов РФ, показало возможность развития томатной моли в Московской области минимально в 2-х генерациях, в Краснодарском крае – минимально в 4-х. Наибольший риск развития эпифитотий отмечен для Коломенского и Каширского районов, а также территорий вокруг г.Краснодара.

Литература

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holartic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions, 2014, vol.5, №2, c.61-64.

Vasilyeva N.A., Ingtem J.G., Silaev D.A., 2016. Nonlinear dynamical model of microorganism growth in soil // Computational Mathematics and Modeling, 2016, 27 (2), 172-180.

Ижевский С.С. и др., Томатная минирующая моль выявлена уже в России //Защита и карантин растений, №3, 2011, С. 40-44

Равашдех Ш.Х., Заец В.Г. Томатная минирующая моль – опасный карантинный вредитель томата // Защита и карантин растений № 12, 2011, С. 35-37

Равашдех Ш.Х. Биология, вредоносность и совершенствоваие мер борьбы против томатной моли - *Tuta absoluta* (Meyrick) – в условиях Иордании. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, М. РГАУ-МСХА, 2014, 24 с. *[Перевертин К.А., Козлов Д.Н., 2018]

Перевертин К.А., Сагитов А.О. от свекловичной нематоды к проблемам продовольственной безопасности // Российский паразитологический журнал, 2014 №1, С. 109-112

Перевертин К.А., Заец В.Г. Опаснейший карантинный вредитель // Картофель и овощи, 2016, №1, С. 18-21.

РАЗВИТИЕ МИКРОБНОЙ МОДЕЛИ ЦИКЛА УГЛЕРОДА С ПРИМЕНЕНИЕМ ДАННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ОПЫТНЫХ СТАНЦИЙ КИТАЯ

Васильева Н.А. [1], Феng В. [2], Владимиров А.А. [1,3], Васильев Т.А. [1],

[1]*Почвенный институт им. В.В.Докучаева, Москва, Россия*
nadezda.vasilyeva@gmail.com
[2]*Китайская академия сельскохозяйственных наук, Пекин, Китай*
[3]*Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Россия*

Точная оценка поступления углерода в почву важна для улучшения глобальных прогнозов изменений в органического вещества почв (ПОВ) и трансформации ПОВ в микробном цикле углерода. В посевных площадях урожайность хорошо документирована и может быть использована для уточнения оценки притока углерода, поэтому сами процессы биохимического цикла трансформации ПОВ становятся критически важными для прогнозирования изменений его запасов. Мы смоделировали временные ряды запасов ПОВ и урожайности нескольких многолетних опытов сельскохозяйственных станций Китая, расположенных в разных климатических зонах и имеющих разный гранулометрический состав почвы при заданной системе земледелия (удобрение и севооборот). Модель органического углерода в почве включала грануло-денсиметрические фракции, где адсорбция минералов и окклюзия в почвенных микроагрегатах рассматриваются как механизмы стабилизации ПОВ. Содержание физических фракций в модели определяет состояние агрегации почвы и, следовательно, обратную связь со стабилизацией углерода, обусловленной пространственными ограничениями для микробного разложения ПОВ. Моделирование включает выход на равновесие в течение 300 лет с усредненной температурой, осадками и средним притоком углерода. Моделирование эксперимента с известными входными данными, температурой и временными рядами осадков. Обратное моделирование было выполнено с применением алгоритма оптимизации для оценки скоростей реакций цикла углерода в различных физических фракциях, включая в виде функций КПД роста и отмирания микроорганизмов, регулируемые размером микробного сообщества. Один набор параметров используется для всех видов земледелия для каждой провинции.

Рисунок 1 – Расположение опытных станций, данные многолетних экспериментов из которых применены в модели.

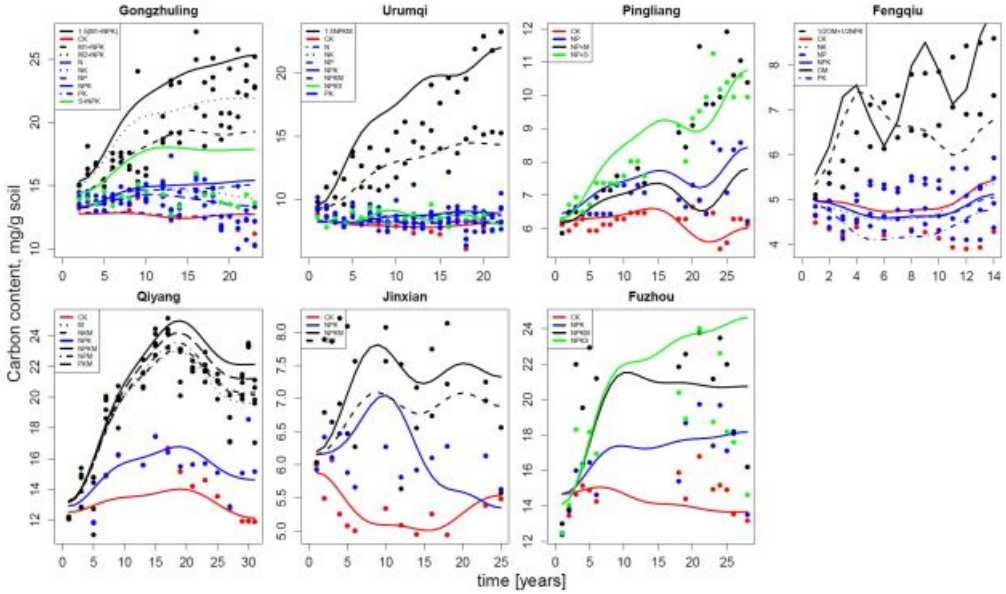


Рисунок 2 – Динамика углерода на опытных участках (точки), результаты модели (линии).

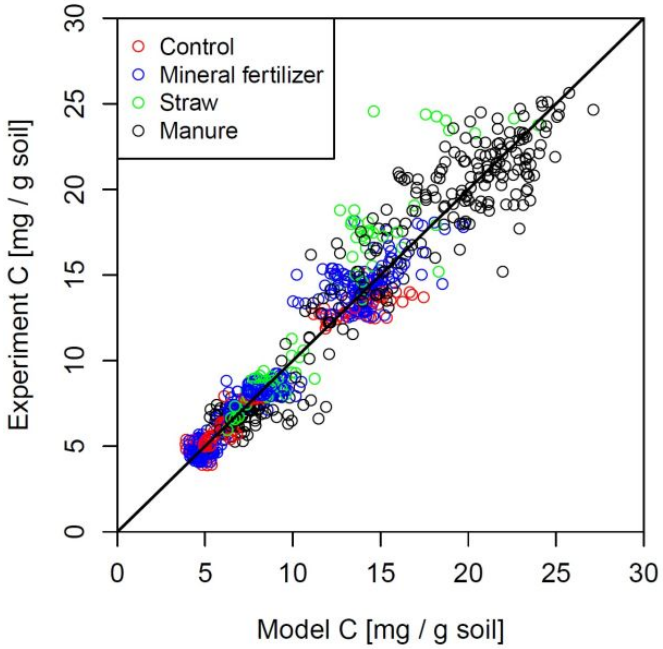


Рисунок 3 – Сравнение результатов модели с экспериментом.

Настоящее модельное исследование с данными долгосрочной динамики ПОВ при известном поступлении углерода, текстуры почвы и климатических данных позволяет уточнить диапазоны модельных биологических параметров микробного разложения для стабильного и лабильного органического вещества в физических фракциях и оценить вклад различных механизмов в стабилизацию ПОВ. Дальнейшие развитие модели направлено на изучение важных нелинейных биохимических процессов в почве.

АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА КАПСИДОВ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ

Войтеховский Ю.Л.

Санкт-Петербургский горный университет, Санкт-Петербург, Россия
Voytekhovskiy_YuL@pers.spmi.ru

Аннотация. Геометрия любого капсида икосаэдрического вируса однозначно определена параметрами (h, k), но не триангуляционным числом (Caspar, Klug, 1962). Всё многообразие капсидов представлено как система гомологических серий, попарно связанных дуальным переходом типа: додекаэдр – икосаэдр – усечённый икосаэдр. Трансформации капсидов описаны средствами матричной алгебры.

1. Введение

Классификация капсидов икосаэдрических вирусов предложена в статье (Caspar, Klug, 1962). Всякий капсид построен из 20 равносторонних треугольных мега-граней – фрагментов плоской сетки, образованной глобулами по принципу плотнейшей гексагональной упаковки. Ряды глобул не всегда параллельны рёбрам мега-грани. В статье анонсирована теорема, перечислившая разрешённые для капсидов «триангуляционные числа» $T = P f^2$, где $P = h^2 + hk + k^2$, $0 < h \geq k \geq 0$ – любые пары целых чисел без общих делителей, f = 1, 2, 3... Её доказательство впервые дано в статье (Schmalz et al., 1988). По сути, h и k – координаты конца базального ребра мега-грани в косоугольной (60°) декартовой системе координат, согласованной с плотнейшей гексагональной упаковкой глобул. Но описание многообразия икосаэдрических капсидов в указанных параметрах может быть существенно углублено. По сути, оно аналогично описанию икосаэдрических фуллеренов (Voytekhovsky, 2016).

2. Геометрия капсида

В основу описания икосаэдрических капсидов сегодня положены триангуляционные числа T. Число глобул в капсиде M = 10T+2. Они образуют 12 пентамеров и 10(T–1) гексамеров. При этом $T = (m–1)^2$, где m – число глобул на ребре мега-грани, если они сонаправлены. Кроме того, 20T – число элементарных треугольных граней у любого икосадельтаэдра, моделирующего капсид. Для многих вирусов эти параметры известны: бактериофаг φX174: T=1, M=12, m=2, (h, k) = (1, 0); вирус жёлтой мозаики турнепса: T=3, M=32, (h, k) = (1, 1); вирус полиомы: T=4, M=42, m=3, (h, k) = (2, 0); паповавирус: T=7, M=72, (h, k) = (2, 1); реовирус: T=9, M=92, m=4, (h, k) = (3, 0); ротавирус: T=13, M=132, (h, k) = (3, 1); вирусы герпеса и ветряной оспы: T=16, M=162, m=5, (h, k) = (4, 0); аденовирус и вирус собачьего гепатита: T=25, M=252, m=6, (h, k) = (5, 0); радужный вирус: T=81, M=812, m=10, (h, k) = (9, 0). Недостаток числа T состоит в наличии вирусов-изомеров. Для T = 49 их можно различить по симметрии: капсид (h, k) = (7, 0) имеет точечную группу симметрии -3-5m, капсид (5, 3) – симметрию 235. Но для T = 91 оба капсида (9, 1) и (6, 5) имеют симметрию 235. При этом символом (h, k) геометрия любого капсида фиксируется однозначно. Его и следует положить в основу номенклатуры.

3. Гомологические серии

В статье (Caspar, Klug, 1962) предложено деление икосаэдрических капсидов на три класса. Первый порождается простейшим капсидом (1, 0) – икосаэдром, в вершинах которого расположены белковые глобулы. Остальные капсиды класса получаются увеличением грани икосаэдра с помощью коэффициентов подобия f = 2, 3, 4… при той же ориентировке в системе координат, согласованной с плотнейшей гексагональной упаковкой глобул. Этот класс логично обозначить (f, 0). Второй класс аналогично порождается капсидом (1, 1) –

додекаэдром, над гранями которого надстроены пентагональные пирамиды. Его логично обозначить (f, f). Капсиды обоих классов обладают плоскостями симметрии в отличие от остальных, обладающих только поворотными осями. Они названы «skew classes», каждый символ (h, k) означает отдельный класс. Это не логично, так как преобразованием подобия любой капсид порождает бесконечную гомологическую серию одинаково устроенных капсидов: (h, k) → (fh, fk). По сути, многообразие капсидов состоит из гомологических серий подобия, начинающихся с капсидов (h, k), где h и k не имеют общих делителей.

Но капсид (1, 1) получается из (1, 0) как усечённый икосаэдр из додекаэдра – дуальным переходом и отсечением всех вершин. На целочисленной гексагональной решётке рёбра любых двух капсидов (h_1, k_1) и (h_2, k_2) выражаются друг через друга линейно: (h_1, k_1) → (h_2, k_2) = ($ah_1 + bk_1$, $ch_1 + dk_1$). В нашем случае указанное преобразование утраивает триангуляционное число. Из условия $T_2 = 3T_1$ находим единственное решение в целых числах: (h_1, k_1) → (h_2, k_2) = ($h_1 + 2k_1$, $h_1 – k_1$). Подстановкой легко убедиться в переходах (f, 0) → (f, f) → (3f, 0) → (3f, 3f)… Гомологические серии подобия (f, 0) и (f, f) объединяются в класс -3-5m. Аналогично объединяются в классы 235 по две гомологические серии, образованные капсидами (h, k) и (h + 2k, h – k), у которых h и k не имеют общих делителей. Капсиды (h, k), не сводимые к более простым в ряду гомологов, названы генераторами. Критерии генератора: h и k взаимно просты, h–k не делится на 3 (Voytekhovsky, 2016).

4. Трансформации капсидов

Трансформация общего вида (h_1, k_1) → (h_2, k_2) состоит в повороте вектора (h_1, k_1) до вектора (h_2, k_2) на угол $0 \le \alpha \le 60^o$ и растяжении в $(T_2/T_1)^{1/2}$ раз. С учётом перехода из гексагональной системы координат в ортогональную декартову уравнение имеет вид:

$$\left(2h_2 + k_2\,,\ \sqrt{3}\,k_2\right) = \left(2h_1 + k_1\,,\ \sqrt{3}\,k_1\right)\begin{pmatrix}\cos\alpha & \sin\alpha\\ -\sin\alpha & \cos\alpha\end{pmatrix}\sqrt{T_2/T_1}$$

В частности, для трансформаций в гомологических сериях подобия (h_1, k_1) → (h_2, k_2) = (f h_1, f k_1) получим: $\alpha = 0$, $(T_2/T_1)^{1/2} = f$. Для дуальных трансформаций (h_1, k_1) → (h_2, k_2) = ($h_1 + 2k_1$, $h_1 – k_1$) получим: $\alpha = \pm 30^o$, $(T_2/T_1)^{1/2} = \sqrt{3}$.

5. Заключение

Капсиды икосаэдрических вирусов – редкий случай биологической организации, когда удалось получить столь общий результат. Их номенклатуру следует строить на символе (h, k), однозначно фиксирующем положение мега-икосаэдрических граней в гексагональной решётке капсомеров. Их классификация по точечным группам симметрии -3-5m и 235 логична. Но класс -3-5m состоит из гомологических серий (f, 0) и (f, f), где f = 1, 2, 3…, связанных дуальным переходом (h_1, k_1) → (h_1+2k_1, $h_1–k_1$). Класс 235 тоже состоит из гомологических серий (fh, fk), порождаемых генераторами (h, k), где h и k взаимно просты, h–k не делится на 3. У каждой серии в классе 235 есть другая, связанная с ней дуальным переходом (h_1, k_1) → ($h_1 + 2k_1$, $h_1 – k_1$).

Литература

Caspar D.L.D., Klug A. Physical principles in the construction of regular viruses // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1962. V. 27. P. 1–24.

Schmalz T.G., Seitz W.A., Klein D.J., Hite G.E. Elemental carbon cages // J. Am. Chem. Soc. 1988. V. 110. N 4. P. 1113–1127.

Voytekhovsky Y.L. Homological series of icosahedral viruses and fullerenes // Paleont. J. 2016. V. 50. N 13. P. 1505–1509.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ПРОДУКТИВНОСТИ И ИММУННОГО ОТВЕТА У КУР ПРИ ЗАРАЖЕНИИ САЛЬМОНЕЛЛОЙ

Воробьев Н.И.[1], Кочиш И.И.[2], Егоров И.А.[3], Никонов И.Н.[3], Пухальский Я.В.[1], Свиридова О.В.[1], Пищик В.Н.[1,4]

[1]*ФГБНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург, РФ*
Nik.IvanVorobyov@yandex.ru
[2]*ФГБОУ ВО «МГАВМиБ – Московская ветеринарная академия им. К.И. Скрябина», Москва, РФ*
prorector@mgavm.ru
[3]*ФНЦ «ВНИТИ птицеводства» РАН,Сергиев Посад, РФ*
ilnikonov@yandex.ru
[4]*ФГБНУ АФИ, Санкт-Петербург, РФ*
veronika-bio@rambler.ru

Аннотация: Анализ фракталов экспрессии генов продуктивности и иммунного ответа кур-несушек показал, что воздействие *Salmonella enteritidis* повышает индекс несистемной экспрессии иммунных генов птиц, что может повлиять на снижение защищенности от бактериальных инфекций. Для вычисления индекса несистемной экспрессии генов на портретах экспрессии выделяются фракталы, используя признак принадлежности значений экспрессий степенным рядам.

Для оценки влияния кормовых добавок (на примере фитобиотика) на продуктивность кур и защищенность от бактериальных инфекций были проведены измерения относительных экспрессий генов продуктивности и иммунного ответа (таблица 1) в следующих группах птиц: 1) зараженных *S. enteritidis* без применения фитобиотика, 2) без заражения *S. enteritidis* с применением фитобиотика, 3) зараженных *S. enteritidis* и с применением фитобиотика.

Таблица 1 – Список генов продуктивности и иммунного ответа кур, относительные экспрессии которых были измерены в опыте

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
K60	IRF7	CASP6	CA2	Gal10	IL8L2	IL6	PTGS2	Gal9	CD80

11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
IL6	Gal11	Gal9	OCX36	OCX32	CA2	CALB1	CALB1 (CaBP-D28k)	Gal10	SGLT1

Наиболее важным этапом воздействия патогенных бактерий *S. enteritidis* на организм птиц является преодоление бактериями иммунных барьеров, контролируемых соответствующими генами (Никонов И.Н., 2018). Очевидно, что воздействие бактерий *S. enteritidis* на иммунную систему птиц должно приводить к нарушению генно-сетевой регуляции экспрессией генов и рассогласованности генных экспрессий. Для определения степени нарушения генно-сетевой регуляции экспрессий генов кормовыми добавками и патогенными бактериями предлагается использовать модифицированные процедуры фрактального анализа.

Главным объектом предлагаемого анализа является фрактальная группа из трех генов (далее, просто фрактал экспрессии), относительные экспрессии которых образуют степенной ряд (например – 0,1; 0,01; 0,001). С понятием фрактала мы также связываем понятие индекса внесистемной экспрессии генов. Мы предполагаем, что при нарушении генно-сетевой регуляции экспрессией генов число фракталов экспрессии должно уменьшаться, а индекс несистемной экспрессии генов должен возрастать.

Для поиска фракталов экспрессии предлагается использовать фрактальные портреты экспрессии генов (далее, просто портреты), которые строятся по той же методике, что и фрактальные портреты растительной экссудации (Воробьев и др., 2017). Для построения портрета необходимо на координатной плоскости (рисунок 1) расположить значения экспрессии генов в виде кружков с координатами, определяемыми значениями логарифмов уровней относительной экспрессии соответствующих генов. На портретах удается выделить фракталы с помощью отрезков прямых, соединяющих три кружка (рисунок 1, пунктирные линии).

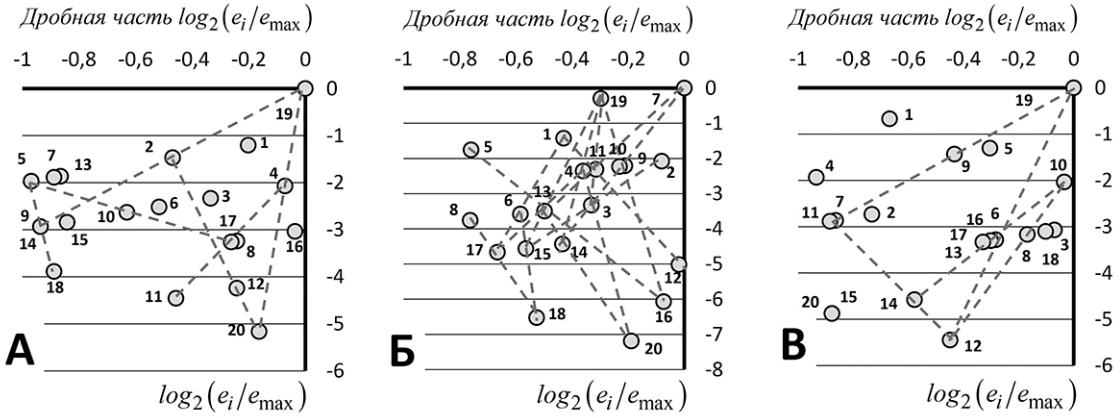


Рисунок 1 – Фрактальные портреты экспрессии генов продуктивности и иммунного ответа кур. А – группа птиц №1. Б – группа птиц №2. В – группа птиц №3. Цифры вблизи кружков указывают на номера генов из таблицы 1. Пунктирными линиями соединяются кружки, соответствующие фракталам экспрессии генов

На рисунке 1 показано, что на трех портретах выделяется разное число фракталов экспрессии: А – 6 фракталов (Ind_A = 0,68); Б – 14 фракталов ($Ind_Б$ = 0,26); В – 5 фракталов (Ind_B = 0,74). При этом индекс внесистемной экспрессии генов (далее, просто индекс) вычисляется по формуле 1:

$$Ind = 1 - \frac{N_F}{N_G - 1}, \quad (1)$$

где N_F, N_G=20 (таблица 1) – число фракталов экспрессии на портрете и число анализируемых генов.

Таким образом, фитобиотик поддерживает на высоком уровне генно-сетевую регуляцию экспрессией генов продуктивности и иммунного ответа кур, так как $Ind_Б$ = 0,26 < 0,30. При заражении птиц бактериями *S. enteritidis* индекс ожидаемо возрастает. Однако, при применении фитобиотика сальмонелла в большей степени нарушает генно-сетевую регуляцию генов продуктивности и иммунного ответа, чем без применения фитобиотика (Ind_A = 0,68 < Ind_B = 0,74). Этот факт является нетривиальным и требует специального изучения для определения условий применения фитобиотика при кормлении птиц.

Работа выполнена в рамках гранта РНФ, соглашение № 16-16-04089-П.

Литература

Никонов И.Н. Использование комбикормов различного состава и их влияние на микробиоту кишечника бройлеров // Автореф. дис. канд. биол. наук. Москва: ВНИТИ птицеводства РАН, 2018. 22 с.

Воробьев Н.И., Пухальский Я.В., Белимов А.А., Свиридова О.В., Пищик В.Н. Фрактальная модель сетевой экссудации аминокислот растениями пшеницы // Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего. Доклады международной конференции. Санкт-Петербург. ФГБНУ АФИ, 2017. С. 614-617.

МОДЕЛЬ СБАЛАНСИРОВАННОГО ОПТИМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ БИОМАСС РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Воротынцев А.В.

ВЦ им. А.А. Дородницына РАН ФИЦ ИУ РАН, Москва, Россия
avv_alexv@mail.ru

Аннотация: Для условий дефицита влаги получена математическая модель роста и развития биомасс растительного покрова (РП), для которой при постоянных параметрах среды явно найдено выбором ростовых функций сбалансированное распределение ассимилятов фотосинтеза, максимизирующее в конце 3-х фаз роста и развития биомасс РП его репродуктивную биомассу.

1. Схема переноса тепла, влаги и CO_2 в РП и почве

На рисунке 1 представлена схема потоков тепла и влаги в системе почва-растение. Зигзагами изображены сопротивления, которые испытывают потоки тепла и влаги.

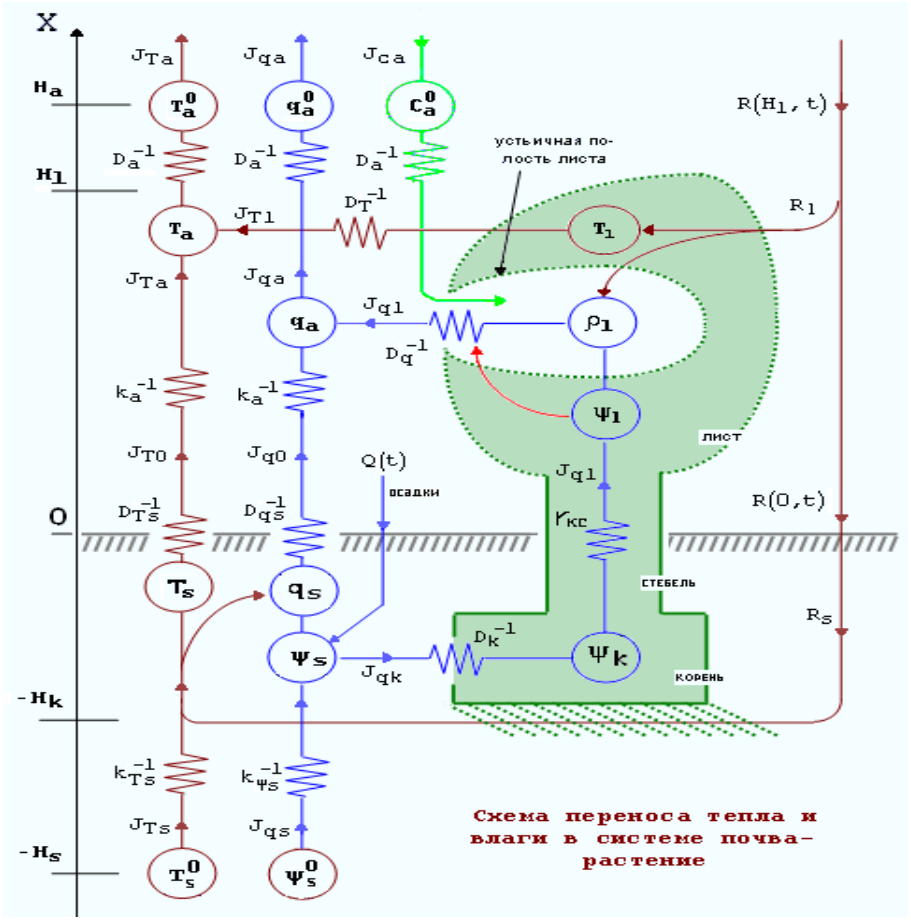


Рисунок 1 - Схема переноса тепла, влаги и CO_2 в РП и почве

Например, поток f_{q1} транспирации водяного пара из листьев площади $S_l p_l(x)$ в межлистное пространство, испытывающий сопротивление D_q^{-1}, равен $f_{ql} = D_q(q_l - q_a)S_l p_l$, где q_l и q_a – концентрации пара внутри и вне листьев. Тогда q_a и суммарное испарение J_{qa} определяются уравнением диффузии

$$\partial q_a / \partial t = -\partial J_{qa} / \partial x + f_{ql},\ J_{qa} = -k_a\, \partial q_a / \partial x\ . \qquad (1.1)$$

2. Системы уравнений переноса тепла, влаги и CO_2 в РП

Моделирование переноса тепла и влаги в РП является одной из главных задач, поскольку от него зависит поглощение питательных веществ из почвы, а также поглощение CO_2 в процессе фотосинтеза и его преобразование в биомассу органов РП.

В слое $0 \le x \le H_1$ растительного покрова и корнеобитаемом слое почвы $-H_s \le x \le 0$ рассмотрим, следуя (Полуэктов, 1991) и (Воротынцев, 2017) и их обозначениям, четыре связанные системы уравнений: 2 системы уравнений (2.1)-(2.4) для температуры воздуха T_a, листьев T_1, концентрации водяного пара в межлистном воздухе q_a в устьичных полостях листьев q_1:

$$J_{Ta} = -c_p k_a \partial T_a/\partial x\,, \qquad J_{qa} = -k_a \partial q_a/\partial x\,, \tag{2.1}$$

$$c_p \partial T_a/\partial t = -\partial J_{Ta}/\partial x + f_{Tl}\,, \qquad \partial q_a/\partial t = -\partial J_{qa}/\partial x + f_{ql}\,, \tag{2.2}$$

$$f_{Tl} = c_p D_T S_l (T_l - T_a) p_l\,, \qquad f_{ql} = D_q S_l (q_l - q_a) p_l\,, \tag{2.3}$$

$$f_{Tl} + \chi f_{ql} = \partial R_{ll}/\partial x\,, \tag{2.4}$$

и 2 системы (2.5)-(2.7) для температуры поверхности T_s и водного потенциала $\psi_s < 0$, почвы, $-H_s \le x \le 0$:

$$J_{Ts} = -c_p k_{Ts} \partial T_s/\partial x\,, \qquad J_{\psi s} = -k_{\psi s} \partial \psi_s/\partial x\,, \tag{2.5}$$

$$c_s \partial T_s/\partial t = -\partial J_{Ts}/\partial x\,, \qquad c_\psi \partial \psi_s/\partial t = -\partial J_{\psi s}/\partial x - f_{\psi s}\,, \tag{2.6}$$

$$f_{\psi s} = J_{ql} p_k + D_k S_k (\psi_s - \overline{\psi}_s) p_k\,, \tag{2.7}$$

а также подсистему (2.8)-(2.9) для концентрации CO_2 при $0 \le x \le H_l$:

$$J_{ca} = -k_a \partial c_a/\partial x\,, \tag{2.8}$$

$$\partial c_a/\partial t = -\partial J_{ca}/\partial x + f_{cl}\,, \tag{2.9}$$

$$f_{cl} = D_c S_l (c_l - c_a) p_l\,,\ D_c^{-1} = 1/\left(r_{st}^{-1} + r_{cut}^{-1}\right) + r_{mes}\,, \tag{2.10}$$

с краевыми условиями (2.11)-(2.15):

$$T_a = T_a^0(t), \qquad q_a = q_a^0(t), \qquad x = H_a\,; \tag{2.11}$$

$$J_{Ta} = c_p D_a (T_a - T_a^0), \qquad J_{qa} = D_a (q_a - q_a^0), \qquad x = H_l\,; \tag{2.12}$$

$$J_{ca} = D_a (c_a - c_a^0);$$

$$J_{Ta} = c_p D_{Ts} (T_s - T_a), \qquad J_{qa} = D_{qs} (q_s - q_a), \qquad x = 0\,; \tag{2.13}$$

$$J_{ca} = 0;$$

$$J_{Ta} + \chi J_{qa} - J_{Ts} = R(0,t), \qquad -J_{\psi s} + J_{qa} = Q(t), \qquad x = 0\,; \tag{2.14}$$

$$T_s = T_s^0, \qquad \psi_s = \psi_s^0, \qquad x = -H_s\,; \tag{2.15}$$

Транспорт воды в растениях и транспирация J_{ql} регулируется водным потенциалом листьев ψ_l, $\psi_m \le \psi_l < 0$, устьичным сопротивлением $r_{st}(\mu_l)$ листьев и описывается нелинейными выражениями:

$$J_{ql} = \int_0^{H_l} f_{ql}\,dx\,,\ J_{ql} = D_k^{'}(\overline{\psi}_s - \psi_l),\ \textit{при}\ \psi_m < \psi_l < \overline{\psi}_s < 0,\ \text{где}\ 1/D_q = 1/D_T + r_{st}\,,\ 1/D_k^{'} = r_{kc} + 1/(D_k S_k)\,; \tag{2.16}$$

$$\overline{\psi}_s = \int_{-H_k}^{0} \psi_s p_k\,dx\,; \qquad r_{st}(\mu_l) = r_{s0}(1 - \delta_l \mu_l)(1 - \mu_l)^{-1}, \qquad 0 < \mu_l \equiv \psi_l/\psi_m < 1; \qquad \text{иначе} \qquad J_{ql} = 0,$$

при $\overline{\psi}_s \le \psi_m < 0$.

3. Модель транспорта влаги и испарения

В слое почвы $[-H_s,0]$ выделим верхний корнеобитаемый слой $[-H_k,0]$ с однородной влажностью, для которого в (Воротынцев, 2017) получена модель (3.1) баланса влаги с явными выражениями для транспирации J_{ql} и суммарного испарения J_{qa} в РП (рисунки 2.А и 2.Б). В слое $[-H_s,H_k]$ перенос влаги описывается, например, уравнением Ричардса (3.2).

$$c_\psi(\overline{\psi}_s)H_k\frac{d}{dt}\overline{\psi}_s + J_{qa}(\overline{\mu}_s) - Q(t) - J_{\psi sHk} = 0, \qquad -H_k \le x \le 0\ ; \tag{3.1}$$

$$c_\psi(\overline{\psi}_s) = -\frac{1}{\alpha\overline{\psi}_s},\ \overline{\psi}_s = \overline{\mu}_s\psi_m\ ;$$

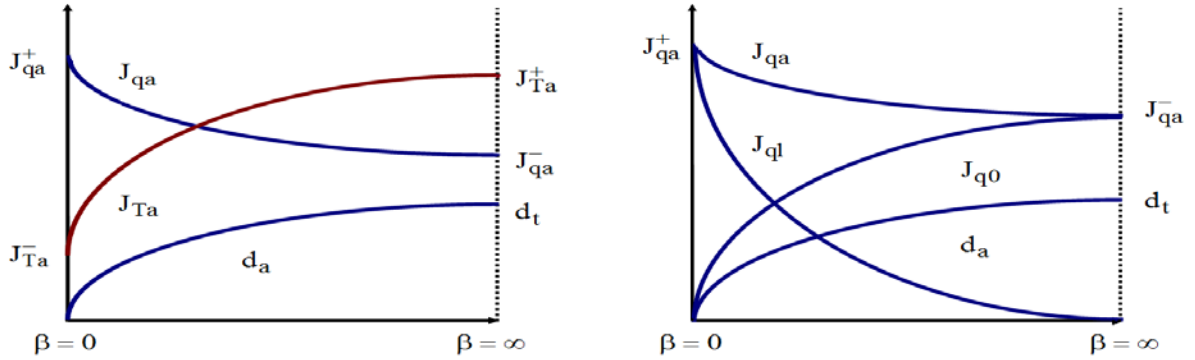
$$c_\psi(\psi_s)\frac{\partial\psi_s}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}J_{\psi s} = 0\ ,\ J_{\psi s} = -k_{\psi s}\,\partial\psi_s/\partial x\ ; \qquad -H_s \le x \le H_k \tag{3.2}$$

$$J_{\psi s} = J_{\psi sHk}\ ,\ \psi_s = \overline{\psi}_s\ ; \qquad x = -H_k\ ; \tag{3.3}$$

$$\psi_s = \psi_s^0(t)\ , \qquad x = -H_s\ ; \tag{3.4}$$

$$J_{qa}(\overline{\mu}_s) = J_{qa}^+\frac{1+b\beta(\overline{\mu}_s)}{1+\beta(\overline{\mu}_s)}\ ,\ J_{ql} = \frac{J_{qa}^+}{1+\beta}\text{, при } 0<\overline{\mu}_s<1,\ J_{qa}(\overline{\mu}_s) = bJ_{qa}^+\text{, при } 1<\overline{\mu}_s. \tag{3.5}$$

$$\beta = \frac{(D_a' + D_s')r_{stt}}{S_l}\frac{1-\delta_l\overline{\mu}_s}{1-\overline{\mu}_s} + A_{kc}\frac{J_{qa}^+(t)}{S_k}\frac{1}{1-\overline{\mu}_s}. \tag{3.6}$$



А *Б*

Рисунок 2 – Потоки тепла J_{Ta} и влаги J_{qa} в РП (*А*) и транспирация J_{ql} в РП (*Б*)

4. Распределение ассимилятов фотосинтеза в РП

Интегрируя $f_{cl} = D_c S_l(c_l - c_a)p_l$ на $0 \le x \le H_l$ в (2.10) получим систему (4.1) относительно фотосинтеза Φ_0 и систему (4.2)-(4.3) распределения долей $\rho_i(t)$ ассимилятов Φ' по биомассам m_i:

$$\Phi_0 = \frac{c_a^0 - c_l}{r_l},\ \frac{\varepsilon_\phi\sigma(T_l)}{\Phi_0} = \frac{1}{\alpha I_\phi} + \frac{r_c}{c_l}\ ,\ \Phi_0 = \varepsilon_\phi\sigma(T_l)\frac{2\alpha I_\phi}{1+\nu+\sqrt{(1-\nu)^2+4\frac{\alpha I_\phi}{c_a^0/r_c}}},\ \nu = \frac{\alpha I_\phi}{c_a^0/r_c}; \tag{4.1}$$

$$\Delta m_i = \rho_i(t)S_l\tau\Phi_0\Delta t - \tilde{R}_i'(T_l)m_i\Delta t - \tilde{R}_i\,\Delta m_i,\ \sum\rho_i(t) = 1,\ \rho_i(t) \ge 0, \text{ или} \tag{4.2}$$

$$\dot{m}_i = \rho_i(t)MF - R_i'\,m_i,\ R_i' = \tilde{R}_i'(T_l)\left(1+\tilde{R}_i\right),\ i \in \{l,k,R,s\}. \tag{4.3}$$

5. Модель роста и развития биомасс РП при дефиците влаги

$$\dot{\lambda} = (\rho_k - \lambda\rho_l)(1+\lambda)F - (R_k' - R_l')\lambda\ , \tag{5.1}$$

$$\dot{M} = M\{(1-\rho_R)F - R_{lk}'\}\ ,\ \dot{m}_R = \rho_R MF - R_R'm_R\ , \tag{5.2}$$

$$\dot{\overline{\mu}}_s = \alpha_w\overline{\mu}_s\left[J_{qa}(\overline{\mu}_s) - Q(t) - J_{\psi sHk}\right], \tag{5.3}$$

где (Воротынцев, 2017) интенсивность фотосинтеза F, коэффициенты дыхания R_i', биомассы m_i, M, отношение биомасс λ, водный потенциал $\overline{\mu}_s$ и испарение J_{qa} почвы есть:

$$\lambda=\frac{m_k}{m_l}\ ,\ M=m_l+m_k\ ,\ m_l=\frac{1}{1+\lambda}M,\ m_k=\frac{\lambda}{1+\lambda}M\ ,\ R_{ik}=R'_{lk}(\lambda,p)=\frac{R'_l(p)+R'_k(p)\lambda}{1+\lambda},$$

$$F=F(\lambda,\overline{\mu}_s,p)\equiv\frac{1}{M}\frac{S_1\tau\Phi_0}{1+\widetilde{R}_i}\approx\frac{\lambda}{\lambda+1}\frac{1-\overline{\mu}_s}{B_1\lambda+B_2(t)}\Phi_1,\ J_{qa}(\overline{\mu}_s,p)=J^+_{qa}(t)\frac{1+b\beta(\overline{\mu}_s)}{1+\beta(\overline{\mu}_s)},\ \beta(\overline{\mu}_s)=\frac{C}{MF},$$

$$B_1=1-\delta_l\overline{\mu}_s,\ B_2(t)=\frac{A_{kc}}{r_{s0}}\frac{J^+_{qa}(t)}{D'_a+D'_s}\frac{\beta_l}{\beta_k},\ \Phi_1=\frac{\beta_l\tau c^0_a}{(1+\widetilde{R}_i)},\ C=\frac{(D'_a+D'_s)r_{s0}}{\beta_l\Phi_1^{-1}}.$$

6. Модель сбалансированного оптимального роста биомасс РП

Рассмотрим задачу оптимального роста биомасс растительного покрова на заданном отрезке времени $[0,T]$, максимизирующего выбором ростовых функций $\rho_i(t)$ значение биомассы репродуктивных органов $m_R(T)$.

Согласно принципу максимума Понтрягина оптимальное управление ρ^* и оптимальная траектория (ψ^*,x^*), максимизирующие функционал $\Im(x,T)=m_R(T)$ для системы (5.1)-(5.3), должны удовлетворять следующей системе уравнений

$$\dot\psi_\lambda=-\frac{\partial}{\partial\lambda}H,\ \dot\psi_M=-\frac{\partial}{\partial M}H,\ \dot\psi_R=-\frac{\partial}{\partial m_R}H,\ \dot\psi_\mu=-\frac{\partial}{\partial\overline{\mu}_s}H;$$

$$\psi_\lambda(T)=0\ ,\ \psi_M(T)=0,\ \psi_R(T)=\frac{\partial}{\partial m_R}\Im=1,\ \overline{\mu}_s(T)=0\ ,$$

$$\rho^*=(\rho^*_l(t),\rho^*_k(t),\rho^*_R(t)),\ \psi^*=(\psi^*_\lambda(t),\psi^*_M(t),\psi^*_R(t),\psi^*_\mu(t)),\ x^*=(\lambda^*(t),M^*(t),m^*_R(t),\overline{\mu}_s(t)),$$

где $H(\rho,\psi,x,t)=\psi_M\dot M+\psi_R\dot m_R+\psi_\lambda\dot\lambda+\psi_\mu\dot{\overline{\mu}}_s$, а также максимизировать

$$H(\rho^*,\psi^*,x^*,t)=\max_{\rho\in\Gamma}H(\rho,\psi,x^*,t)\ ,\ \Gamma=\Big\{\rho:\sum\rho_i=1,\rho_i\ge0\Big\}.\qquad(6.1)$$

Обозначим через λ_0 решение уравнения $\frac{\partial}{\partial\lambda}[F(\lambda,p)-R'_{lk}(\lambda,p)]=0$, доставляющее максимум удельной интенсивности нетто-фотосинтеза $F(\lambda,p)-R'_{lk}(\lambda,p)$. Пусть, как в данной модели, этот максимум единственный.

Теорема. Пусть: *A*) λ_0 – единственный максимум функции $F(\lambda,p)-R'_{lk}(\lambda,p)$, причем $F(\lambda_0,p)-R'_{lk}(\lambda_0,p)>0$; *B*) внешняя среда $p=p(t)$ постоянна, в том числе водный потенциал $\overline{\mu}_s$; *C*) коэффициенты дыхания $R'_l=R'_k=R'$ равны и постоянны. Тогда оптимальные модельные ростовые функции $\rho^*_i(t)$ и траектории биомасс $m_i(t)$ представляет рисунок 3, где $\lambda^*=\lambda_0\approx\sqrt{B_2/B_1}$:

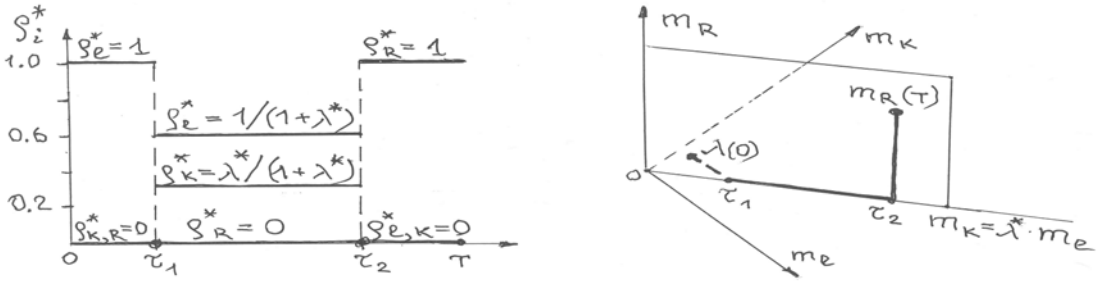


Рисунок 3 – Оптимальные ростовые функции $\rho^*_i(t)$ и траектории биомасс m_i, $i\in\{l,k,R\}$

Оптимальное решение выделяет 3 фазы развития РП: 1-я начальная фаза на $[0,\tau_1]$ скорейшего выхода на магистраль с максимальной удельной интенсивностью нетто-фотосинтеза $F(\lambda^*)-R(\lambda^*)$, 2-я фаза сбалансированного экспоненциального роста $\frac{d}{dt}\ln M=F(\lambda^*)-R_{lk}(\lambda^*)$ биомассы $M=m_l+m_k$ на магистрали $m_k=\lambda^*m_l$ при $t\in[\tau_1,\tau_2]$, 3-я фаза роста репродуктивной биомассы m_k при $t\in[\tau_2,T]$, $\tau_2\approx1-F^{-1}(\lambda^*)$.

Такой вполне ожидаемый результат является особенным для задачи (6.1), ибо обычно $\max_{\rho\in\Gamma} H\left(\rho,\psi^*,x^*\right)$, достигается в вершинах симплекса Γ. Сравнивая итоговую оптимальную модель с (5.1)-(5.3), а тем более с (2.1)-(2.16), можно заметить, что применение здесь принципа оптимальности значительно упрощает эти модели, а также существенно повышает устойчивость моделей к погрешности измерения их коэффициентов в условиях случайной внешней среды.

Литература

Воротынцев А.В. Модель оптимального роста биомасс растительного покрова // Труды МФТИ. 2017. Том 9. № 3. С. 172-181.

Полуэктов Р.А. Динамические модели агроэкосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 312 с.

О ФРАКТАЛЬНОЙ ПРИЧИНЕ ПОЯВЛЕНИЯ ГРАН В ХЛОРОПЛАСТЕ

Галицкий В.В.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
galvv@rambler.ru

Аннотация: Образование современных гран в хлоропластах есть следствие фрактального характера роста первичных тилакоидов у цианобактериальных симбионтов.

В статье (Mullineaux, 2005) обсуждались возможные с точки зрения современных представлений о фотосинтезе в растениях и цианобактериях причины реализации фотосинтеза в хлоропластах растений в гранах – весьма сложных структурах с многослойными внутренними цилиндрическими стеками из мембран, несущих фотосистемы PSII и PSI. Каждый хлоропласт содержит до 100 гран, имеющих в свою очередь до 20 слоев специфических тилакоидных мембран, соединенных намотанной на цилиндр спиральной мембраной – ламелой (Mustárdy, Garab, 2003), которая также связывает граны хлоропласта. Анализ, проведенный в работе (Mullineaux, 2005), привел ее автора к выводу об отсутствии отчетливых и однозначных представлений почему хлоропласты растений в отличие от их эволюционных предшественников – цианобактерий организуют процесс фотосинтеза в сети гран.

В работах (Galitskii, 2017; 2018) представлен модельный анализ траекторий времен жизни ветвей всех 4-х порядков ели Европейской (по данным Цельникер, 1994) в полном диапазоне (0 – 3) фрактального параметра μ, связывающего зеленую биомассу B дерева с размером H его кроны ($B \square H^{\mu}$). Анализ показал наличие ветвей 1 – 3 порядков в диапазоне (0 – 1), соответствующем точечным множествам, которые согласно теории эндосимбиогенеза (Margulis, 1981) могут быть интерпретированы как множество симбионтов в теле хозяина.

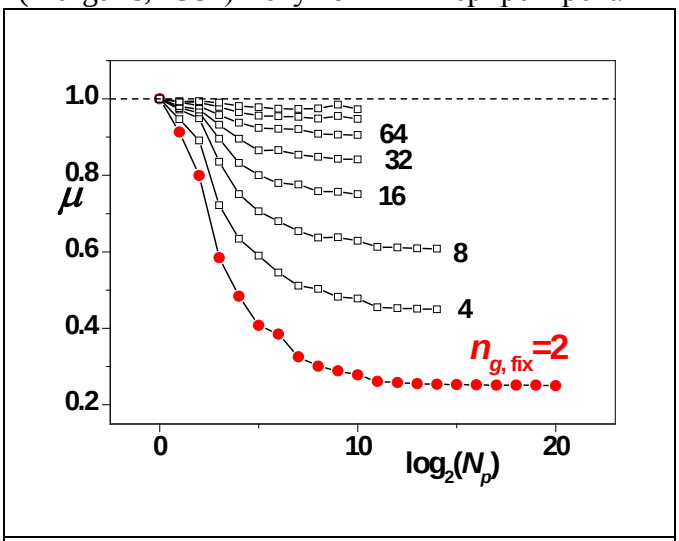


Рисунок 1. Траектории $\mu(N_p=N_g*n_{g,\mathrm{fix}})$. N_g – число групп, $n_{g,\mathrm{fix}}$ - фиксированное число точек в группе.

Модель фрактальных свойств *растущего* множества точек на интервале, никак математически не связанная с секционной моделью системы ветвей ели и показавшая согласные с ней результаты, продемонстрировала, что траектория параметра μ с ростом числа точек N_p в множестве, состоящем из групп точек фиксированной численностью по 2 на группу, монотонно уменьшается от 1, стремясь к величине ≈0.25 (рисунок 1). Очевидно, что фиксирование численности точек в группах связано с начальным отсутствием или недостаточностью соответствующей инфраструктуры у хозяина эндосимбиоза.

При этом с ростом общего числа фотосинтезирующих точек растет и общая продукция фотосинтеза системы, но уменьшается его эффективность, что выражается в увеличении размера фотосинтезирующей системы $H \square B^{1/\mu} \rightarrow B^4 \square N_p{}^4$. Естественно предполагать, что в исходном "проекте" хозяина эндосимбиоза не была предусмотрена возможность соответствующего роста его размера и искать решение этой проблемы, по-видимому, пришлось совместно предшественникам нынешних цианобактерий (увеличивать индивидуальную эффективность фотосинтеза) и хозяину (создавать достаточную инфраструктуру). Цианобактерии могли "подготовиться" заранее в ходе своей эволюции и увеличить эффективный "интервал" с фотосинтезирующими

системами (“точками”) при сохранении общего объема и размеров клетки, сложив его в несколько слоев и расположив на периферии вблизи внешней мембраны клетки (рисунок 2). Так была заложена основа будущей *граны* – прообраз стека из тилакоидов - плоских фотосинтезирующих мембран, содержащих внутри себя *люмен* – пространство, где идет комплекс биохимических реакций фотосинтеза.

В статье (Ting et al. 2007) для двух штаммов (экотипов) *Prochlorococcus* – цианобактерии, составляющей почти половину нетто первичной продукции в некоторых районах открытого океана, была исследована фотосинтезирующая ламельная структура. Было показано, что приуроченность этих штаммов к среде различной освещенности непосредственно отражается в ламельной структуре (рисунок 2). Таким образом, образование прото-гран было вызвано геометрическими ограничениями роста фотосинтезирующей системы свободных цианобак-

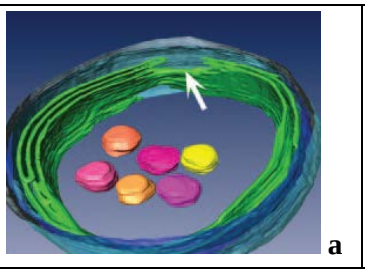


Рисунок 2. Увеличение индивидуальной фотосинтетической продукции (по Ting et al. 2007). Модельная крио-электронная томография, морские цианобактерии *Prolorococcus*, Атлантика, зеленое – фотосинтезирующие ламели. Штаммы: **a**) MED4, 3 ламели, поверхностное обитание; **b**) MIT9313, 5 ламелей, (>50 м глубины).

терий и, по-видимому, начиналось самими свободно плавающими цианобактериями для собственных нужд еще до образования эндосимбиоза, и затем было продолжено совместно с хозяином с использованием особенностей устройства гран современных растений, обсужденных в (Mullineaux, 2005).

Как следует из анализа морфологии тилакоидных структур существующих цианобактерий (Mareš at al. 2019), спектр вариантов весьма обширен. Авторы выделяют семь групп – от полного отсутствия тилакоидов (одноклеточная цианобактерия *Gloeobacter violaceus*), через в какой-то степени различимые пространственные структуры (пристеночные, концентрические, радиальные, параллельные) и до полностью, как представляется, беспорядочных распределений. Этот солидный набор 3D-конструкций состоит, по-видимому, из “пробных” не пошедших в эндосимбиотические “серии” вариантов. Действующая в хлоропластах и сейчас конструкция удивляет требующей пространственного воображения формой и эффективно решает комплекс противоречивых и разноплановых связанных с фотосинтезом задач, обсужденных в (Mullineaux, 2005).

Литература

Galitskii V.V. Evolutionary Trajectories in the Parameter Space of the Sectional Model of Spruce (*Picea abies*) Crown: Emergence of the “Protoplant” // Biol. Bull. Rev. 2017. V. 7. № 5, P. 403–414.

Galitskii V.V. Fractal features of proto-plant's origin and their possible consequences // bioRxiv. 2018. http://dx.doi.org/10.1101/083543 .

Mareš J., Strunecký O., Bucinská L., Wiedermannová J. Evolutionary Patterns of Thylakoid Architecture in Cyanobacteria // Front. in Microbiol. 2019. V. 10. #277.

Margulis L. Symbiosis in Cell Evolution. Life and its Environment on the Early Earth. San Francisco: W.H. Freeman, 1981.

Mullineaux C.W. Function and evolution of grana // Trends Plant Sci. 2005. V. 10 No.11. P. 521-525.

Mustárdy L., Garab G. Granum revisited. A three-dimensional model – where things fall into place // Trends Plant Sci. 2003. V. 8. P. 117–122.

Ting C.S., Hsieh C., Sundararaman S., Mannella C., Marko M. Cryo-Electron Tomography Reveals the Comparative Three-Dimensional Architecture of *Prochlorococcus*, a Globally Important Marine Cyanobacterium // J. Bacter, 2007. Vol. 189. № 12. P. 4485–4493.

Tsel’niker Ju.L. The structure of spruce crown // Lesovedenie (Russ. Forest Sci.). 1994. № 4. P. 35–44. (In Russian).

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАДИАЦИОННОГО РЕЖИМА В НЕОДНОРОДНОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ПРИ ПОМОЩИ МЕТОДА МОНТЕ-КАРЛО

Гандилян Д.В. [1], Левашова Н.Т.[2], Ольчев А.В.[3]

[1]*МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, Москва, Россия*
david.ghandilyan@mail.ru
[2]*МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, Москва, Россия*
natasha@npanalytica.ru
[3]*МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет, ИПЭЭ РАН, Москва, Россия*
aoltche@yandex.ru

Аннотация: Реализован алгоритм, основанный на методе Монте Карло, для расчета пропускания и отражения солнечной радиации от неоднородного растительного покрова. Для воссоздания пространственной структуры растительного покрова построена фрактальная модель дерева, основанная на использовании принципа самоподобия.

1. Введение

Среди различных модельных подходов, описывающих перенос и отражение солнечной радиации внутри неоднородного растительного покрова, модели основанные на методе Монте Карло считаются одними из наиболее перспективных (Росс, Маршак, 1988). Метод Монте-Карло это статистический подход, согласно которому освещенность в некоторой точке пространства (x,y,z) может быть рассчитана, как среднее от N реализаций взаимодействия падающих лучей, движущихся вдоль направления $\Omega=\{\varphi,\theta\}$, с элементами растительности. Это метод включает следующие этапы: 1) разработку модели, описывающей структуру растительности, 2) определение траектории движения фотона до взаимодействия с растительными элементами, 3) определение направления движения фотона после первого и последующих взаимодействий с растительностью, 4) задание условий выхода фотона из процесса последовательных взаимодействий.

2. Фрактальная модель дерева и модель переноса солнечной радиации в растительном покрове

Для построения модели растительного покрова и отдельного дерева были использованы методы фрактальной геометрии (рис.1 а). Модель самоподобного дерева строилась посредством последовательного применения правила ветвления с помощью математического пакета Wolfram Mathematica.

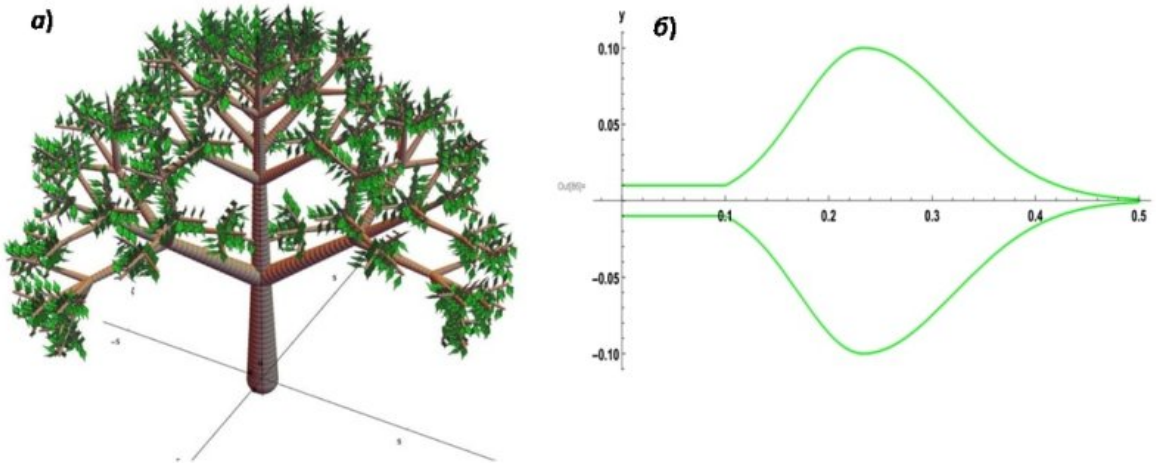


Рисунок 1 – *а*) Модель отдельного дерева, *б*) модель листа

На первом шаге в алгоритме задавались координаты дерева, длина ствола и первой ветви, а также зенитный и азимутальный углы ветвей первого порядка. Для поворота ветвей использовалась функция поворота RotationMatrix. При построении модельного дерева использовался также масштабный коэффициент обратный «золотому сечению» $\alpha \approx 1.618$, который для первых боковых ветвей был равным α^{-1}, а для вторых – α^{-2}, и т.д. Для моделирования ветвления дерева использовалась функция NestList[*f*,*x*,*n*], возвращающая список аргументов (направление, начальная координата и толщина ветки) функции поворота и масштабирования ветвей, f к каждой из n координат x. Для моделирования формы отдельного листа использовалась суперпозиция функций Гаусса (рис. 1 б).

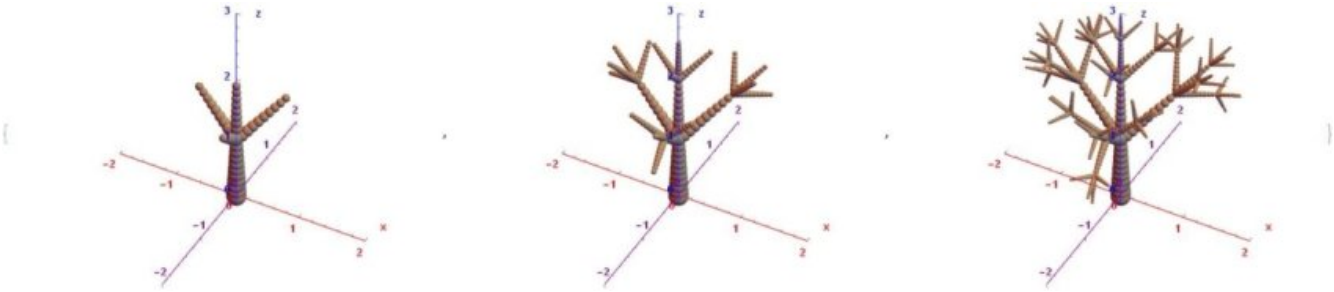


Рисунок 2 - Построение ветвей дерева с помощью алгоритмов фрактальной геометрии.

В ходе применения алгоритма Монте-Карло для определения направления рассеяния солнечных лучей после взаимодействия с элементами растительности вводится случайная величина ξ, равномерно распределенная на отрезке [0,1]. Направление движения фотона, θ определяется согласно равенству $\xi = \cos\theta$. Величина азимутального угла φ считается равномерно распределенной на отрезке [0,2π]. Для определения типа взаимодействия вводится величина $W_R=r_D/(r_{D+}t_D)$, где r_D и t_D – коэффициенты отражения и пропускания листа, соответственно. Тип взаимодействия определяется согласно неравенству $\theta < W_R$. Если это неравенство выполнено, то считается, что произошло отражение, если $\theta > W_R$ – пропускание. В результате каждой реализации алгоритма определяется величина радиационного потока, вдоль направления Ω: $Q(\Omega)=p(\Omega)W(x_l,\theta)$, где $p(\Omega)$ – вероятность рассеяния радиации в телесный угол Ω, а $W(x_l,\theta)$ – мощность энергии фотона после l взаимодействий, определяемая согласно рекуррентным соотношениям $W(x_1)=1$, $W(x_l)=(1-\kappa)W(x_{l-1})$, где κ – коэффициент абсорбции. Величина вклада в освещенность отдельного луча определяется как арифметическое среднее от N реализаций.

Рисунок 3 - Примеры реализации взаимодействия 3268 лучей с элементами растительности

Литература

Ross J.K., Marshak A.L., Calculation of canopy bidirectional reflectance using Monte Carlo method // Remote Sens. Environ. 1988. N 24. P. 213–225.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОНА

Гиричева Е.Е.[1,2]

[1]*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*
[2]*Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*
evg.girichevа@yandex.ru

Аннотация: рассматривается модель пространственно-временной динамики сообщества фитопланктона, мелкого и крупного зоопланктона. Трофическая функция крупного зоопланктона учитывает доли растительной и животной пищи в его рационе. Для модели получены области параметров, при которых в системе возможно образование стационарных пространственно-неоднородных структур.

1. Введение

Вертикальное распределение фитопланктона в океане определяется уменьшающейся с глубиной интенсивностью солнечной радиации и поступающими со дна питательными вещества. Как правило вертикальные профили фитопланктона имеют один или несколько максимумов, а с глубиной биомасса убывает. Не столь очевидны причины пространственной неоднородности зоопланктона, поскольку многие виды зоопланктона способны самостоятельно совершать вертикальные перемещения. Еще одним возможным источником возникновения пространственных неоднородностей являются биологические взаимодействия между фитопланктоном и зоопланктоном (Steele, Henderson, 1992; Malchow et al., 2002). Один из способов оценить влияние трофических отношений в планктонном сообществе на пространственную неоднородность состоит в качественном анализе модели вертикального распределения планктона. В представленной работе рассматривается математическая модель планктонного сообщества, включающего фитопланктон, мелкий и крупный зоопланктон, в верхнем перемешанном слое воды.

2. Описание модели

Изменение плотности популяций фитопланктона ($P(x,t)$), мелкого зоопланктона ($Z_1(x,t)$) и крупного зоопланктона ($Z_2(x,t)$) опишем системой уравнений:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial P}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + rP\left(1-\frac{P}{K_P}\right) - \frac{\mu_1 P}{K_1+P} Z_1 - \frac{\mu_2 \rho_1 P}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1} Z_2;\\
\frac{\partial Z_1}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 Z_1}{\partial x^2} + \frac{\alpha_1 \mu_1 P}{K_1+P} Z_1 - \frac{\mu_2 \rho_2 Z_1}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1} Z_2 - m_1 Z_1; \qquad (1)\\
\frac{\partial Z_2}{\partial t} &= D_3 \frac{\partial^2 Z_2}{\partial x^2} + \frac{\alpha_2 \mu_2 (\rho_1 P+\rho_2 Z_1)}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1} Z_2 - Z_2(m_2+\delta Z_2).
\end{aligned}$$

Здесь D_1, D_2, D_3 – коэффициенты турбулентной диффузии, r – максимальная скорость роста фитопланктона, K_P – емкость его экологической ниши. Фитопланктон выедается мелким и крупным зоопланктоном со скоростями μ_1 и μ_2, K_1 и K_2 – константы полунасыщения, α_1 и α_2 –усвояемость пищи зоопланктоном, m_1 и m_2 – коэффициенты естественной смертности, крупный зоопланктон также выедается высшими трофическими уровнями со скоростью δ. Трофическая функция крупного зоопланктона зависит от плотности фитопланктона и мелкого зоопланктона с весовыми коэфициентами ρ_1 и ρ_2 ($\rho_1+\rho_2=1$) .

3. Результаты и обсуждение

На основе линейного анализа модели (1) были получены области параметров, при которых внутреннее равновесие системы является устойчивым к пространственно-неоднородным возмущениям. При малых долях фитопланктона в рационе крупного зоопланктона возможна неустойчивость системы по Тьюрингу. На рисунке 1 представлена динамика системы для двух значений константы полунасыщения мелкого зоопланктона. Значения остальных параметров являются фиксированными и принадлежат области неустойчивости по Тьюрингу (Segel, Jackson, 1972). Пространственная координата нормирована, за максимальную принята глубина 100 м.

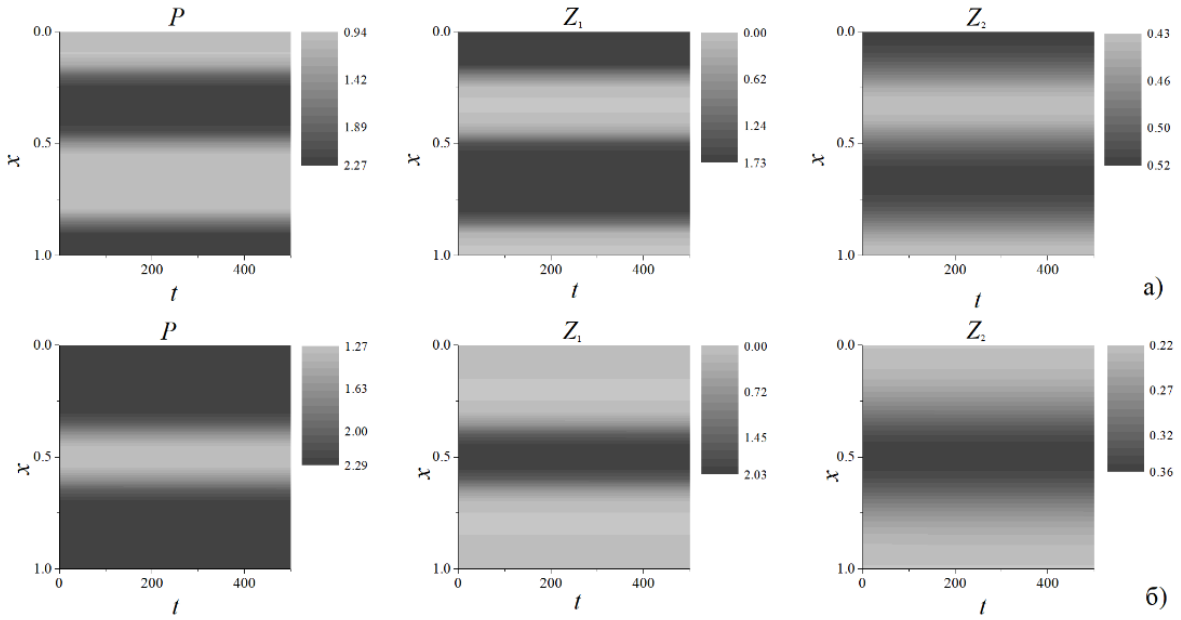


Рисунок 1 – Вертикальная структура планктона: а) K_1=0.5, б) K_1=1

Рисунок демонстрирует стационарное пространственно-неоднородное распределение популяций по глубине. Изменением параметра приводит к смещению по глубине максимумов биомассы популяций. При этом крупный зоопланктон агрегируется в областях высокой плотности мелкого зоопланктона.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-01-00213).

Литература

Steele J. H., Henderson E. W. A simple model for plankton patchiness // J. Plankton Res. 1992. V. 14. P. 1397–1403.

Malchow, H., S.V. Petrovskii, A.B. Medvinsky, 2002, Numerical study of plankton-fish dynamics in a spatially structured and noisy environment // Ecol. Model. 2002. V. 149. P. 247-255.

Segel L.F., Jackson J.L. Dissipative structure. An explanation and an ecological example // J. Theor. Biol. 1972. V. 37. P. 345-359.

ПЛОХО ОБУСЛОВЛЕННЫЕ И НЕКОРРЕКТНЫЕ ЗАДАЧИ В ЭКОЛОГИИ

Глаголев М.В. [1,2,3], Сабреков А.Ф.[3]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*
[2]*Институт лесоведения РАН, Москва, Россия*
m_glagolev@mail.ru
[3]*Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия*
sabrekovaf@gmail.com

Аннотация: рассмотрены понятия плохо обусловленной и некорректной задачи. Описан простейший численный метод, позволяющий выявлять плохую обусловленность и некорректность наиболее часто встречающегося типа (вызванную неустойчивостью решения по входным данным). Данный метод рассмотрен на примере анализа обусловленности задачи идентификации параметров модели.

1. Введение

Задача называется корректной (по Ж. Адамару) если: (1) ее решение существует, (2) оно единственно и (3) непрерывно зависит от входных данных (или, иначе, «устойчиво по входным данным»). К классу некорректных задач (далее – НеЗ) относятся такие, в которых какое-либо из этих условий не выполнено (Самарский и Вабищевич, 2004). Поначалу существовала следующая точка зрения (Курант и Гильберт, 1945): любая задача обязана удовлетворять требованиям корректности. Однако по мере развития естественных наук, исследователи все чаще сталкивались с НеЗ, имеющими важное значение в приложениях.

Например, обратные задачи (далее – ОЗ) математической физики часто относятся к классу некорректных (Самарский и Вабищевич, 2004). В частности, таковыми являются задача определения зависящего от времени коэффициента теплопроводности по динамике температур; некоторые задачи определения коэффициентов дифференциальных уравнений и их систем по решениям, известным с погрешностью; задачи томографии и др. (Денисов, 1994). С точки зрения практических вычислений, к НеЗ примыкают так называемые плохо обусловленные задачи (далее – ПОЗ), формально являющиеся корректными.

Наличие у задачи устойчивости означает, что ее решение может быть найдено со сколь угодно малой погрешностью (δv) если погрешности исходных данных (δf) достаточно малы. Однако на практике δf не могут быть сделаны *сколь угодно* малыми. Задачу называют *плохо обусловленной*, если малым погрешностям входных данных отвечают сильные изменения решения. Величина α в неравенстве $\delta v \le \alpha \cdot \delta f$ называется *числом обусловленности* (здесь δv и δf – имеют смысл *относительных* погрешностей). Для ПОЗ $\alpha >> 1$. Но точный ответ на вопрос о значении α, при котором следует признать, что задача стала ПОЗ, существенно зависит от предъявляемых требований к точности решения и от уровня обеспечиваемой точности исходных данных (Engeln-Mullges and Uhlig, 1996).

Очевидно, что многие из перечисленных задач возникают и в математической экологии. Но, к сожалению, соответствующая теория, как правило, не затрагивается в современных курсах математики для экологов. Целью настоящей работы было: обратить внимание на широкое распространение НеЗ и ПОЗ в математической экологии, а также дать простейший численный метод, позволяющий выявлять плохую обусловленность и некорректность наиболее часто встречающегося типа (вызванную неустойчивостью решения по входным данным). К сожалению, в силу крайней ограниченности объема тезисов, мы сможем лишь упомянуть отдельные примеры, а подробное их рассмотрение дать в докладе.

2. Некорректности, вызванные нарушением условий существования и единственности

Классическая некорректная постановка *прямой задачи* (Курант и Гильберт, 1945) может возникать из-за того, что для заданного уравнения переноса решение существует не

при любых граничных условиях. Такая ситуация имеет место, например, при расчете стационарных профилей почвенной органики в (Смагин и др., 2001). Возникновение НеЗ означает, что какая-то из гипотез (принятых при исходной формулировке модели) неверна и, таким образом, оно приводит к пересмотру системы гипотез, ведущему к возникновению нового знания о моделируемом природном объекте.

3. Плохая обусловленность и некорректность, вызванная неустойчивостью решения

Особое значение имеет именно 3-е условие корректности, которое обеспечивает малое изменение решения при малом изменении входных данных (Самарский и Вабищевич, 2004), поскольку с такими задачами приходится сталкиваться чаще всего. К счастью, один из методов, позволяющий идентифицировать подобные задачи, весьма прост. Пусть заданы входные данные f и операторное уравнение (Θ – некоторый оператор)

$$f = \Theta v$$

из которого надлежит найти решение $\boldsymbol{v}$. Для определенности в качестве v будем рассматривать вектор параметров математической модели, а $\boldsymbol{f}$ – предсказания по модели для какой-либо переменной, по которой имеются экспериментальные данные (т.е. $\boldsymbol{f}$ также может представлять собой вектор). Проще говоря, рассматривается задача идентификации параметров по экспериментальным данным.

Алгоритм анализа обусловленности состоит в следующем: (i) необходимо задаться какими-то значениями элементов $\boldsymbol{v}$; (ii) рассчитать по ним элементы $\boldsymbol{f}$; (iii) затем слегка «испортить» рассчитанные значения, наложив на них случайный шум $\Delta\boldsymbol{f}$, моделирующий погрешность экспериментальных данных; и, наконец, (iv) по зашумленным значениям ($\boldsymbol{f}+\Delta\boldsymbol{f}$) путем решения ОЗ рассчитать параметры, которые теперь мы обозначим $\boldsymbol{v}^*$ (поскольку их значения будут несколько отличаться от исходных). Т.к. исходные параметры ($\boldsymbol{v}$) нам абсолютно точно известны, то описанная процедура позволит оценить: насколько сильно погрешность вкупе с конкретным алгоритмом решения ОЗ их искажает. В силу случайности каждой конкретной реализации $\Delta\boldsymbol{f}$, для получения статистически значимых оценок влияния погрешности «экспериментальных» данных $\boldsymbol{f}$ на погрешность результата $\boldsymbol{v}$, вышеописанная процедура должна быть выполнена многократно – согласно (Варфоломеев и Гуревич, 1999): $(N_v+1)\cdot N_f$ раз, где N_v и N_f – количество элементов соответствующих векторов. Некоторые примеры приложения данного метода к математическим задачам биологии и почвоведения см. в (Еремеев и др., 1989, Panikov et al., 1992, Моченов и др., 2017). Часто задача определения одной части параметров оказывается хорошо обусловленной, а другой – ПОЗ. Например, такая ситуация имеет место для моделей, рассмотренных в (Паников, 1992).

Литература

Варфоломеев С.Д., Гуревич К.Г. Биокинетика: Практический курс. М.: ФАИР-ПРЕСС, 1999. 720 с.

Денисов А.М. Введение в теорию обратных задач. М.: Изд-во МГУ, 1994. 208 с.

Еремеев Н.Л., Карякин А.А., Казанская Н.Ф. Кинетика растворения твердых белковых субстратов протеиназами. Выбор механизма реакции // Биохимия. 1989. Т. 54. № 3. С. 503-510.

Курант Р., Гильберт Д. Методы математической физики. Т. 2. М.-Л.: ГОСТЕХИЗДАТ, 1945. 620 с.

Моченов С.Ю., Чуркина А.И., Глаголев М.В. Анализ корректности почвенно-градиентного метода измерения эмиссии газов // Математическое моделирование в экологии: Материалы V Национальной научной конференции с международным участием. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2017. С. 131-133.

Паников Н.С. Кинетика роста микроорганизмов: Общие закономерности и экологические приложения. М.: Наука, 1992. 311 с.

Самарский А.А., Вабищевич П.Н. Численные методы решения обратных задач математической физики. М.: Едиториал УРСС, 2004. 480 с.

Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М., Хайдапова Д.Д., Губер А.К. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: Изд-во МГУ, 2001. 120 с.

Engeln-Mullges G., Uhlig F. Numerical Algorithms with Fortran. Berlin *etc*.: Springer, 1996. 602 p.

Panikov N.S., Blagodatsky S.A., Blagodatskaya J.V., Glagolev M.V. Determination of microbial mineralization activity in soil by modified Wright and Hobbie method // Biology and Fertility of Soils. 1992. V. 14. № 4. P. 280-287.

АНАЛИЗ ОТКЛИКА ЭМИССИИ МЕТАНА ИЗ ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ НА КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Голубятников Л.Л.

Институт физики атмосферы им. А.М.Обухова РАН, Москва, Россия
golub@ifaran.ru

Аннотация: На основе экспериментальных данных о потоках метана в атмосферу из болотных экосистем тундровой зоны Западной Сибири и опубликованных данных о первичной биологической продукции фитоценозов этой территории установлена линейная зависимость между рассматриваемыми величинами. Полученная зависимость использована для оценки отклика эмиссии метана из тундровых экосистем Западной Сибири на вероятные климатические изменения: к концу XXI века эмиссия метана может возрасти на 20-40%.

Площадь тундровых экосистем Западной Сибири составляет около 340 тыс. км^2. Болотные экосистемы занимают около 23% этой территории соответственно (Романова и др., 1977). В 2010–2017 гг. на ключевых участках тундры Западной Сибири были проведены исследования с целью оценки потоков метана в атмосферу из заболоченных экосистем этого региона. На каждом участке исследованы разнообразные болотные микроландшафты (мёрзлые бугры, приозёрные сплавины, внутриболотные озёра, олиготрофные мочажины, мезотрофные топи, эвтрофные болота).

На основе экспериментальных данных получено, что эмиссия метана из переувлажненных экосистем тундры Западной Сибири составляет около 0.1 МтСН$_4$/год. Годовой поток метана в атмосферу из тундровых озер и болот Западной Сибири составляет, соответственно, около 17% и 83% годовой эмиссии метана с территории тундровой зоны рассматриваемого региона. На основе полученных данных и оцифрованной типологической карты болот Западно-Сибирской равнины для пространственного разрешения 0.5°×0.5° составлена карта распределения эмиссии метана для рассматриваемого региона Западной Сибири.

Прогнозируемые глобальные изменения климата могут привести к существенному изменению динамики потоков углерода в северных экосистемах и, в частности, к увеличению эмиссии метана из болотных экосистем (Ciais et al., 2013). Ряд исследователей, анализировавших зависимость потоков метана из экосистем в атмосферу от ряда климатических параметров и характеристик окружающей среды, установили наличие взаимосвязи эмиссии метана и первичной биологической продукции растительного покрова. В работе (Friborg et al., 2000) для определения глобальной эмиссии метана использовалась линейная зависимость от продуктивности растительного покрова экосистем.

Используя полученную карту распределения эмиссии метана и карту первичной биологической продукции для тундровых фитоценозов Западной Сибири (Голубятников и др., 2005), для пространственного разрешения 0.5°×0.5° проанализирована зависимость эмиссии метана от продуктивности растительного покрова болотных экосистем изучаемого региона. Для рассматриваемой территории установлена линейная зависимость эмиссии метана от продуктивности растительного покрова болотных экосистем с коэффициентом линейного тренда 5.9 (R^2=0.79).

Полученная зависимость использована для оценки отклика потока метана в атмосферу из болотных экосистем региона на вероятные климатические изменения. Рассмотрены ожидаемые климатические изменения согласно результатам расчетов по климатической модели ИФА РАН для умеренного сценария антропогенных воздействий SRES B1, и для агрессивного сценария антропогенных воздействий SRES A2. Изменение значений первичной биологической продукции растительного покрова для экосистем региона согласно

используемым климатическим сценариям получено по модели, разработанной в Лаборатории математической экологии ИФА РАН (Голубятников, Денисенко, 2001).

Согласно выполненным расчётам, при реализации сценария SRES A2 эмиссия метана из тундровых экосистем Западной Сибири к 2050 году увеличится на 15%, к концу XXI века она может возрасти до 40%. При реализации умеренного сценария антропогенного воздействия SRES B1 эмиссия метана из экосистем рассматриваемой территории к середине XXI века превысит современную эмиссию на 19% и в дальнейшем (до конца XXI века) значение эмиссии метана изменится незначительно. Сравнение пространственных распределений прогнозируемых значений эмиссий метана показало, что при абсолютном увеличении значений эмиссии не ожидается существенного изменения в пространственном распределении их значений.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Новые вызовы климатической системы Земли" и в рамках госзадания АААА–А18–118032090072–9.

Литература

Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. Отклик первичной биологической продукции растительности Европейской России на изменение климата // Изв. РАН, сер. геогр. 2001. №6. С.42–50.

Голубятников Л.Л., Мохов И.И., Денисенко Е.А., Тихонов В.А. Модельные оценки влияния изменений климата на растительный покров и сток углерода из атмосферы // Изв. РАН. Физика атмосферы и океана. 2005. Т. 41. № 1. С. 25–35.

Романова Е.А., Быбина Р.Т., Голицына Е.Ф., Иванова Г.М., Усова Л.И., Трушникова Л.Г. Типологическая карта болот Западно-Сибирской равнины. Масштаб 1:2 500 000. Л.: ГУГК. 1977. 1л.

Ciais P., Sabine C., Bala G., Bopp L., Brovkin V., Canadell J., Chhabra A., DeFries R., Galloway J., Heimann M., Jones C., Le Quéré C., Myneni R.B., Piao S., Thornton P. Carbon and Other Biogeochemical Cycles // Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 2013. P. 465–570.

Friborg T., Christensen T.R., Hansen B.U., Nordstroem C., Soegaard H. Trace gas exchange in a high-arctic valley: landscape CH_4 fluxes measured and modeled using eddy correlation data // Glob. Biogeochem. Cycl. 2000. V. 14. № 3. P. 715–723.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСОВ С ПОМОЩЬЮ СЛУЧАЙНЫХ ТОЧЕЧНЫХ ПОЛЕЙ

Грабарник П.Я.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Российская Федерация
pavel.grabarnik@gmail.com

Аннотация: мы описываем трудности, которые встречаются при моделировании пространственной структуры старовозрастных лесов и предлагаем пути преодоления этих трудностей.

При моделировании пространственной структуры старовозрастных лесов методами стохастической геометрии возникает ряд трудностей. Во-первых, размерная структура древостоя является следствием как конкурентных взаимоотношений, так и наличием разновозростных особей, что влечет необходимость выбора большего числа размерных классов и делает задачу многопараметрической. Оценивание большого числа параметров при ограниченном объеме данных сопряжено с высокой неопределенностью оценок и в этом случае приходится прибегать к различным приемам, основанным на включении в вычислительные процедуры априорной информации, например, к байесовским методам. Во-вторых, старовозрастные леса характеризуются развитой формой сукцессионных смен видов деревьев, когда пионерные виды замещаются теневыносливыми или более конкурентными видами. В случае многовидовых древостоев необходимы методы, которые одновременно используют качественные и количественные переменные. До последнего времени в литературе не встречался анализ пространственных систем, объекты которых обладали смешенным типом характеристик. В-третьих, старовозрастные леса как правило проходят или уже прошли стадию распада древостоя и образуют окна возобновления. В некоторых случаях проростки древесных растений сталкиваются в окнах возобновления с сильным конкурентом в травянисто-кустарничковом ярусе. Этот этап развития древостоя характеризуется «островной» структурой, где значительную часть территории лесного участка занимают области, на которых возобновление древесных растений затруднено. Таким образом, статистические методы должны быть адаптированы к наличию неоднородностей масштаба, сравнимого с размером окон, образованных упавшими деревьями, или группировками таких окон.

Чтобы обойти первую из упомянутых трудностей мы предлагаем использовать методологию генерации расположений деревьев на лесном участке, основанную на так называемом методе реконструкции. Этот метод позволяет с высокой достоверностью получать пространственные структуры древостоев, статистически сходные с наблюдаемыми в природе. Примером одной из задач пространственной статистики в экологии, для решения которой новый подход особенно эффективен, является подбор наиболее чувствительных статистических характеристик (summary function) для проверки гипотез о типе размещения растений в сообществе. Для этого конструируют модели с известными свойствами и с помощью компьютерного эксперимента оценивают мощность критерия для исследуемой статистической характеристики (см. Grabarnik, Chiu, 2002). Неудовлетворительность такого подхода связана с тем обстоятельством, что подобрать модель, которая позволяла бы создавать размещения деревьев с необходимыми свойствами, например, для случая старовозрастных лесов, достаточно трудно. Поэтому на практике используют только несколько типов моделей с небольшим числом параметров. Такие модели описаны, например, в работе (Myllymäki et al., 2015).

Хотя данный подход является стандартным в математической статистике, он не вполне отвечает задачам, которые возникают в реальной экологической практике. Разнообразие структурных особенностей в размещении деревьев слишком велико, чтобы можно было

ограничиться небольшим списком моделей. Альтернативный метод реконструкции древостоя позволяет генерировать размещения, статистически близкие к реальным, для сколь угодно сложно структурированных древесных синузий.

Для применения в данной работе метод реконструкции был реализован в виде программного кода на языке программирования системы R. На Рисунке 1 представлены результаты генерации модельного размещения на основе реальных данных (площадка 50 х 50 м, северная Финляндия, район Инари, сосново-еловый лес) с помощью метода реконструкций. Меры близости основаны на парной корреляционной функции и *L*-функции (Грабарник, 2010).

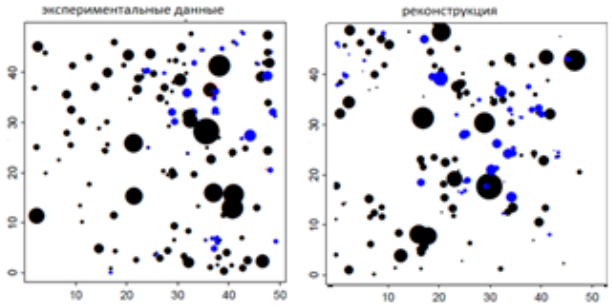


Рисунок 1 - Пример работы метода реконструкции. Слева - реальное размещение деревьев, справа - смоделированное размещение с помощью метода реконструкций. Размеры кругов соответствуют диаметрам деревьев, цвет кругов представляет вид деревьев (черный цвет для сосны, синий цвет для ели)

Чтобы преодолеть вторую трудность нами была введена новая характеристика - распределение расстояния до k-того ближайшего соседа, взвешенного на значение функции, зависящей от марок, которые кодируют информацию о характеристиках дерева, таких как диаметр ствола на высоте груди или высота дерева. От выбора подходящей описательной функции во многом зависит качество реконструкции размещения деревьев.

Третья из указанных выше проблем относится к анализу пространственной структуры древостоя в условиях неоднородного распределения древесной растительности. Эта проблема возникает не только в случае старовозрастных лесов, но и во многих других практических ситуациях. Например, в случае бедных почв возобновление зависит от пространственного распределения ресурса. Такой тип взаимодействия формирует неоднородные структуры, для которых не существует общепринятых методик анализа. Один из подходов предложен в работе (Schiffers et al., 2008), и основан на удалении из статистических показателей эффектов, которые могут являться следствием пространственной неоднородности растительности. Хотя этот показатель является полезной эвристической характеристикой, однако данный подход не позволяет строить математически строгие критерии.

В задаче анализа пространственной структуры древостоя в условиях неоднородного распределения ресурса нами предлагается новый подход, лишенный указанных недостатков. Идея метода основана на выделении областей, где вероятность гибели проростков древесных видов наименьшая, и генерации модельных реализаций в этой части лесного участка. После этого строится критерий на основе подходящих статистик, с помощью которых проверяется отклонение от проверяемой гипотезы о типе распределения деревьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 18-14-00362.

Литература

Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. №2. С.77-85.

Grabarnik P., Chiu S. N. Goodness-of-fit test for complete spatial randomness against mixtures of regular and clustered spatial point processes //Biometrika. 2002, V. 89, p. 411-421.

Myllymäki, M., Grabarnik, P., Seijo, H., & Stoyan, D. Deviation test construction and power comparison for marked spatial point patterns //Spatial Statistics. – 2015. – V. 11. – C. 19-34.

Schiffers, K., Schurr, F.M., Tiebörger, K., Urbach, C., Moloney, K.A., Jeltsch, F. Dealing with virtual aggregation – a new index for analysing heterogenous point pattern// Ecography.-2008.- V.31, pp.545–555.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИНТЕГРАЦИИ ИМИТАЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ОЦЕНКИ И ПОИСКА КОМПРОМИССОВ И СИНЕРГИИ МЕЖДУ РАЗНЫМИ ЭКОСИСТЕМНЫМИ УСЛУГАМИ ЛЕСОВ

Грабарник П.Я.[1], Чертов О.Г.[2], Чумаченко С.И.[3], Шанин В.Н.[1,4,5], Ханина Л.Г.[5], Бобровский М.В.[1,5], Быховец С.С.[1], Фролов П.В.[1]

[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Российская Федерация*
pavel.grabarnik@gmail.com
[2]*Бингенский технический университет, Бинген, Германия*
[3]*Мытищинский филиал МГТУ им. Н. Э. Баумана, Мытищи, Российская Федерация*
[4]*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Российская Федерация*
[5]*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Москва, Российская Федерация*

Аннотация: в рамках решения задачи по интеграции нескольких экологических моделей было разработано программно-техническое решение на основе специального протокола обмена данными и выработаны методические основы для интеграции моделей динамической модели древостоя FORRUS-S, модели динамики органического вещества почвы Romul_Hum, статистического генератора почвенных условий SCLISS и модели биологического разнообразия BioCalc для комплексной оценки динамики компромиссов и синергии при разных сценариях лесопользования.

1. Введение

Развитие взглядов на структуру и закономерности функционирования экосистем, совершенствование вычислительной техники, технологий программирования и математического аппарата создают предпосылки для нового этапа в развитии моделирования в экологии. Если раньше математические модели, будучи сильно генерализованными, создавались отдельными учеными или небольшими группами, то в настоящее время разработка комплексных моделей невозможна без привлечения опыта многих коллективов исследователей, использующих разнообразный арсенал методов и знаний, накопленных в лесоведении, экологии, физиологии растений, почвоведении, климатологии и других науках.

2. Краткое описание моделей, задействованных в рамках интеграции

В модели *FORRUS-S* (Чумаченко, 2006) прирост древесины для разных когорт древесных пород вычисляется по детальной процедуре на основе бонитетных таблиц хода роста для Европейской России с корректировкой по условиям освещенности. Модель динамики органического вещества почвы *Romul_Hum* (Komarov et al., 2017; Chertov et al., 2017a,b) вычисляет динамику разных пулов органического вещества почвы в зависимости от почвенно-климатических условий и характеристик опада, а также вклад почвенной фауны в процесс гумусообразования. Модель *SCLISS* (Быховец, Комаров, 2002) предназначена для оценки средних месячных значений температуры и влажности почвы (лесной подстилки и минеральной почвы) в разных типах леса по стандартным метеорологическим наблюдениям. Модель *BioCalc* (Ханина и др., 2006) прогнозирует динамику видового разнообразия для лесных территорий на основе выходных данных моделирования экосистемной динамики и функций отклика, сформулированных на основе результатов фитоценотических исследований.

Предлагаемым нами программно-техническим решением для интеграции моделей является разработка интерфейса обмена данными (ИОД) между разными моделями в форме

протоколов, которые включают в себя общие протоколы передачи данных в виде файлов определенного формата. Общая схема интеграции моделей показана на рисунке.

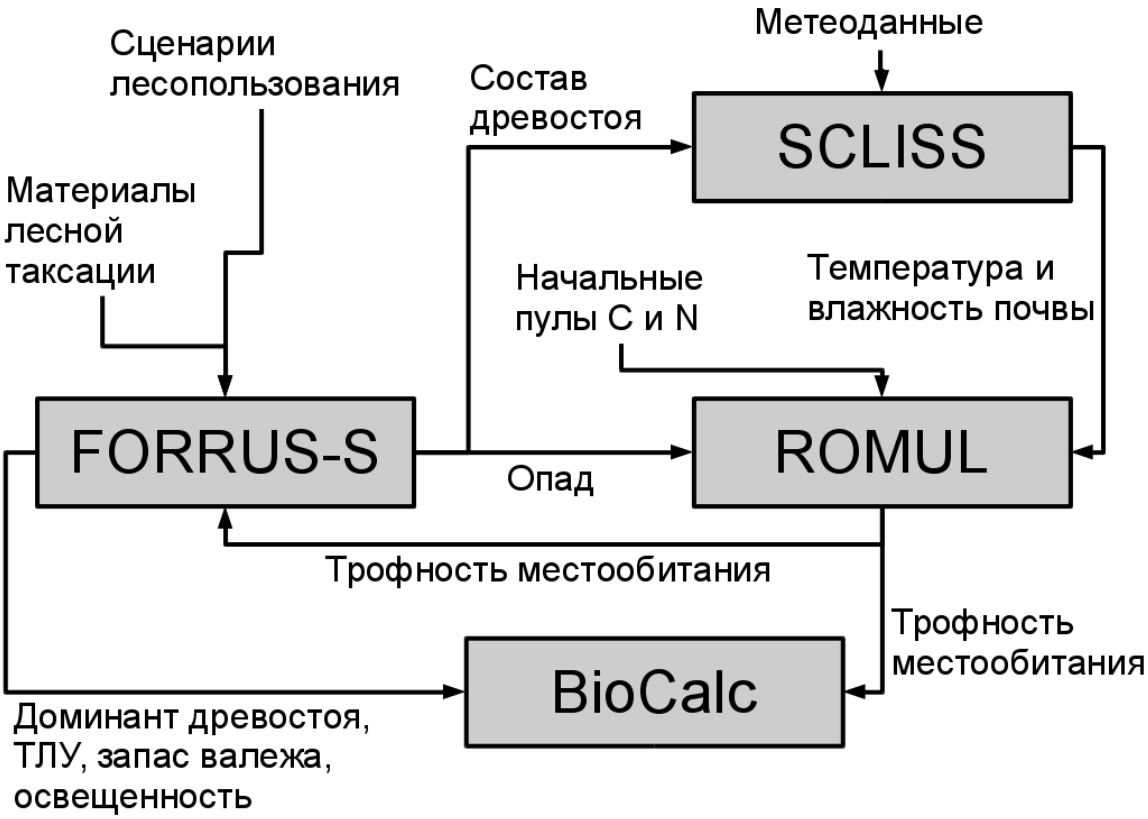


Рисунок – Схема интеграции моделей FORRUS-S, Romul_Hum, SCLISS и BioCalc

Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта FP7 ERA-Net Sumforest-POLYFORES при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (уникальный идентификатор проекта RFMEFI61618X0101).

Литература

Быховец С.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом / С.С. Быховец, А.С. Комаров // Почвоведение. 2002. Т. 4. С. 443–452.

Ханина Л.Г. , Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Быховец С.С., Лукьянов А.М. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. 2006. № 1. С. 70–80.

Чумаченко С.И. Имитационное моделирование многовидовых разновозрастных лесных насаждений. Дисс. д.б.н..Спец.03.00.16 Экология, М: МГУЛ, 2006.287 с.

Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 113–124.

Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E., Shashkov M. Romul_Hum - A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 125–139.

Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Priputina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 140–149.

ПРОГНОЗ ИЗМЕНЕНИЙ ЛЕСНЫХ РАЙОНОВ НА ОСНОВЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ СЦЕНАРИЕВ МГЭИК

Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г.

ЦЭПЛ РАН, Москва, Россия
wgrabo@mail.ru

Аннотация: Предложена оценка смещения границ лесных районов в связи с предстоящими изменениями климата в Европейской части России. Показано, что возможны радикальные изменения границ лесных районов уже в ближайшее время. К концу века можно ожидать широкое распространение степей вплоть до арктического побережья (по сценарию RCP8.5).

Происходящие и грядущие изменения климата с неизбежностью приведут смещению границ экологических зон. Насколько велики могут быть эти смещения мы оценили, используя сценарии пятого оценочного доклада МГЭИК изменений климата (Pachauri, Rajendra et al., 2014) и связь климата с лесными районами европейской части России. Границы лесных районов утверждены приказом министерства природных ресурсов и экологии РФ от 18 августа 2014 г. N 367 и в значительной степени отражают положение природно-климатических (экологических) зон (Рослесхоза приказ, 2014).

В качестве параметров климата использовались такие базисные его показатели как среднемесячные температуры и количество осадков. Текущий климат в контексте климатических сценариев МГЭИК принят как климат за базовый период (1980 – 2000 гг). Климатические данные в сценариях МГЭИК привязаны к узлам градусной сетки с ячейкой в 1 градус (Второй оценочный доклад Росгидромета, 2014). Методами пространственного анализ в ArcGIS были получены текущие и прогнозные показатели климата (сценарии МГЭИК RCP4.5 и RCP8.5) для каждого из лесхозов, а также списки лесхозов, составляющие лесные районы (в Европейской части России 1200 лесхозов по данным 2008 года и 12 лесных районов). Распределение лесхозов и лесных районов в пространстве первых двух главных компонент представлено на следующем рисунке 1.

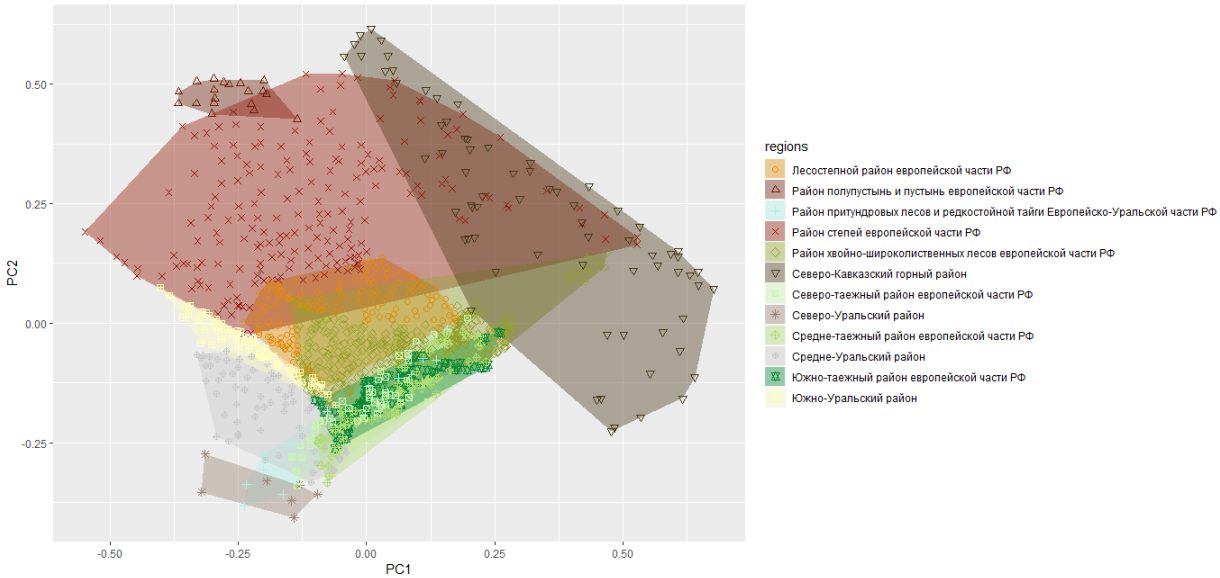
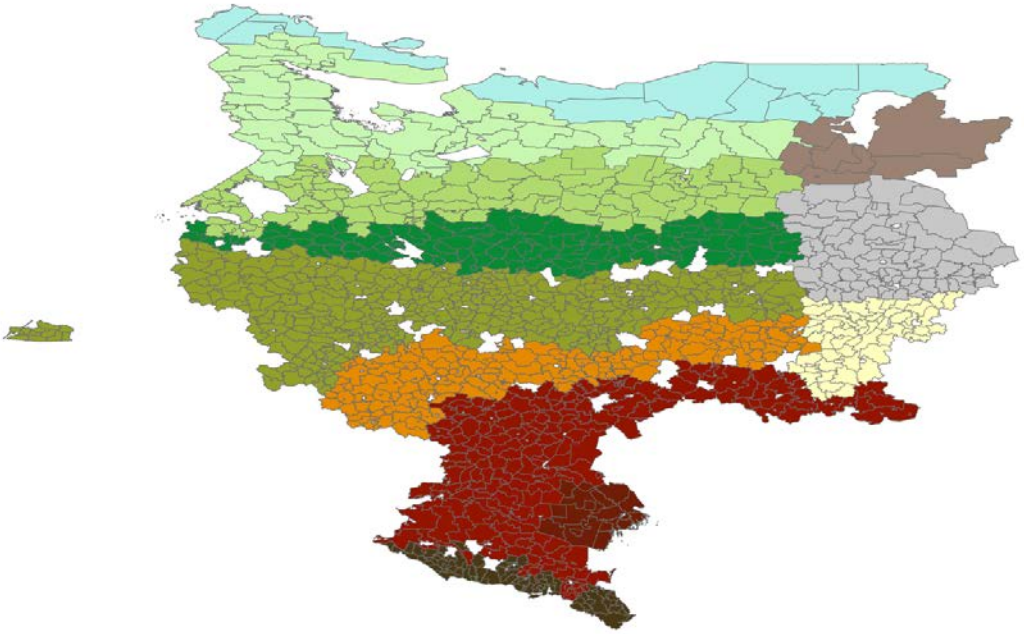


Рисунок 1 – Распределение лесхозов и лесных районов по климатическим параметрам (среднегодовые температуры и количество осадков) в пространстве первых двух главных компонент. Символ – лесхоз

Отметим относительно компактное распределение лесхозов по лесным районам, за исключением района степей европейской части РФ и Северо-Кавказского горного района,

которые перекрывают широкий спектр значений первых двух главных компонент и, очевидно, климатических параметров.

Далее, используя дискриминантный анализ, были получены дискриминантные функции, наилучшим образом (с максимальной предсказательной силой) объясняющие связь климатических характеристик с принадлежностью к тому или иному лесному району. Использование этих функций позволило построить модель предсказаний изменения принадлежности лесхозов к лесным районам при изменениях климата и, т.о. оценить смещение границ лесных районов (рисунок 2).



1 Район притундровых лесов и редкостойной тайги Европейско-Уральской части РФ
2 Северо-таежный район европейской части РФ
3 Средне-таежный район европейской части РФ
4 Южно-таежный район европейской части РФ
5 Район хвойно-широколиственных лесов европейской части РФ
6 Лесостепной район европейской части РФ
7 Район степей европейской части РФ
8 Район полупустынь и пустынь европейской части РФ
9 Северо-Кавказский горный район
10 Северо-Уральский район
11 Средне-Уральский район
12 Южно-Уральский район

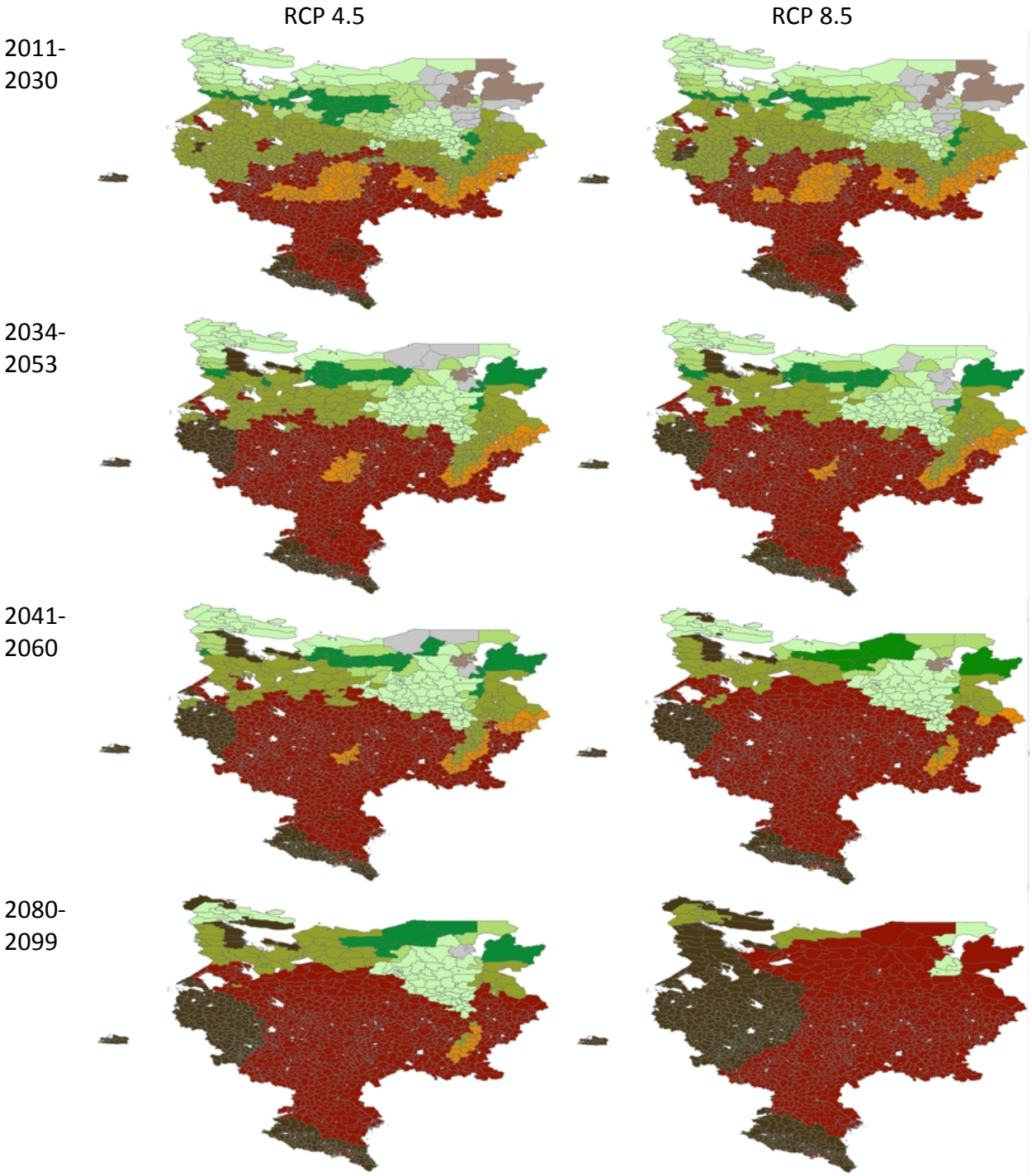


Рисунок 2 – Текущее положение границ лесных районов (верхний рисунок) и прогноз границ по сценариям МГЭИК RCP4.5 и RCP8.5

Очевидно, что существенные изменения положения лесных районов будут происходить уже в ближайшем прогнозном периоде при обоих климатических сценариях. Наряду с ожидаемой тенденцией смещения лесных районов к северу, очевидны менее ожидаемые результаты. А именно: широкого распространения степей вплоть до арктического побережья (2099 г по сценарию RCP8.5); фрагментацией и резкому сокращению площадей Лесостепного района и районов хвойно-широколиственных лесов и южной тайги европейской части РФ; сокращению площадей и постепенному полному

исчезновению средне- и северотаежных лесных районов; полному исчезновению по обеим сценариям района притундровых лесов и редкостойной тайги Европейско-Уральской части РФ уже в первый прогнозный период (к 2030 г).

При оценке полученных результатов следует учитывать следующие обстоятельства. Во-первых, местоположение лесных районов определяются не только характеристиками климата, но и другими причинами как природными (типами ландшафтов, почв и т.д.), так и политическими. Во-вторых, экосистемы, характеризующие лесные районы, обладают характерными временами реакции на изменения климатических параметров, и скорости их адаптации к изменяющемуся климату могут быть существенно меньшими скорости собственно климатических изменений. Это обстоятельство создает лаг (задержку) реакции растительности на климатические изменения. Таким образом, скорость реального изменения границ природных зон в целом и лесных районов в частности, может быть существенно ниже, описанной в предлагаемом прогнозе. Для того, чтобы понять так ли это и, если да, то насколько ниже, нужны дополнительные исследования.

Литература

Pachauri, Rajendra K., et al. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Ipcc, 2014.

Рослесхоза, Приказ. "Об утверждении перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации» от 18 августа 2014 г. N 367.[Электронный ресурс]." URL: http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&nd=102367605" (2014).

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Москва, Росгидромет, 2014. 1009 с.

МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЛАНДШАФТНОМ ПРОЕКТИРОВАНИИ РЕГИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Гурьевских О.Ю.

Уральский государственный педагогический университет, Екатеринбург, Россия
gurevskikho@mail.ru

Аннотация: в работе рассмотрены методологические подходы и методика разработки региональной модели системы особо охраняемых природных территорий, на основе применения количественных методов оценки и анализа географического контекста. Предложена методика анализа географической репрезентативности на основе результатов типологической классификации ландшафтов и среднемасштабного ландшафтного картографирования территории Свердловской области.

На современном этапе развития науки и практики обоснована необходимость целенаправленного формирования системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ), обеспечивающей резервационную функцию. Согласно Экологической доктрине и Концепции развития системы ООПТ Российской Федерации задачей в области оптимизации служит формирование географически репрезентативной сети природных резерватов. Решение этой задачи относится к сфере ландшафтного планирования – иерархически выстроенной системе пространственных решений для экологически безопасной, экономически эффективной и социально малоконфликтной адаптации многофункционального землепользования к ландшафтной структуре региона (Дьяконов и др., 2011). Одним из перспективных направлений научной деятельности в этом отношении служит разработка модели системы ООПТ, основанной на реализации ландшафтного принципа проектирования с позиций анализа географического контекста для обеспечения сохранения ландшафтного и биологического разнообразия географической оболочки.

Относительная сложность создания географически репрезентативной модели системы ООПТ обусловлена методологией исследования, основанной помимо геосистемного, на историческом подходе; проектируемая система формируется на основе сложившейся сети охраняемых территорий, дополняется новыми объектами в соответствии с заложенными принципами формирования «правильной» модели.

Разработка модели региональной системы ООПТ и реализация этапов ландшафтного проектирования выполнена в ходе структурного и пространственного анализа территории Свердловской области. Согласно апробированной методике произведено инвентаризационное, оценочное и целевое исследование: проанализирована существующая сеть природных резерватов и выработаны предложения по ее оптимизации. Результаты получены путем сочетания качественных и количественных методов. Ключевые вопросы: 1) выбор инвариантной территориальной единицы для анализа географической репрезентативности; 2) обоснование количественных параметров показателя «обеспеченности» территориальных единиц охраняемыми объектами.

Роль объективной основы для анализа географического контекста на региональном уровне играет среднемасштабная ландшафтная карта, отражающая современную ландшафтную структуру территории. Результаты ландшафтного картографирования с применением ГИС-технологий и созданием баз данных позволяют отбирать и оценивать единицы, нуждающиеся в выделении эталонных охраняемых участков, определяя разумную достаточность объектов с разным режимом охраны, необходимых для поддержания ландшафтного равновесия. Таксономический ранг единиц классификации ландшафтов служит критерием в определении статуса выделяемых резерватов, обеспечивая моделирование иерархической организации системы ООПТ. В этом случае число

заповедников – охраняемых объектов «высшего порядка» устанавливается на основе единиц классификации соответствующего ранга (классов ландшафтов). Остальные категории выделяются по таксонам более низкого ранга (подклассам, родам и видам ландшафтов) с расчетом, чтобы все типологические объединения оптимально были представлены в сети. Наименьшей единицей анализа является низший обязательный таксон классификации – вид ландшафтов. Таким образом, обеспечивается привязка системы пространственных решений к иерархии геосистем с учетом полиструктурности природной среды, выраженной в иерархии природно-территориальных комплексов (Дьяконов и др., 2011).

Количественным параметром обеспеченности служит «индекс заповедности», который рассчитывается как процентное отношение суммарной площади охраняемых объектов на территории определенного ландшафтного выдела, к его общей площади:

$$K_з = \frac{\sum S_з * 100\ \%}{S_o}, \quad (1)$$

где $\sum S_з$ – суммарная площадь охраняемых объектов в пределах территориальной единицы; S_o – общая площадь территориальной единицы (Гурьевских, 2018).

Оптимальные величины «индекса заповедности» определены на основе применения концепции «поляризованного ландшафта» Родомана Б. Б. когда площадь резерватов со строгим режимом охраны должна приравниваться к площади наиболее сильно преобразованных геосистем (Родоман, 1974). Основная задача при этом – установление оптимальной доли охраняемых объектов, при которой обеспечивается стабильно длительное существование как типичных, так и уязвимых редких и уникальных природных комплексов и объектов в условиях определенного региона.

Ландшафтное картографирование территории региона с целью моделирования системы ООПТ выполняется с учетом как природных, так и антропогенных факторов формирования. Объектом инвариантного ландшафтного картографирования Свердловской области явились типологические категории: класс, подкласс, род, вид и подвид ландшафтов. На территории выделено 8 классов, 21 подкласс, 47 родов, 71 вид и 13 подвидов ландшафтов (Физико-географическое районирование, 2016). Основной единицей показа на ландшафтной карте служат виды ландшафтов. Антропогенные изменения учитывались путем типологической классификации и составления карты антропогенных модификаций коренных природных комплексов. Типология антропогенных модификаций включает модификации, ранжированные по степени, направлению и характеру антропогенного преобразования. Все природные комплексы картографируемой территории делятся: 1) в зависимости от степени изменения ведущих и ведомых компонентов на 3 категории: коренные, производные и антропогенные; 2) с учетом степени трансформации на 5 типов: очень слабо, слабо, средне, сильно и очень сильно измененные; 3) по генезису хозяйственного использования на 12 классов; 4) по форме хозяйственного использования на 21 род. Совмещенный анализ ландшафтной карты и карты антропогенных изменений позволяет определить пространственное соотношение естественных и измененных единиц; при этом каждый вид ландшафтов интерпретируется с точки зрения антропогенной трансформации. Пространственный и структурный анализ существующей сети ООПТ Свердловской области показал, что в сложившемся виде сеть охраняемых объектов характеризуется недостаточной полнотой, нерепрезентативностью и неравномерностью охвата единиц типологического деления. Перспективы видятся в расширении природно-заповедного фонда за счет организации новых объектов в типологических комплексах, не охваченных охраной.

Методы количественного анализа и моделирования системы ООПТ позволяют разработать рекомендации по расширению природоохранного фонда. Посредством анализа ландшафтной карты определяется оптимальное число природных резерватов разного статуса и режима охраны; при этом каждая типологическая единица как высшего, так и низшего ранга должна быть представлена, по меньшей мере, одним типичным эталонным участком с установленным режимом особой охраны. Помимо первичной ландшафтной структуры

учитывается существующее и возможное антропогенное преобразование, имеющее значение для непосредственного выявления границ проектируемых резерватов и влияющее на выбор категории охраняемых объектов. Для этого на основе анализа карты антропогенных изменений в пределах типологических таксонов устанавливаются территории, имеющие более благоприятные условия для организации ООПТ.

Моделирование перспективной системы ООПТ в условиях интенсивного промышленного и селитебного освоения территорий обеспечивает реализацию ландшафтного принципа на основе долгосрочного планирования путем резервирования перспективных для охраны участков. Долгосрочные концепции формирования географически обоснованной системы ООПТ в практике заповедного дела не реализованы. Многие ценные типичные и уникальные природные комплексы могут быть безвозвратно утрачены. Поэтому решение проблемы поддержания ландшафтного разнообразия и устойчивости географической оболочки остается чрезвычайно актуальным.

Литература

Гурьевских О.Ю. Количественные методы анализа географической репрезентативности региональных систем ООПТ // XIII Международная ландшафтная конференция «Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов» Воронеж, Воронежский государственный университет, 2018. С. 35-37.

Дьяконов К.Н., Хорошев А.В. Актуальные проблемы ландшафтного планирования: Материалы Всерос. научн.-практ. конференции. М.: Издательство Московского университета, 2011. С. 8-13.

Родоман Б. Б. Поляризация ландшафта как средство сохранения биосферы и рекреационных ресурсов. Ресурсы, среда, расселение. М., 1974. С. 150-162.

Физико-географическое районирование и ландшафты Свердловской области /Гурьевских О.Ю., Капустин В.Г., Скок Н.В., Янцер О.В. Екатеринбург: УрГПУ, 2016. 280 с.

РАЗРАБОТКА МОДЕЛИ ПЕРЕНОСА СЕМЯН БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО ВОЗДУШНЫМИ ПОТОКАМ

Далькэ И.В.[1], Чадин И.Ф.[1], Захожий И.Г.[1], Малышев Р.В.[1], Тишин Д.В.[2]

[1]*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар, Россия*
dalke@ib.komisc.ru
[2] *Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия*
dtishin80@gmail.com

Аннотация: Разработана индивидуальная модель анемохорного расселения семян борщевика Сосновского. Дистанция переноса диаспор зависела от скорости и высоты их падения, скорости ветра. В модели учтены изменения скорости ветра и расход осыпающихся семян. 40% диаспор падают самопроизвольно рядом с материнским растением, остальные – распространяется в зависимости от скорости ветра на ближние (до 10 м) и дальние дистанции (до 30 м).

В последнее десятилетие широко обсуждается экологическое и социально-экономическое влияние инвазии гигантских борщевиков (Ecology and Management…, 2007). В России затраты по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского за последние 10 лет превысили 300 млн. руб (Dalke et al., 2018). Диаспоры борщевиков расселяются с помощью ветра (анемохория), воды (гидрохория) и человека (антропохория). Семена борщевиков сочетают баллистические приспособления с анемохорными. Для семейства был описан особый тип расселения семян – «баллисты типа Зонтичных» когда за счет упругих осей происходит катапультирование диаспор, а затем ветер участвует в их распространении (Левина, 1957). Моделирование анемохорного расселения семян гигантских борщевиков позволяет рассчитать скорость и направление вторжения, что особенно актуально для территорий, где первые находки растений вне агроценозов отмечены относительно недавно. Целью работы было создать модель анемохорного расселения борщевика Сосновского и оценить дальность переноса его диаспор.

Морфологические параметры растений и аэродинамические характеристики семян были получены на растительном материале, собранном в 2018-2019 гг. в типичных местообитаниях вторичного ареала борщевика Сосновского таёжной зоны Республики Коми (г. Сыктывкар, 61.645333, 50.733196) и Республики Татарстан (г. Казань, 55.80352, 49.16485).

На основе баллистической модели (Nathan et al., 2011):

$$D = \frac{hu}{V} \quad , \qquad (1)$$

где: D – дистанция разлета диаспор, м;

h – высота генеративного побега и положения соцветий, с которых падают семена, м;

u – скорость горизонтального потока воздуха, м/с;

V – предельная скорость падения диаспоры, м/с,

была разработана имитационная модель для определения дистанций полета отдельных семян борщевика Сосновского (individual based modelling).

После сравнения расчетных дистанций переноса семян борщевика Сосновского, с результатами измерений дистанций полета семян в естественных условиях, в разрабатываемую модель была введены положения:

1) Скорость ветра на высоте расположения соцветий растений рассчитывали, используя данные метеослужб о скорости ветра на высоте 10-12 м и степенной показатель α (медианное значение 0.33) отражающий влияние шероховатости подстилающей поверхности на профиль скорости ветра.

2) Около 40% семян осыпаются самопроизвольно (автохоры), без воздействия ветра, рядом с материнским растением, остальные – распространяются с порывами ветра (анемохоры).

3) Банк семян из соцветий расходуется порциями в зависимости от скорости ветра. Минимальная скорость ветра, при которой семена отрывалась от карпофоров составила 3 м/с, а максимальная около 12 м/с.

Расчет дистанции полета семян борщевика Сосновского выполняли поэтапно с помощью набора подготовленных R скриптов:

Этап 1. Подготовка исходных данных: высота зарослей растений; скорость падения семян; доля семян, которая оторвется от зонтика при достижении определенной скорости ветра; скорость ветра по сведениям метеостанции в районе исследования.

Этап 2. Подготовка расчетных величин на основе исходных метеоданных: сумма активных температур (САТ); даты наступления критической суммы активных температур (САТ = 1100 °С), необходимой для завершения цветения; отбор последовательностей скоростей ветра, начиная с даты окончания плодоношения до окончания календарного года.

Этап 3. Расчет дистанций полета семян на основе набора данных: высота зонтиков над уровнем земли; скорость падения семян; исходное количество семян на одном зонтике; последовательность скоростей ветра; диапазон коэффициента α для расчета вертикального градиента скорости ветра.

Дистанцию полета семян определяли как интеграл функции зависимости скорости ветра от времени падения диаспоры:

$$D = \int_{t_0}^{t_k} Ur \left(\frac{Vt}{Z_r}\right)^{\alpha}, \qquad (2)$$

где:

D – дистанция разлета диаспор, м;

Ur – скорость ветра, измеренная на высоте Zr (используется высота 3 м), м/с;

Zr – высота, на которой измерена скорость ветра (высота зонтика), м;

V – скорость падения семени, м/с;

α – степенной показатель, отражающий влияние шероховатости подстилающей поверхности на профиль скорости ветра, изменяющийся от 0 до 1:

t_0 – начальное время падения семени (равно 0);

t_k – конечное время падения семени (зависит от высоты расположения соцветия и массы семени).

В результате моделирования было показано, что 99% семян разлетались в окрестностях Сыктывкара на расстояние до 10 м, остальные диаспоры переносились на дистанцию до 20 м. В условиях Казани семена распространялись в 1.5-2 раза дальше, чем в окрестностях Сыктывкара благодаря большей скорости ветра. Максимальные дистанции переноса диаспор достигали в окрестностях Сыктывкара 30 м, в Казани 40 м.

Литература

Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. 1957. М.: Изд-во МГУ. 358 с.

Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G. Control of Sosnowskyi's Hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) Invasion on the Territory of the Russian Federation // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. V. 9. №. 4. P. 331–344.

Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum Mantegazziannum*) / Eds. P Pyšek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. 2007. CABI Publishing Wallingford, United Kingdom. P.352.

Nathan R., Katul G.G., Bohrer G., Kuparinen A., Soons M.B., Thompson S.E., Trakhtenbrot A., Horn H. Mechanistic models of seed dispersal by wind // Theoretical Ecology. 2011. V. 4. № 2. P. 113–132.

РАНЖИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ЧУМЫ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ПО РИСКУ РЕГИСТРАЦИИ ЭПИЗООТИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДАННЫХ BIOCLIM

Дубянский В.М. , Семенко О.В., Газиева А.Ю., Ашибоков У.М.

ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора, Ставрополь, Россия
dvmplague@gmail.com

Аннотация: при эпизоотологическом обследовании очагов чумы, особенно во время межэпизоотического периода, актуальны методы целенаправленого поиска эпизоотии. Предложен метод ранжирования территории природных очагов чумы двух типов по риску регистрации эпизоотии с использованием данных BioClim и последовательной статистической процедуры распознавания. Предлагается проводить усиленное эпизоотологическое обследование на наиболее оптимальных, согласно модели, участках.

Известно, что территория природных очагов чумы неравноценна по эпизоотическим проявлениям (Природные очаги чумы…,2004). На части территории эпизоотии могут регистрироваться регулярно, на части – редко, на части – отсутствовать вообще. Известно также, что наличие в достаточном количестве носителей и переносчиков возбудителя чумы на территории очага не означает регистрации эпизоотии. Методы целенаправленного поиска эпизоотий, особенно актуальные в межэпизоотический период, практически отсутствуют.

Мы исходим из гипотезы, что во время межэпизоотического периода возбудитель чумы сохраняется на тех участках очага, где оптимальны не только численность носителей и переносчиков, но и абиотические показатели экологических факторов.

Для выявления оптимальных и пессимальных мест для поиска эпизоотий в очагах в степной/полупустынной зоне (Прикаспийский песчаный природный очаг, носители возбудителя чумы суслики и песчанки рода Meriones) и в пустынной зоне (Прибалхашский автономный очаг, носитель возбудителя чумы песчанки рода Rhombomys) использованы архивные данные о местах выявления эпизоотий и климатические факторы из базы BioClim. Модель построена на базе непараметрической непрерывной последовательной процедуры распознавания (Гублер, 1978; Дубянский, 1992). В качестве параметров модели использовано количество пикселов с определенными значениями факторов BioClim, совпадающих с участками регистрации эпизоотий и значения пикселов факторов BioClim на всей территории очага. Группа обучения модели включала данные с 1978 по 1990 г. для Прибалхашского автономного очага чумы и с 1980 по 2005 для Прикаспийского песчаного очага чумы. Проверялась модель на данных о регистрации эпизоотии в более поздние сроки. Для обработки растровых и векторных пространственных данных использованы ГИС “ArcInfo” и QGIS.

Для Прибалхашского очага песчаночьего типа наиболее информативные факторы (1 квартиль):

- осадки самого влажного месяца;
- осадки самого сухого квартала;
- сумма осадков по месяцам;
- осадки самого теплого квартала;
- изотермичность;
- сезонность осадков (коэффициент вариации).

Не информативен фактор «Средняя температура самого влажного квартала».

Для Прикаспийского песчаного очага наиболее информативные факторы (1 квартиль):

- годовая сумма осадков;
- осадки самого теплого квартала;
- минимальные температуры наиболее холодного месяца;

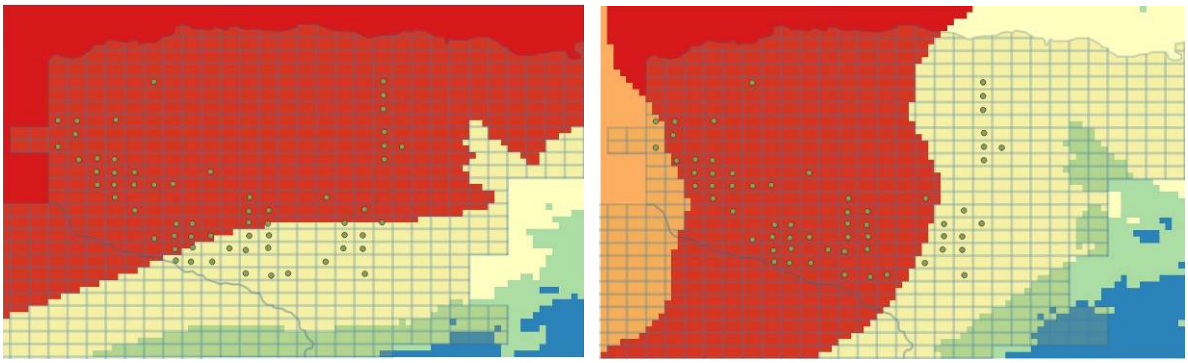
- осадки самого влажного квартала;
- средняя температура самого сухого квартала.

Не информативен фактор «Изотермичность».

В общем, информативность факторов BioClim различна для каждого очага.

Испытания модели показали, что для обоих очагов успешно распознаются как позитивные для поиска эпизоотии участки, так и негативные с вероятностью 0,98-0,99. Соответственно, территория ранжируется по риску регистрации эпизоотии чумы. Такой порог вероятности часто достигается при использовании только высокоинформативных факторов.

Использовать модель можно как в виде карт-схем (рисунок 1) так и для определения информативности регистрации эпизоотии для отдельных планируемых пунктов обследования.



А Б

Рисунок 1 – Градиент оптимальности фактора «Осадки самого влажного месяца» (А) и «Осадки самого сухого квартала» (Б) для распознавания оптимальности участков Прибалхашского очага чумы. Благоприятность фактора уменьшается от красного к синему. Точками указана обучающая группа эпизоотийных участков.

Для каждого отдельного природного очага требуется готовить отдельную модель.

Отметим, что распознавание позитивного для регистрации эпизоотии участка не означает, что там будет зарегистрирована эпизоотия. Данный параметр показывает, что при наличии циркуляции микроба чумы в паразитарной системе данный участок оптимален для поиска эпизоотии с вероятностью ошибки 0,02-0,01.

Мы считаем, что этот метод может быть апробирован для различных природных очагов и поможет вести целенаправленный поиск эпизоотии чумы.

Литература

Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. Под редакцией Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М.: Медицина, 2004. 189 с.

Гублер Е.В. Вычислительные методы анализа и распознования патологических процессов. Л.: Медицина, Ленинградское отделение, 1978. 296 с.

Дубянский М.А., Кенжебаев А., Степанов В.М., Асенов Г.А., Дубянская Л. Д. Прогнозирование эпизоотической активности чумы в Приаралье и Кызылкумах. Нукус: Каракалпакстан, 1992. 240 с.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АЛЬПИЙСКИХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА НА ПРИМЕРЕ УДЕЛЬНОЙ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ

Дудова К.В.

Биологический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия
k.v.dudova@yandex.ru

Аннотация: На примере одного из функциональных признаков растений – удельной листовой поверхности в альпийских сообществах Тебердинского заповедника исследовали параметры их функционального разнообразия и оценили случайность распределения признака в ценозах. Распределение удельной листовой поверхности внутри альпийских фитоценозов неравномерно, малодивергентно и носит неслучайных характер. УЛП является одним из тех признаков, по которым происходит отбор видов при формировании альпийских фитоценозов.

Механизмы формирования растительных сообществ – один из основных вопросов современной экологии растений (Kraft et al., 2007). Активно развивающийяся подход к решению этой проблемы – функциональный – построен на изучении признаков растений, влияющих на их приспособленность к окружающей среде, т. н. функциональных признаков. Распределение этих признаков внутри сообщества называется функциональной структурой и является результатом отбора их значений экологическими фильтрами в ходе формирования ценоза. Исследования функциональной структуры применяют для решения широкого круга вопросов (Garnier et al., 2016). В частности, они позволяют делать выводы о значимости того или иного функционального признака для формирования данного ценоза, а также выявлять основные факторы и механизмы, под влиянием которых происходил отбор видов из регионального пула.

Ключевой функциональный признак, активно используемый в современных исследованиях – это удельная листовая поверхность (УЛП): площадь листа, которую растение может образовать на грамм сухого вещества. Этот важный показатель фотосинтетической активности листа описывает одну из трех основных осей варьирования признаков растений – ось поглощения и использования ресурсов.

Объекты нашего исследования – альпийские растительные сообщества Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ). Для высокогорий характерно разнообразие местообитаний на небольших площадях и мезоклиматические градиенты, связанные с характеристиками рельефа. Эти особенности дают большие возможности для проведения сравнительных исследований в области фитоценологии (Onipchenko, 2002). Целью исследования стало сравнение показателей функциональной структуры по четырем основным альпийским фитоценозам и оценка случайности распределений признака внутри этих сообществ.

1. Материалы и методы

Материал собирали в альпийском поясе Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (КЧР, Россия). Изучали четыре типа фитоценозов: альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), пестроовсяницевые луга (ПЛ), гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) и альпийские ковры (АК).

Для исследования было выбрано 135 видов сосудистых растений. Сбор и обработку материала проводили согласно международному протоколу измерений (Cornelissen et al., 2003). Для определения участия видов в сообществах использованы данные выполненных ранее исследований по надземной биомассе.

Полученные данные обрабатывали с использованием среды R (пакеты base, stat, ggplot2, tidyr, tidyverse, dplyr). Рассчитывали средние и средневзвешенные значения для ценозов и три индекса функционального разнообразия: функциональное богатство, функциональная выравненность, функциональная дивергенция. Оценили случайность распределения признака методом сравнения показателей функционального разнообразия с таковым для нулевых моделей: искусственно симулированными сообществами с тем же числом видов и их участиями, что и реальные, но со случайно взятыми из общего пула значениями функционального признака.

2. Результаты и обсуждения

Наименьшее среднее значение УЛП показано для лишайниковых пустошей, промежуточные — для лугов, а наибольшее — для альпийских ковров. Различия в значениях статистически значимы (p-value < 0,05). При переходе к средневзвешенным оценкам наименьшее УЛП показано для пестроовсянницевых лугов. Резкое увеличение показателя для ПЛ связано с высоким уровнем участия *Festuca varia* с низким показателем УЛП (51 ± 8 $см^2/г$). В других ценозах средневзвешенная оценка так же меньше средних, что говорит о том, что в них доминируют виды с низкими значениями признака.

Индекс функционального богатства показывает размах значений признака в сообществе относительно такового для региона. Показатель увеличивается в ряду возрастания первичной продукции и флористического богатства в ценозах: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ. Однако средние для на пробных площадей (0,25 х 0,25 см) по этому индексу наименьшие для ПЛ, а наибольшие — для АЛП. *Festuca varia* - доминантный вид с высоким участием. Сообщества АЛП полидоминантны, и число видов, сосуществующих на пробной площади, в этих сообществах выше.

Функциональная выравненность (равномерность распределения значений признака) возрастает в ряду АК < ГКЛ < ПЛ < АЛП. Все показатели меньше 0,5, что позволяет говорить о низкой выравненности по УЛП в альпийских фитоценозах.

Полученные значения функциональной дивергенции (степень расхождения значений признака) очень низки и варьируют в узких пределах (0,148 — 0,195). При этом показатель возрастает в ряду ПЛ < ГКЛ < АК < АЛП. Таким образом, АЛП характеризуются низким функциональным богатством, но являются самыми выравненными и одновременно дивергентными из изученных фитоценозов.

Для модельных сообществ показатели функционального богатства и равномерности выше, чем для реальных, а функциональной дивергенции, напротив, ниже. Показаны статистически значимые отличия для всех показателей функциональной структуры для модельных и для реальных сообществ, что позволяет сделать вывод о том, что распределение удельной листовой поверхности внутри альпийских фитоценозов носит неслучайных характер, а УЛП является одним из тех признаков, по которым происходит отбор видов при формировании альпийских фитоценозов.

3. Благодарности

Автор выражает благодарность Вадиму Эдуардовичу Смирнову (Институт математических проблем биологии РАН) за помощь в обработке данных в среде R. Работа выполнена при поддержке РНФ (№19-14-00038).

Литература

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al., A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide // Aust. J. Bot. 2003.V. 51. № 4. P. 335–380.

Garnier E., Navas M.-L.& Grigulis K. Plant Functional Diversity. Oxford University Press, 2016. 231 p.

Kraft N., Cornwell W. et al. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities// The American Naturalist. 2007. V. 170. № 2. P. 271–283.

Onipchenko V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the northwestern Caucasus. Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel, 2002. 168 p.

МАТРИЧНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ СЕВЕРНОГО МОРСКОГО КОТИКА (*CALLORHINUS URSINUS*) ОСТРОВА ТЮЛЕНИЙ: КАК МЕНЯЛАСЬ ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА САМЦОВ И СРЕДНИЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ СЕКАЧА В ПРОЦЕССЕ ПРОМЫСЛА И ПОСЛЕ ЕГО ОТМЕНЫ

Жданова О.Л.[1,2], Кузин А.Е.[3], Фрисман Е.Я.[2]

[1]*ФГБУН Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*
axanka@iacp.dvo.ru
[2]*ФГБУН Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*
frisman@mail.ru
[3]*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбо-хозяйственный центр, Владивосток, Россия*
mormlek@tinro-center.ru

Аннотация: Проанализированы гаремные отношения и динамика рождаемости в популяции северного морского котика. Обсуждается связь этого параметра с интенсивностью промысла. С целью выявления последствий изменения рождаемости и выживаемости для популяции, на основе матричной модели динамики наблюдаемой части популяции (самцов), получена оценка скорости ее роста с учетом стохастических эффектов.

1. Введение

Северный морской котик (*Callorhin usursinus*), проводящий гаремный период в северной части Тихого океана на островах Прибылова в Беринговом море, на Командорских и Курильских островах, а также острове Тюлений в Охотском море, долгое время был ценным промысловым объектом. Коммерческий промысел северных морских котиков значительно сократил их численность на всем ареале обитания. Охота на них началась в конце 18 века на Командорских островах, и вскоре после этого распространилась на Прибыловские, а также о. Тюлений.

На фоне многолетнего управляемого промысла в популяции северного морского котика о. Тюленьего, как и в других популяциях Серевной Пацифики, появились признаки депрессии; в частности, численность новорожденных щенков уменьшилась вдвое и практически стабилизировалась на этом низком уровне. Несмотря на последовавшее значительное ограничение промысла, а позднее и его полный запрет, ожидаемого восстановления рождаемости в популяции не произошло.

Чтобы выявить внутрипопуляционные изменения, которые могли привести к нестабильному росту популяции даже в условиях отсутствия эксплуатации, была проведена оценка выживаемостей различных половозрастных групп северного морского котика на основе доступных данных наблюдений (Жданова и др., 2017 а,б, 2018) за более чем полувековой период. Помимо данных о численности секачей и суммарного объема промысла, численности новорожденных щенков на лежбище (за 1958-2013 гг.), использовалась информация о возрастном составе животных, добытых в ходе берегового промысла (1958-2008 гг.), а также данные учета физиологического состояния самок в морских пробах (доступных за период 1958-1988 гг.). Результаты проведенного исследования показывают, что видимого снижения не демонстрируют ни выживаемости, на первых годах жизни, ни выживаемости других возрастных групп. Более того, показано, что после 1988 г. выросли ювенильная выживаемость самок (Жданова и др., 2017б), и выживаемости некоторых возрастных групп самцов (Жданова и др., 2017а). Следовательно, поиск причины замедленного роста Тюленьевского стада северного морского котика остается актуальной задачей.

Известно, что основные факторы, определяющие динамику популяции, это рождаемость, смертность, иммиграции и эмиграции. Учитывая существенную

изолированность популяции о-ва Тюлений (Frisman et al., 1982), иммиграции и эмиграции можно исключить из рассмотрения, и поэтому популяционный рост можно ожидать только в связи с увеличением рождаемости или выживаемости. Современные исследования в демографии и популяционном моделировании показывают, что у долго живущих видов популяционный рост обычно в большей степени связан с увеличением выживаемости половозрелых групп, а уровень воспроизводства имеет меньшее значение. По-видимому, в рассматриваемой популяции рост выживаемости, не компенсирует падение рождаемости. В данной работе мы сконцентрировались на изучении гаремных отношений и динамики рождаемости в популяции. Проследили связь этого параметра с интенсивностью промысла, что позволило разделить весь ряд наблюдений на периоды различной популяционной динамки. Далее, чтобы увидеть результат изменения совокупности факторов (рождаемости и выживаемости), мы построили матричную модель динамики наблюдаемой части популяции (самцов), оценили скорость ее роста с учетом стохастических эффектов.

Проведенное исследование и анализ данных учетов фактически дает обоснование нашей гипотезы о весьма глубоком и возможно необратимом воздействии промысла, приведшем к кардинальным изменениям в популяциях северного морского котика. Хотя промысел не велся как селективный, результаты расчетов показывают, что он все-таки таковым оказался. Вероятно, такой многолетний промысел привел к принципиальным перестройкам качественного состава популяции (как генетических параметров, так и физиологии): избежали промысла слабые производители и их доля среди половозрелых самцов существенно возросла. Средний репродуктивный потенциал самцов снизился почти катастрофически. Это привело к существенной перестройке возрастной структуры популяции и резкому замедлению ее роста даже на фоне небольшого увеличения естественной выживаемости практически всех возрастных групп. Дальнейший рост популяции северного морского котика, если и произойдет, то будет весьма небыстрым. По-видимому, для такого роста (и особенно для его ускорения) необходима новая перестройка качественного состава популяции: увеличение доли самцов с высоким репродуктивным успехом. Эта перестройка наверняка уже идет в популяции под действием естественного отбора после прекращения промысла. Но поскольку сейчас доля самцов-производителей с высоким репродуктивным успехом невелика (если судить по текущим низким средним значениям) позитивные процессы естественного отбора займут много времени. Получение объективных количественных оценок как о современной степени дифференциации секачей по величине репродуктивного успеха, так и об интенсивности ее изменения требует обстоятельных дополнительных исследований.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-00073).

Литература

Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // Ecological Modelling. 1982. V. 16. P. 151–172.

Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений // Зоологический журнал. 2017а. Т. 96. № 6. С. 720–739.

Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики выживаемости самок северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) стада острова Тюлений // Биология моря. 2017б. Т. 43. № 5. С. 310–320.

Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Оценка ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*): математическое моделирование и анализ данных // Математическая биология и биоинформатика. 2018. Т. 13. №2. С. 360–375.

МОДЕЛИРОВАНИЕ СОПРЯЖЕННОЙ ДИНАМИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КАК МЕТОД АНАЛИЗА ПОЛИВАРИАНТНОСТИ БИОЦЕНОЗОВ

Жукова Л.А. [1], Нотов А.А.[2]

[1]*Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Российская Федерация*
pinus9@mail.ru
[2]*Тверской государственный университет, Тверь, Российская Федерация*
anotov@mail.ru

Аннотация: Изучение поливариантности (ПВ) биоценозов имеет большое значение для выяснения закономерностей их организации и механизмов функционирования. Сложный состав сообществ определяет необходимость сопряженного анализа динамики ценопопуляций (ЦП) разного уровня и масштаба. Полнота ее отражения может быть достигнута благодаря использованию имитационных моделей. Разработка адекватных методов моделирования может стать средством развития представлений о ПВ биоценозов.

Развитие представлений о ПВ в биоценологии может играть интегрирующую роль и способствовать углублению комплексных исследований структуры и динамики биоценозов (Поливариантность …, 2006; Нотов, Жукова, 2013; Жукова, Нотов, 2018). Выявление многообразия типов и форм ПВ биоценозов предполагает сопряженный анализ динамики многих ЦП. Он станет возможным благодаря созданию имитационных моделей, которые отражают разноплановые структурные, функциональные, флюктуационные и сукцессионные изменения. Разработка моделей такого типа может быть также средством формирования концепции ПВ в биоценологии.

Изучение ПВ на ценотическом уровне сопряжено с выявлением различных путей реализации динамических процессов и оценкой их многообразия. Актуально продолжение исследований по созданию моделей развития биоценозов и их компонентов (Hennekens, 1995; Комаров, 2006; Чумаченко, Смирнова, 2009; Жукова и др., 2016 и др.). Необходим охват более широкого спектра ЦП и аспектов их функционирования (Жукова, Нотов, 2018).

Таблица 1 – Некоторые типы и формы поливариантности (ПВ) биоценозов

А. ПВ ВНЕШНИХ СВЯЗЕЙ
I. СИНЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ПВ формирования и функционирования консорций, взаимодействия биополей и фитогенных полей, реагирования на антропогенное воздействие
Б. ПВ ВНУТРЕННИХ СВЯЗЕЙ (ОРГАНИЗАЦИОННАЯ)
II. ПВ СОСТАВА и СТРУКТУРЫ
ПВ состава: число и состав всех ЦП; характеристика ПВ каждой ЦП
Структурная ПВ: оценка структуры и роли всех элементов биоценоза, в т.ч. ярусное и мозаичное строение, состав и пространственное распределение биоморф, ценоэлементов, фитоценотипов, компонентов ярусов и консорций
III. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ПВ
ПВ внутренних связей и характеристик, включая виталитет, уровень сопряженности, показатели продуктивности, функциональной стабильности
IV. ПВ РЕПРОДУКТИВНО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ
ПВ процессов оборота поколений в ЦП
V. ДИНАМИЧЕСКАЯ ПВ
ПВ феноритмов, сезонной и годичной динамики, флюктуаций
VI. ПВ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ
ПВ направленности и скорости сукцессионных процессов

Нужны модели, дающие возможность соотнести динамику ЦП представителей разных царств живых организмов, включая наиболее крупные таксономические и биоморфологические группы сосудистых растений, мохообразных, грибов, водорослей, беспозвоночных и позвоночных животных. При этом анализ ЦП и синузий должен осуществляться с позиции формирующихся в настоящее время представлений о типах и формах ПВ развития и функционирования биоценозов (таблица 1). При более высоком уровне детализации актуальна оценка ПВ всех ЦП с учетом их ранга, статуса и биоценотической роли (Жукова, Нотов, 2018). ЦП можно группировать и ранжировать по значимости объектов (доминанты, содоминанты), виталитетным характеристикам.

При изучении динамической ПВ целесообразно использование различных показателей и индексов, позволяющих прогнозировать дальнейшее развитие (тенденции изменения фитоценотических позиций, наличие инвазионной фракции, индексы самоподдержания, объемы банков семян и спор) (Жукова, Полянская, 2013 и др.).

При анализе ПВ внешних связей интересны комплексные исследования паразитизма, симбиоза, фитогенных полей, химеризма. Их методической базой может стать концепция аутоценоза и демоценоза, представления о формах активности организмов (Савинов, 2005, 2011; Савинов, Никитин, 2017). Актуально дальнейшее развитие подходов к оценке экологических позиций разных компонентов биоценоза (Dorogova et al., 2016 и др.). Специальный интерес представляет выявление динамики изменения консортивных связей. Оно основано на сопряженном анализе ЦП и онтогенезов деревьев и всех элементов консорции, который ориентирован на моделирование развития компонентов ценотического биоразнообразия более высокого уровня (Notov, Zhukova, 2015 и др.).

Разработка адекватных методов моделирования сопряженной динамики ЦП требует проведения специальных комплексных исследований. Осуществляемый при этом синтез разных подходов и представлений будет способствовать развитию концепции ПВ применительно к биоценозам.

Литература

Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.

Жукова Л.А., Нотов А.А., Зубкова Е.В., Паленова М.М. Роль А.С. Комарова в развитии популяционно-онтогенетического направления // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2016. № 4. С. 279–328.

Жукова Л.А., Нотов А.А. Организация биоценозов с позиции представлений о поливариантности // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 178–193.

Нотов А.А., Жукова Л.А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.

Комаров А.С. Дискретные модели динамики биоразнообразия растительных сообществ при случайных уничтожающих воздействиях // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. Разд. 4.2.1. С. 171–175.

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. 326 с.

Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 181–196.

Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. 2011. № 3. С. 163–169.

Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. 2017. № 3 (24). С. 20–39.

Чумаченко С.И., Смирнова О.В. Моделирование сукцесионной динамики насаждений // Лесоведение. 2009. № 6. С. 3-17.

Dorogova Y.A., Zhukova L.A., Turmuhametova N.V., Polyanskaya T.A, Notov A.A., Dementyeva S.M. Methods of analysis of environmental diversity of plants // Biology and Medicine. 2016. V. 8. Iss.7. Article 354. P. 1-8.

Hennekens S.M. TURBO (VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER's guide // IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster, 1995. 70 p.

Notov A.A., Zhukova L.A. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of Pinus sylvestris // Wulfenia. 2015. V. 22. P. 245–260.

ИССЛЕДОВАНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА В БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ПРИ ИЗМЕНЕНИЯХ КЛИМАТА НА ОСНОВЕ СИСТЕМЫ МОДЕЛЕЙ КОМБОЛА

Завалишин Н.Н.

ФГБУН Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова Российской академии наук, Москва, Россия
nickolos@ifaran.ru

Аннотация: Рассматривается динамика круговорота углерода в болотных ландшафтах южнотаежной подзоны Западной Сибири на основе долговременных измерений компонентов углеродного и водного балансов в 1999-2015 г.г. Особенностью торфяной залежи является уровень болотных вод (УБВ), ниже которого разложение носит анаэробный характер с образованием метана, а выше – аэробный с генерацией углекислого газа. Для адекватного описания этих процессов создана КОмплексная Модель БОлотных ЛАндшафтов (КОМБОЛА), состоящая из набора динамических блоковых моделей биотического круговорота, водного баланса, тепломассопереноса в торфяной залежи на разных масштабах времени. Такая модель создана и откалибрована для ландшафтов верховых болот южной тайги Западной Сибири. Проведены численные эксперименты с этой моделью при климатических изменениях, генерируемых климатической моделью IPSL при сценариях антропогенных выбросов RCP-2.6 и RCP-8.5.

1. Введение: структура и назначение КОмплексной МОдели БОлотных ЛАндшафтов (КОМБОЛА)

Биогеохимический круговорот подразделяется на продукционную и деструкционную ветви (Базилевич и Титлянова, 2008). Первая отвечает за генерацию органического вещества и его распределение по компонентам биогеоценоза, а вторая контролирует его разложение, которое сопровождается эмиссией парниковых газов в атмосферу. Поскольку разложение происходит по профилю глубины торфяной залежи, то результирующая эмиссия газов неотъемлемо связана с их генерацией, транспортом и поглощением, которые сопровождаются тепло- и влагопереносом. Болотные экосистемы характеризуются наличием уровня болотных вод (УБВ), ниже которого разложение идет в анаэробных условиях с образованием метана, а выше – в аэробных с образованием углекислого газа, окислением части этого метана и его потреблением метанотрофными микроорганизмами. Сложность процессов тепломассопереноса в торфяной залежи и нелинейность функционирования биологического круговорота в болотной экосистеме, а также необходимость получать грубые оценки эволюции болот при долговременных изменениях климата приводят к необходимости построения комбинированных моделей этих явлений на разных масштабах времени.

КОмплексная Модель БОлотных ЛАндшафтов (КОМБОЛА) представляет собой совокупность динамических моделей биотического круговорота, нетто-экосистемного обмена, водного баланса, тепловлагопереноса и генерации и переноса CO_2 и CH_4 в торфяной залежи, торфонакопления на верховых болотах в зависимости от УБВ на среднегодовом, сезонном и суточном интервалах времени. Число компонентов круговорота, как и сложность связей между ними, может быть произвольным и зависит от объема и качества измерений, доступных исследователю.

Общая архитектура программного комплекса, реализующего систему моделей КОМБОЛА, характеризуется слоисто-модульной структурой, смысл которой состоит в том, что в зависимости от цели моделирования, выбранного шага времени (год, месяц, сутки) и наличия исходных данных формируется набор модулей из разных слоев, решающий выбранную задачу. Слоем называется набор однотипных явлений на всех принятых масштабах времени и пространства. Модуль – это часть слоя, выделенная на конкретном масштабе времени и сопряженная с частями других слоев для реализации частной

математической модели. Например, на суточном масштабе времени для оценки углеродного баланса используется модель динамики чистого экосистемного обмена (NEE), а на среднегодовом шаге – полная динамическая блоковая модель круговорота углерода. Каждая представляет собой отдельный программный модуль, управляемый разными исходными данными. Возможно и «сквозное» моделирование от малого к большому масштабу времени с учетом естественных физических и биологических ограничений, а также полноты исходной информации.

2. Круговорот углерода и тепломассоперенос в торфяных залежах болотных ландшафтов Северной Евразии

УБВ выделяет в залежи два слоя – аэробный и анаэробный с различными плотностями, компонентами круговорота служат живое и мертвое органическое вещество. Массо-балансовые уравнения круговорота углерода дополняются балансом влаги верхнего ненасыщенного слоя торфа, который определяется годовой суммой осадков, стоком, суммарным испарением и притоком влаги из соседних ландшафтов, и уравнениями диффузии углекислого газа и теплопереноса в аэробном слое торфяной залежи:

$$\begin{cases} \dfrac{dC_1}{dt} = C_1(\varphi_1(C_1)\varphi_2(w) - m_1 - \alpha_{12}) \\ \dfrac{dC_2}{dt} = q_2 + \alpha_{12}C_1 - m_2C_2 - \dfrac{d_2^c C_2}{1+d_0 w} - \dfrac{d_2^p w C_2}{1+d_0 w} \\ \dfrac{dw}{dt} = P + q_2^w - d_1 w - \dfrac{E_0 w C_1}{1+d_0 w} \end{cases} \quad (1)$$

где C_i – запасы углерода живом и мертвом органическом вещество (гС/м^2), w – влагосодержание верхнего ненасыщенного слоя торфа (%), q_i – входные потоки из соседних экосистем, $NPP = C_1\varphi_1(C_1)\ \varphi_2(w)$ – чистая первичная продукция (гС/м^2/год), межблоковые потоки опада, дыхания и отмирания имеют донорный тип с коэффициентами α_{ij}, P – годовая сумма осадков, E_0 – потенциальное испарение, d_2^c – интенсивность разложения МОВ, d_2^p – интенсивность торфообразования. Калибровка уравнения для влагосодержания верхнего ненасыщенного слоя торфа осуществляется с помощью величины УБВ. Зависимость первичной продукции растительности от фитомассы определяется рациональной функцией на основе существующих баз данных (Базилевич и Титлянова, 2008; Усольцев, 2016) и ее значений в измеренных состояниях. Зависимость продуктивности от влагосодержания и среднегодовой приземной температуры выбрана квадратичной. В качестве базовых статических схем круговорота, необходимых для калибровки коэффициентов потоковых функций по углероду, взяты данные из (Golovatskaya, Dyukarev, 2009; Исследование..., 2012; Головацкая, 2017).

Основой похода к моделированию диффузии и эмиссии CO_2 в торфяной толще стала модель из работы (Калюжный и Лавров, 2005), которая подверглась модификации для учета биотического круговорота в надземной части экосистемы. В результате получается задача, сопряженная с (1):

$$\begin{cases} \dfrac{\partial C_{co2}}{\partial t} = \dfrac{\partial}{\partial z}\left(D_{co2}\dfrac{\partial C_{co2}}{\partial z}\right) + d_2^c C_2 F_d(T, w) \\ c_{эфф}\dfrac{\partial T}{\partial t} = \dfrac{\partial}{\partial z}\left(\lambda\dfrac{\partial T}{\partial z}\right) \\ C_{co2}\big|_{z=0} = C_a, C_{co2}\big|_{z=z_{max}} = 0, T\big|_{z=0} = T_a \end{cases}, \quad (2)$$

в которой $C_{CO2}(z)$ и $T(z)$ – общая концентрация углекислого газа и температура залежи на глубине z, $D_{CO2}(w)$ – единый коэффициент диффузии, C_a, T_a – концентрация в атмосфере и приземная температура воздуха, $F_d(T, w)$ – фактор влияния температуры и влагосодержания на скорость разложения, λ - коэффициент теплопроводности, а $c_{эфф}$ – эффективная теплоемкость. Единый коэффициент диффузии учитывает как диффузию CO_2 в газовой, так и в жидкой фазах с учетом растворимости в воде и пористости торфяного слоя.

Верификация модели диффузии CO_2 и теплопереноса проведена на данных по плотности, стратификации торфа и профилям содержания парниковых газов в торфяной залежи типичных олиготрофных болотных ландшафтов южной тайги Западной Сибири: осоково-сфагновой топи, низкого и высокого рямов. Задачи (1)-(2) решаются совместно на среднегодовом шаге времени.

3. Моделирование трансформации болотных ландшафтов Северной Евразии и оценки эмиссии углеродсодержащих газов с их поверхности при вероятных климатических изменениях.

Для моделирования последствий изменений климата использованы климатические проекции модели IPSL, основанные на двух сценариях RCP антропогенных выбросов в атмосферу в ближайшие 100 лет – «жестком» RCP-8.5 и «мягком» RCP-2.6. Относительно мягкий сценарий изменения среднегодовой температуры и суммы осадков RCP-2.6 приводит в течение 100 лет к небольшим изменениям круговорота углерода в болотных экосистемах, и повышению суммарной эмиссии углерода в атмосферу (около 20%). Однако нарастание среднегодовой температуры и колебаний суммы осадков приводят к росту амплитуды колебаний фитомассы и возрастанию эмиссии, колебания которой менее резкие за счет инерционности торфяной залежи.

Сценарий сильной нагрузки RCP-8.5 ведет к более существенному повышению среднегодовой температуры и содержания углекислого газа в атмосфере, что стимулирует рост растительности на болотах. Благодаря этому росту увеличивается и опад, что в условиях замедленного разложения ведет к усилению торфообразования. Количество осадков уменьшается незначительно, что способствует сохранению среднегодового УБВ, за счет чего и увеличивается консервация органического вещества в торф. Эмиссия CO_2 также растет в силу повышения температуры ненасыщенного слоя залежи и интенсификации аэробного разложения в нем.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 19-05-00534-а.

Литература

Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в наземных экосистемах. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008, 381 с.

Головацкая Е.А., Биомасса и продукция древесного яруса сосново-кустарничково-сфагновых болот южной тайги Западной Сибири. // Лесоведение, 2017, № 2, с. 102-110.

Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота. – под ред. М.В. Кабанова, Новосибирск, изд-во СО РАН, 2012, 243 с.

Калюжный И.Л., Лавров С.А., Сезонная эмиссия двуокиси углерода в засушливый год на олиготрофном болотном массиве северо-запада России. // Метеорология и гидрология, 2005, № 10, с. 81-93.

Усольцев В.А., Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). – Екатеринбург, УГЛТУ, 2016, 383 с.

Golovatskaya E.A., Dyukarev E.A., Carbon budget of oligotrophic mire sites in the southern taiga of Western Siberia. // Plant and Soil, 2009, v. 315, #1-2, p. 19-34.

ИССЛЕДОВАНИЕ ТРАЕКТОРИЙ ДВИЖЕНИЯ КАБАРГИ (*MOSCHUS MOSCHIFERUS*)

Зайцев В.А. [1], Смирнов Ю. [2], Белотелов Н.В.[3]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН, Москва, Россия*
zvit09@mail.ru
[2]*Российский Новый университет, Москва, Россия*
koshenator@gmail.com
[3]*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Российской академии наук Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» РАН, Москва, Россия*
belotel@mail.ru

Аннотация. В сообщении приведены результаты экспериментального изучения и компьютерного моделирования траекторий переходов кабарги с целью использования в эколого-поведенческом исследовании. Выделены конструктивные свойства траекторий, формирующихся на основе векторных систем переориентации, определены распределения и автокорреляционные функции для последовательностей параметров треков, что указывает на регулирование процесса переориентации с участием эндогенных ритмов, «часов переориентации».

1. Введение

Перемещения животных, совмещаясь с другими активностями поведения, обеспечивают разнообразные адаптации к пространственно-распределенным факторам среды обитания. Исследованию траекторий движения животных уделяется все возрастающее внимание. Многие модели касаются перемещений «отвлеченных» видов или используют данные GPS-спутникового слежения, обеспечивающих регистрацию положения особи, в идеале через определенные интервалы времени. Данные инструментальных троплений (с компасом, буссолью, GPS-Глонас регистраторами и др.) зверей, которые использованы нами, обеспечивают достаточно точную съемку траектории в конкретной среде. Путь зверя мы регистрировали при измерении азимутов и длин естественных прямолинейных векторов движения ***Va***. В результате исследования зверей определена связь переориентации с системой эндогенных ритмов (Зайцев, 1991, 2002 и др.). В задачи исследования, фрагмент которого представлен в сообщении, входит анализ треков кабарги (*Moschus moschiferus*), полученных в Сихотэ-Алинском заповеднике, с целью выявления ритмов переориентации и их вариаций в разных экологических условиях.

2. Структура траекторий кабарги по экспериментальным данным

В структуре переходов отражена иерархия целей разных масштабных планов, что реализуется в виде иерархически организованных векторов и треков (векторных системах), начиная от элементарных векторов ***Va*** (у кабарги 3,6 м; *Sd*=2,65), направленных на достижение ближних целей (объектов пищи), преодолении препятствий (стволов деревьев и др.) до суточных и многосуточных переходов, нередко имеющих форму замкнутых траекторий при перемещении по участку обитания. Структура реализуется как при сенсорном контроле опорных для движения ориентироми, так и на основе системы ритмов переориентации. Группы ***Va*** с определенными угловыми и линейными параметрами складывают треки ***Vm*** (41 м; *Sd*=26,3), затем ***Vk*** (145 м; *Sd*=59,3**)**, далее n***Vk*** (до км и больше) и т.д. Треки ***Vm*** и ***Vk*** имеют нередко заметную спиралевидную форму – логгиперболические спирали (Зайцев, 2002). Смена всех групп треков при клинокинезе происходит на основе волнообразного процесса (рисунок). Каждый компонент структуры адаптивен к распределению определенных качеств среды, однако, связь параметров длинных треков с ними требует дальнейшего изучения. Векторная система реализуется в разных перемещениях.

3. Результаты компьютерной обработки и анализа

Методика заключалась в предварительной обработке данных (вычистка неинформативных участков, изменение параметров изображения), векторизации треков в программе EasyTrace, представлении данных в виде таблицы координат (сохранение в формате csv), преобразовании данных таблиц с целью определения координат векторов расстояний между начальными и конечными пунктами минимальных составляющих переходов. Данные транспонировали в разработанный программный модуль, в котором трек преобразовывали в последовательность векторов вдоль траектории, определяли статистические и спектральные характеристики.

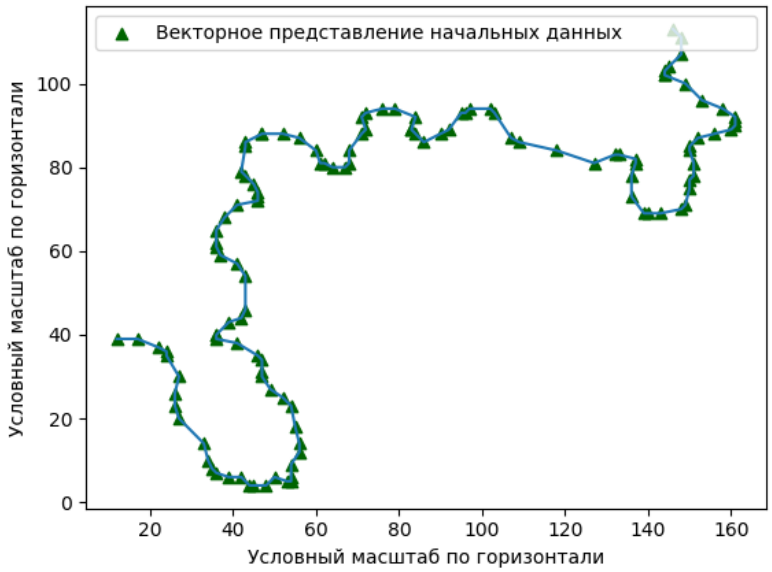


Рисунок – Один из фрагментов перехода самца кабарги при сборе обрывков лишайника с поверхности снега в лиственничнике, снятый компасом и землемерным циркулем; треугольниками отмечены пункты трека, используемые в анализе

Промежуточные данные сами по себе содержали мало информации о собственных характеристиках. Поэтому была введена полярная система координат, в которой каждый вектор представлен парой своих характеристик (длина и угол). Исследование последовательностей данных характеристик позволило выявить постоянные функциональные составляющие и стохастические компоненты переходов. Для разных треков получены разные характеристики, однако, наблюдалось сходство их распределений. Распределение по векторам имело выраженный пик, распределение углов стремилось к равномерному при увеличении числа данных. Автокорреляционная функция для данных характеристик показывает, как и ожидалось, явную периодичность в угловых характеристиках, и вместе с тем более слабую, но также выраженную периодичность и в характеристике длины.

Таким образом, в результате анализа определены параметры конкретных треков переходов кабарги, что позволяет интерпретировать данные в аспекте связи с условиями конкретного местообитания. Также выявлены периодически меняющиеся и взаимосвязанные составляющие векторной системы в переходах, обладающие значительными показателями стохастичности, но схожими общими распределениями угловых и линейных параметров. Результаты согласуются с результатами, полученными нами в экспериментальных исследованиях, а также с данными других автором о рекурсивных «часах переориентации» (Cole, 1995; Turchin, 1996; Benhamou, 2007; Bartumeus, Levin, 2008; Campos et al., 2014; Sims et al., 2014 и др.) у разных видов животных.

Литература

Зайцев В. А. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. М: Наука, 1991. 216 с.

Зайцев В.А., 2002. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammallia) // Журн. общей биол. Т. 63, № 4. С. 335–350.

Bartumeus F, Levin SA., 2008. Fractal reorientation clocks: linking animal behavior to statistical patterns of search // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 105, № 49. P. 19 072–19 077.

Benhamou S., 2007. How many animals really do the Levy walk? // Ecology. V. 88, № 8. P. 1962–1969.

Campos D, Bartumeus F, Merndez V, Espadaler X., 2014. Reorientation patterns in central-place foraging: internal clocks and klinokinesis // J. R. Soc. Interface. V. 11.: 20130859. http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0859

Cole B.J., 1995. Fractal time in animal behavior: the movement activity of Drosophila // Animal Behaviour. V. 50. P. 1317–1324.

Fritz, H., Said, S., Weimerskirch, H., 2003. Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird // Proc. R. Soc. London B. V. 270 P. 1143–1148.

Sims D.W., Reynolds A.M., Humphries N.E., Southall E.J., Wearmouth V.J., Metcalfe B.M, Twitchett R.J., 2014. Hierarchical random walks in trace fossils and the origin of optimal search behavior // PNAS. July 29. V. 111. N. 30. P. 11073–11078.

Turchin, P., 1996. Fractal analyses of animal movement: a critique // Ecology. V. 77, 2086–2090

ПРОГНОЗ УГЛЕРОДНОГО БЮДЖЕТА ЛЕСНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В.

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия
dzamolod@mail.ru

Аннотация: Разработана система РОБУЛ-М, предназначенная для прогноза углеродного бюджета лесных территорий. Проведен прогноз углеродного баланса лесов России для площади 785.58 млн. га. Обнаружено, что при сохранении современных уровней управляющих и нарушающих воздействий сток углерода в леса России сократится с современных 206 млн. т С. в год до 33 млн. т С в год в 2065 г. Рассмотрены углеродные эффекты потенциальных мер по управлению лесами.

Авторы доклада ранее разработали систему региональной оценки бюджета углерода лесов (РОБУЛ), предназначенную для ретроспективных расчетов углеродных параметров лесных регионов (от лесничества до субъекта РФ) по данным Государственного лесного реестра (ГЛР) (Замолодчиков и др., 2011, 2013). РОБУЛ является действующей методикой оценки баланса углерода управляемых лесов России в Национальном кадастре парниковых газов (ПГ). Парижское соглашение усилило внимание к прогнозам эмиссий и стоков ПГ, что связано с необходимостью планирования национальных вкладов стран по сокращению выбросов. Это придает особую актуальность задаче создания средства прогноза бюджета углерода лесных регионов, полностью совместимого с источником ретроспективной оценки. Такое средство было разработано авторами доклада и получило название РОБУЛ-М. Доклад ставит целью представление прогноза баланса углерода лесов Российской Федерации на период 2020-2065 гг., построенного с использованием системы РОБУЛ-М.

Система РОБУЛ-М состоит из прогнозного блока динамики лесного фонда и блока расчета углеродных характеристик. Прогнозный блок относится к классу моделей лесных переходов. В нем имитируются процессы, которые могут произойти с лесами данной возрастной группы: пополнение из младшей группы, переходы в старшую группу при увеличении возраста, в гарь при пожаре, вырубку при сплошной рубке. Увеличение запасов древесины характеризуется по текущему распределению средних на единицу площади запасов в возрастных группах. Стартовые данные представлены информацией Государственного лесного реестра (ГЛР) по площадям и запасам древесины, а также сценариями нарушающих и управляющих воздействий. В частности, предусмотрены возможности моделирования процессов, связанных с изменением режимов пожаров и рубок, модификациями продуктивности и породного состава лесных насаждений. Шаг по времени в текущей версии РОБУЛ-М равен 5 годам, глубина прогноза составляет 50 лет. Пространственный объект моделирования представлен лесной территорией, для которой имеются данные ГЛР. Такими территориями являются лесничества и субъекты Российской Федерации (РФ). Оценки для более крупных территорий (федеральных округов, России в целом) суммируются из величин по составляющим субъектам РФ. Углеродный блок системы РОБУЛ-М полностью идентичен системе ретроспективного расчета РОБУЛ. В полном виде совокупность уравнений и параметров углеродного блока приведена в работах (Замолодчиков, 2011, 2013). В настоящем исследовании стартовыми служили данные ГЛР по субъектам РФ по состоянию на 1 января 2015 г., прогноз охватывает период 2015-2065 гг. и относится к 785.58 млн. га покрытых лесом земель лесного фонда и ООПТ.

Стартовая величина стока углерода в леса России в 2015 г. составляет 206 млн. т С. При сохранении текущего уровня заготовок древесины и пожаров наблюдается снижение стока углерода до 122.6 млн. т С. в 2030 г., 60.8 млн. т С. в 2050 г. и 33 млн. т С в 2065 г. Снижение стока углерода объясняется увеличением среднего возраста древостоев, сопровождающимся уменьшением поглощения углерода. Ранее аналогичная динамика была показана нами при помощи канадской модели CBM-CFS3 (Замолодчиков и др. 2013).

Воспроизведение сходной динамики двумя независимыми средствами повышает доверие к найденному прогнозу. Снижение стока углерода в леса России является нормальным экологическим процессом, представляющим приближение лесной системы к состоянию равновесия в условиях постоянства нарушений. Поглощение углерода за счет прироста деревьев и размеров других пулов углерода компенсируется процессами разложения, а также нарушениями. Имеются натурные свидетельства, что указанное сокращение стока углерода в леса России уже началось (Замолодчиков и др., 2017).

Полученный прогноз не вполне благоприятен для планов использования лесов как поглотителей ПГ в Парижском соглашении. Потому большой интерес представляет анализ мер по управлению лесами, которые могут способствовать поддержанию стока углерода (рисунок 1). Наиболее эффективной мерой оказывается снижение возраста рубок. К 2030 г. эта мера может дать дополнительное поглощение 30 Мт С в год с дальнейшим ростом до 36 Мт С в год в 2040-2050 гг. Второй по эффективности мерой является ускорение лесовозобновления на вырубках и гарях. Эта мера имеет отдаленный эффект, в 2030 г. дополнительный сток углерода составляет 13 Мт С в год, в 2065 г. 30 Мт С в год. Отложенный эффект данной меры связан с тем, что должно пройти некоторое время, прежде чем возобновляющиеся леса достигнут максимального стока углерода на единицу площади.

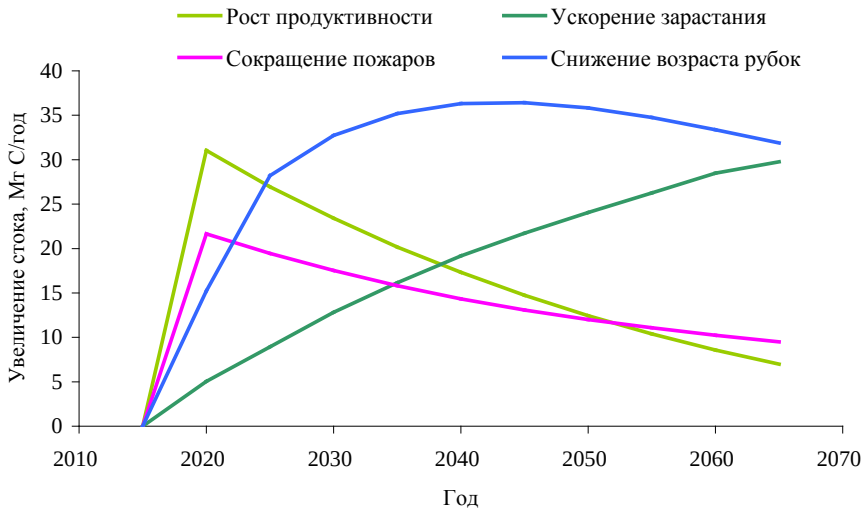


Рисунок 1 – Дополнительный сток углерода в леса России, формируемый различными мерами по управлению лесами

Меры по повышению продуктивности и сокращению пожаров имеют иную динамику – резкое повышение от 2015 к 2020 г., вслед за чем следует постепенное снижение. В значительной степени такой прогноз определяется формой задания сценария в модели. Меры по повышению продуктивности и сокращению лесных пожаров оказываются наиболее эффективными в 2020 г., давая дополнительный сток 31 и 22 Мт С в год соответственно. Затем дополнительный сток постепенно снижается до 7 и 9 Мт С в 2065 г.

Исследование поддержано РНФ № 19-77-30015.

Литература

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16-28.

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л., Блинов В.Г., Дмитриев В.В., Курц В.А. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации в 1990-2050 гг.: ретроспективная оценка и прогноз // Метеорология и гидрология. 2013. № 10. С. 73-92.

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Шуляк П.П., Честных О.В. Современное сокращение стока углерода в леса России // Доклады Академии наук. 2017. Т. 476. № 6. С. 719-721.

АНАЛИЗ СТРУКТУРНОЙ СЛОЖНОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА

Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Пущинский научный центр Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Российская Федерация
elenazubkova2011@yandex.ru

Аннотация: рассмотрены факторы абиотической и биотической среды леса и свойства ценопопуляций, влияющие на размещение и продуктивность травяно-кустарничкового яруса.

Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ) в лесном фитоценозе является редко учитываемым компонентом, участвующим в образовании почвенных условий и являющийся средой обитания лесной фауны. Так, например, для северной тайги в ельнике чернично-зеленомошном ежегодные приросты и опады фитомассы ТКЯ могут быть соизмеримы с приростами и опадами растений древесного яруса (Бобкова, 1987), а по другим данным, в полтора раза превышать их (Лукина, Никонов, 1996). Для учета вклада растений ТКЯ, создающих дополнительный к древесному пул органических веществ, участвующих в динамике азота и углерода лабораторией моделирования экосистем разрабатывается модель CAMPUS-S (CAMPUS). При рассмотрении закономерностей распределения растений рассмотрены два взаимосвязанных аспекта: мозаика условий под пологом леса и биологические свойства растений, живущих в этих условиях.

1. Мозаика абиотических и биотических условий

К наиболее значимым абиотическим относятся: климатические (режим температур и осадков); почвообразующие породы, рельеф. Наш опыт оценки влажности почв в период экстремально сухого и жаркого июня 2019 года показал, что почвообразующие породы и рельеф создают существенные различия во влажности почв при одинаковых климатических условиях. Работы по оценке условий влажности почв для ландыша майского (*Convallaria majalis* L.), проводились влагомером МГ-44 в слое 0-6 см. Было выбрано три фитоценоза: 1) сосняк ландышевый на песчаных дюнах в охранной зоне Приокско-Террасного заповедника (вершина дюны и подошва дюны), 2) сосняк с березой и елью на плакоре в окрестностях города Пущино (суглинистые почвы) и 3) старовозрастный липовый лес с дубом и кленом на склоне долины реки Оки на суглинке (верхняя и нижняя части склона оврага). Измерения условий в пяти ценопопуляциях ландыша показали, что наименьшая влажность почв в чистом сосняке под кронами сосны на вершине песчаных дюн; у подножия дюны влажность почв выше, но незначительно. На плакорном участке в сосняке с березой и елью (суглинистые почвы) влажность почв в три раза превышает значения в сосняке. В верхней части оврага в старовозрастном широколиственном лесу влажность несколько ниже, чем на плакоре под кронами елей, однако, в нижней части оврага она наибольшая и превышает в 4,7 раз влажность на вершине дюны в сосняке. Из биотических факторов наибольшее значение для ТКЯ имеют свойства крон деревьев, кустарников и подроста, определяющих интенсивность и мозаику освещенности под пологом. Комплексное действие факторов приводит к неравномерности условий под пологом внутри одного фитоценоза. Взаимодействие модели CAMPUS-S с ранее разработанными в лаборатории программными продуктами: SCLISS (климатические условия почв), ROMUL (почвенная динамика углерода и азота), EFIMOD (динамика древесного яруса) позволяет моделировать пространственную неоднородность условий по влажности почвы, богатству почвы азотом, освещенности.

2. Биологические свойства растений

При моделировании принципиально важным является учет двух аспектов, являющихся свойствами самих растений: их границ толерантности к условиям среды и жизненной формы, определяющей каким образом происходит взаимодействие растения с пространством. Наиболее функционально удобной для моделирования является эколого-морфологическая классификация жизненных форм, предложенная И.Г Серебряковым (Серебряков, 1962). В этом подходе учитывается степень одревеснения и морфологические особенности побегов растений, что определяет длительность их жизни и способ занятия территории. Так, например, недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), встречающаяся в лесных сообществах, однолетнее растение. Наличие ее в текущем году не говорит о возможности присутствия в этих же локусах пространства в следующем году, в отличие от ландыша майского (*Convallaria majalis* L.), являющегося многолетним длиннокорневищным растением, каждое парциальное образования которого может занимать один и тот же локус более 40 лет (Борисова, 1967). Моделирование в технике клеточных автоматов позволяет это учитывать. Морфологическое строение и онтогенетическое развитие для большинства доминирующих растений таежных и широколиственных лесов опубликованы в ботанических изданиях (Онтогенетический атлас…, 1997-2013 и др.). Хуже представлены данные о содержании биогенных веществ (азота и углерода) в разных органах лесных растений ТКЯ. Преимущественно это данные о содержании азота в листьях и побегах кустарничков (Ремезов и др., 1959; Карпов, 1968; Морозова, 1991; Казимиров, Морозова, 1973; Лукина, Никонов, 1996). Почти не представлены данные о соотношении биомасс разных органов растений, хотя именно это определяет, качество опада и скорости процессов его разложения, а значит и сроки включения элементов в повторное использование биотой местообитания. Особенностью ТКЯ является быстрый оборот и значительная масса листового опада. Моделирование с месячным шагом позволяет учитывать сезонность образования опада разными органами растений.

Таким образом, моделирование динамики ТКЯ невозможно без анализа и учета свойств разного уровня организации биологических систем: биогеоценотического (абиотические и биотические условия местообитания), популяционно-видового (границы толерантности видов к факторам среды, пространственные взаимодействия ценопопуляций) и организменного (онтогенез, морфологические признаки, соотношение биомасс органов, их химический состав). Такая работа проводится в лаборатории. Современные подходы имитационного моделирования позволяют выполнять комплексные исследования.

Исследование структурной сложности лесных экосистем выполнено в рамках темы проекта РНФ № 18-14-00362; динамика биофильных элементов в системе растения-почва по теме гос. задания ИФХиБПП РАН № АААА-А18-118013190176-2.

Литература

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 156 с.

Борисова Н.А. К определению возраста и скорости роста зарослей ландыша майского - *Convallaria majalis* L. // Вопросы фармакогнозии, вып. 4 / Труды Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Т. 21. 1967. С. 12–23.

Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., Наука, 1969. 333 с.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Биохимические циклы в лесах севера в условиях агротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1996. Часть 1. 213 с. Часть 2. 192 с.

Морозова Р.М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.

Онтогенетический атлас растений / отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1997-2013. Т. 1. 1997. 239 с.; Т. 2. 2000. 267 с.; Т. 3. 2002. 279 с. Т. 4. 2004. 239 с.; Т. 5. 2007. 240 с.; Т. 6. 2011. 336 с.; Т. 7. 2013. 362 с.

Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. Изд. Моск. Ун. 1959. 284 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

CAMPUS. URL: http://www.ecomodelling.ru/models/campus (дата обращения 14.06.2019).

ПЕРИОДИЧЕСКОЕ УПРАВЛЕНИЕ СИСТЕМОЙ ХИЩНИК-ЖЕРТВА

Кириллов А.Н. [1], Иванова А.С.[2]

[1]*ФГБУН Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия*
kirillov@krc.karelia.ru
[2]*ФГБУН Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия*
a_s_ivanova@bk.ru

Аннотация: рассматривается модель динамики популяций хищника и жертвы, учитывающая возможность ухода популяции хищника из участка в случае его недостаточной пищевой привлекательности. Решается задача сохранения популяции хищника в составе биосообщества с помощью отбора особей. Предложены периодические процессы управления, позволяющие сохранить популяцию хищника на участке с наименьшим антропогенным вмешательством.

1. Введение

В настоящей работе рассматривается биологическое сообщество, состоящее из двух видов, хищника и жертвы, причем популяция жертвы не покидает некоторый участок, а популяция хищника может мигрировать в другие участки в случае недостатка жертвы в данном. Решается задача сохранения популяции хищника в составе биосообщества за счет отбора особей. Предлагаются периодические процессы управления системой хищник-жертва, сохраняющие состав биосообщества, причем затраты на отлов особей популяций в данных процессах минимальны.

2. Периодические процессы управления системой хищник-жертва

Пусть в момент времени $t = 0$ на участке появляется популяция хищника.

В работе (Кириллов, 1999) для описания пищевой привлекательности участка предложено использовать функцию

$$\tilde{n}(t) = \Lambda + \int_0^t x_2 \left(\frac{x_1}{x_2} - \lambda\right) dt, \qquad (1)$$

где $\Lambda = \tilde{n}(0) > 0$ – начальная пищевая привлекательность участка; $x_1 = x_1(t)$, $x_2 = x_2(t)$ – численности жертвы и хищника на участке в момент времени $t \geq 0$, соответственно, причем динамика жертвы и хищника представлена ниже в системе 3; $\lambda > 0$. Отметим, что в функции 1 учтен подход Charnov'a, определяющий момент времени, когда популяция покидает участок. Более того, в формуле для $\tilde{n}(t)$ также отражается гипотеза о «стаде себялюбцев» (Hamilton W.D., 1971), согласно которой все особи популяции появляются на участке и покидают его одновременно. Естественно считать, что популяция хищника находится на участке при выполнении условия

$$\tilde{n}(t) \geq \Lambda, \qquad (2)$$

мигрирует при $\tilde{n}(t) < \Lambda$.

Продифференцировав уравнение 1 и предположив, что динамика взаимодействующих популяций описывается системой Лотки-Вольтерра, учитывающей изъятие особей, получим следующую систему дифференциальных уравнений

$$\dot{x}_1 = x_1(a - bx_2 - u_1),\ \dot{x}_2 = x_2(kbx_1 - m - u_2),\ \dot{\tilde{n}} = x_1 - \lambda x_2, \qquad (3)$$

где a, b, k, m – положительные постоянные $(k < 1)$; $0 \le u_1, u_2$ – интенсивности изъятия особей жертвы и хищника, соответственно. Далее для положительного прироста популяций считаем, что u_1, u_2 удовлетворяют ограничениям

$$0 \le u_1 < a,\ \ 0 \le u_2.$$

Поставим задачу нахождения кусочно-постоянных функций $u_1(t), u_2(t)$, обеспечивающих выполнение условия 2 при $\tilde{n}(0) = \Lambda$, другими словами, обеспечивающих сохранение видового состава биосообщества. Естественно постараться минимизировать затраты на отлов особей, т.е. минимизировать u_1, u_2, которые можно считать управляющими воздействиями.

В работе (Kirillov, Ivanova, 2017) рассмотрена поставленная выше задача для случаев $u_1 = 0, u_2 > 0$ и $u_1 > 0, u_2 = 0$, где положительные u_1, u_2 – постоянные, которые вычисляются в (Kirillov, Ivanova, 2017). В настоящей работе, продолжающей (Kirillov, Ivanova, 2017), строятся $u_1(t), u_2(t)$ – кусочно-постоянные периодические функции, для которых выполнено 2. Причем ненулевые значения u_1, u_2 определяются из условий минимизации затрат. Отметим, что положение равновесия системы 3 при постоянных u_1, u_2 имеет вид

$$x_1 = \frac{m+u_2}{bk}, x_2 = \frac{a-u_1}{b}. \qquad (4)$$

Периодический процесс управления, построенный в данной работе, основан на таком изменении координат равновесия 4 за счет изменения u_1, u_2, при котором будет решена поставленная задача. Более того, задача построения периодических режимов сведена к задаче отображения окружности на себя при условии, что отображение есть поворот на постоянный угол, что позволяет использовать теорему Якоби. Таким образом, построен периодический процесс управления, характеризуемый интенсивностями изъятия особей, сохраняющий состав биосообщества. При этом при достаточно малых интенсивностях изъятия u_1, u_2 сохраняется периодичность функционирования сообщества с периодом, близким к «естественному» (при $u_1 = u_2 = 0$).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (грант №18-01-00249).

Литература

Кириллов А.Н. Экологические системы с переменной размерностью// Обозрение прикладной и промышленной математики. 1999. Т. 6. № 2. С. 318-336.

Hamilton W.D. Geometry for the selfish herd. – Journal of the Theoretical Biology. 1971. V. 31, pp.295-311.

Kirillov A., Ivanova A. Equilibrium and control in the biocommunity species composition preservation problem // Automation and Remote Control. 2017. Vol. 78. Iss. 8. P. 1500-1511. DOI: 10.1134/S0005117917080100

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА «А» В БЕРИНГОВОМ МОРЕ НА ОСНОВЕ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ

Колбина Е.А., Абакумов А.И.

ФГБУН Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
pavlova@iacp.dvo.ru

Аннотация: Из спутниковых данных используются концентрация хлорофилла, температура и освещенность на поверхности. Построены усреднения спутниковых характеристик по времени и пространству (поверхности моря).

Мониторинг распределения концентрации хлорофилла имеет важное практическое значение для рыболовства, поскольку фитопланктон - это кормовая база зоопланктона и рыб.

С появлением спутникового мониторинга начался качественно новый этап в изучении распределения хлорофилла «а» в Мировом океане, обеспечивающего дистанционное зондирование поверхностных вод. Для наблюдения фитопланктона (точнее «хлорофилла-а») и его пространственного распределения из космоса разработаны специальные датчики – сканеры цвета моря. Регулярность сбора данных по всей площади Мирового океана позволяет выделять особенности динамики хлорофилла «а» на различных акваториях, проводить их сравнение, выявлять многолетние тенденции изменения. Результаты спутникового мониторинга не содержат прямой информации о фитопланктоне, но дают возможность судить о его состоянии на основе показателей содержания хлорофилла в верхнем водном слое океана. Цель нашей работы – изучение закономерностей пространственно-временного распределения хлорофилла «а» в Беринговом море и его районах.

Для исследования выбран район, ограниченный координатами 45º-75º с.ш., 160º в.д.–155º з.д. В этот район входит Берингово море (рисунок 1). Берингово море богато питательными веществами для фитопланктона, вся пищевая цепочка достаточно биологически разнообразна, отдельные районы моря обильны разными видами рыб. Выбран открытый район, позволяющий проанализировать закономерности формирования нижних трофических уровней морской экосистемы.

Из спутниковых данных используются концентрация хлорофилла, температура и освещенность на поверхности. Обработаны данные мая 2014 г. Размер пространственной ячейки (точки) – 4 х 4 км, временной интервал – 1 сут.

Построены усреднения спутниковых характеристик по пространству (поверхности моря) и времени. Если усреднения по пространству обладают малой вариабельностью по времени, то усреднения по времени высокодинамичны в зависимости от пространственных координат.

Проведено районирование Берингова моря (рисунок 1), при этом выделены следующие районы:

I. Анадырский и Олюторский заливы. От м. Олюторского до мыса Чукотского и по Северный полярный круг. Квадрат, ограниченный координатами 60º-66,5622ºс.ш., 170ºв.д.–173ºз.д.

II. Карагинский залив. От м.Камчатский до м. Олюторского. Квадрат, ограниченный координатами 56º-60,7ºс.ш., 160ºв.д.–170ºв.д.

III. Открытое море. Квадрат, ограниченный координатами 50º-60ºс.ш., 170ºв.д.–170ºз.д.

IV. Залив Нортон. Квадрат, ограниченный координатами 60º-66,56ºс.ш., 173ºз.д.–160ºз.д.

V. Бристольский залив. Квадрат, ограниченный координатами 52,5º-60 с.ш., 170º з.д.–155º з.д.

Рисунок 1 – Бассейн Берингова моря

Построены сравнительные усреднённые спутниковые характеристики по пространству (поверхности моря, рисунок 2) на этих районах.

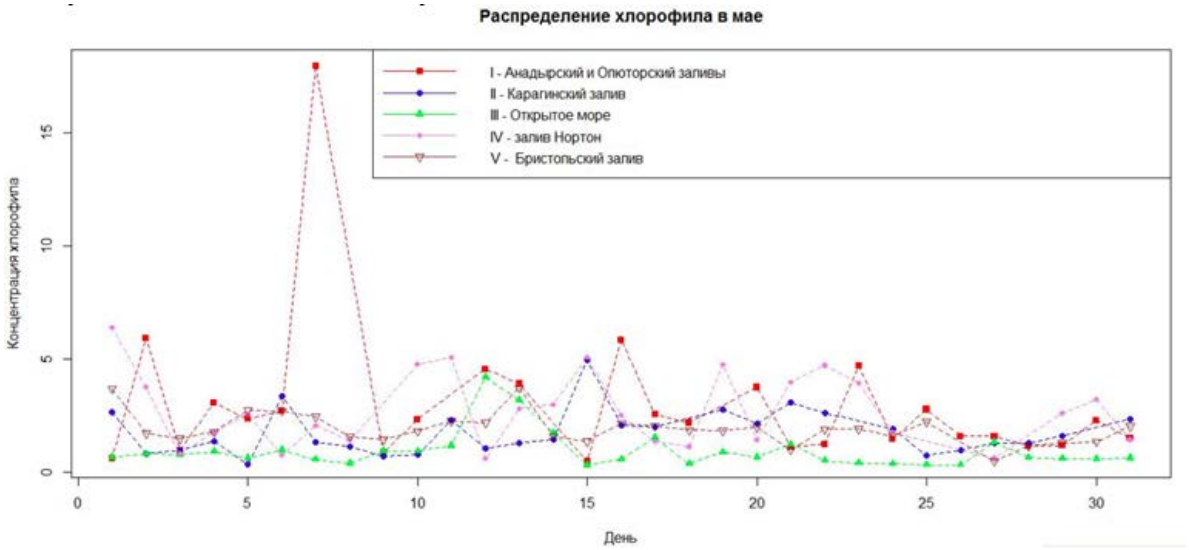


Рисунок 2 – Усреднение спутниковых характеристик по пространству по районам. Распределение хлорофилла «а», мг/м^3.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 18-01-00213).

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ НА УЧАСТКЕ ПРИ СОЗДАНИИ ИСКУССТВЕННЫХ ЕЛОВЫХ ПЛАНТАЦИЙ

Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия
alex_0201@mail.ru

Аннотация: В работе приводятся результаты моделирования динамики запаса еловых насаждений при разных схемах посадки. Определены оптимальные схемы лесопосадки еловых насаждений, обеспечивающих максимальный запас мелкой, средней и крупной древесины. Показано, что для максимизации запаса древесины разного класса крупности требуется разная начальная густота насаждения. Чем выше класс крупности выращиваемой древесины, тем больше оптимальное расстояние между саженцами.

1. Материалы и методы

На сегодняшний день альтернативой лесозаготовок в естественных древостоях является создание искусственных лесных плантаций, обеспечивающих получение древесины с заданными качественными характеристиками. Лесная плантация должна обладать высокой продуктивностью, что позволяет получать наибольший запас выращиваемой древесины. Одним из способов повысить продуктивность насаждения является регулирование густоты и взаимного расположения деревьев. В связи с этим возникают задачи направленные на разработку оптимальных схем лесопосадки, которые обеспечивают получение максимального запаса древесины с определенными качественными характеристиками.

В качестве плантационной культуры рассматривали ель, которая по степени распространения и хозяйственному значению является одной из преобладающих древесных пород на Дальнем Востоке России. Для моделирования динамики запаса еловых насаждений при разных схемах посадки использовали разработанную ранее имитационную модель пространственно-временной динамики древесных сообществ (Kolobov, Frisman, 2016). Она позволяет проводить вычислительные эксперименты с различными комбинациями видовой и возрастной структуры древостоя, произрастающих на территории с умеренным климатом, где основным системообразующим фактором формирования и развития лесных экосистем является свет. Используемый в модели индивидуально-ориентированный подход, подразумевающий описание роста каждого дерева в зависимости от его видовой специфики и пространственного расположения в древостое, позволяет легко имитировать различные схемы лесопосадок. Оценка параметров модели производилась на основе данных таблиц хода роста нормальных еловых насаждений 2 класса бонитета. При этом подбирая оптимальное пространственное расположение деревьев, учитывался тот факт, что саженцы не являются одинаковыми, имея различную вероятность гибели в зависимости от индивидуальных свойств особи (Kolobov, Frisman, 2018).

2. Обсуждение результатов

В результате проведенного исследования были получены оптимальные схемы лесопосадок еловых насаждений, которые обеспечивают максимальный запас мелкой, средней и крупной деловой древесины (ГОСТ 17462-84). Моделирование динамики елового древостоя осуществляли на участке размером 40×40 м. Вычисляли запас мелкой, средней и крупной древесины в зависимости от расстояния между рядами и между саженцами в ряду при регулярной схеме посадки.

На рисунке 1 показаны графики запаса мелкой, средней, крупной древесины елового насаждения в зависимости от расстояния между деревьями при квадратной схеме посадки. Из графиков видно, что увеличение начальной численности деревьев позволяет увеличить

запас древесины, но чем выше плотность древостоя, тем сильнее проявляются процессы самоизреживания в результате конкуренции за ресурсы, что приводит к снижению запаса (рисунок 1). Показано, что процесс самоизреживания древостоя зависит как от начальной плотности насаждения, так и от взаимного расположения деревьев на участке, что в итоге определяет величину запаса древесины заданного диаметра.

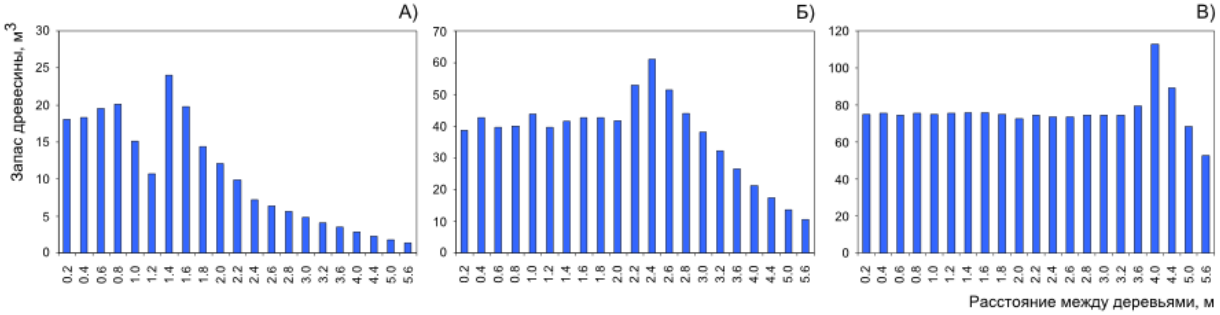


Рисунок 1 – Запас древесины елового насаждения в зависимости от расстояния между деревьями при квадратной схеме посадки: а) мелкая; б) средняя; в) крупная древесина

Результаты вычислительных экспериментов показали, что оптимальное расстояние между деревьями для выращивания мелкой, средней и крупной древесины, при прямоугольной схеме посадки, составляет: 1.4×1.2 м, 2×2.8 м, 4×4 м. Время, за которое еловый древостой достигает заданных качественных характеристик, составило 37, 69, 155 лет, соответственно (рисцнок 2). Из рисунка 2 видно, что при таких вариантах посадки, изреживание древостоя происходит после того как все деревья достигли заданного размера диаметра ствола.

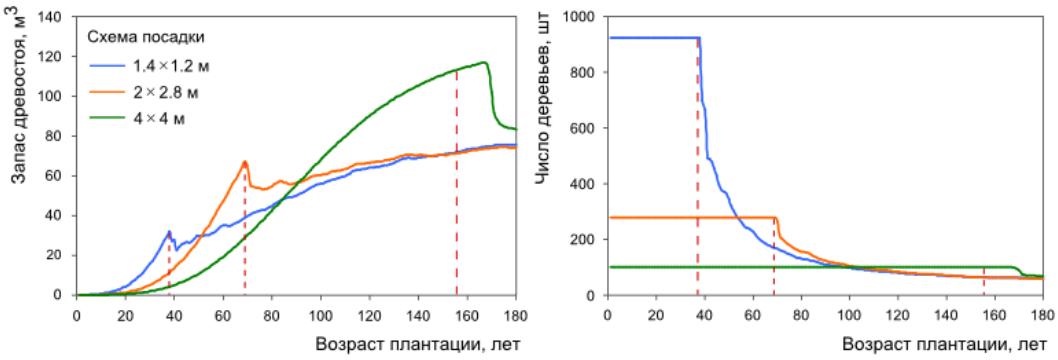


Рисунок 2 – Динамика запаса елового насаждения при разных вариантах посадки обеспечивающих максимальный запас мелкой, средней, крупной древесины

Таким образом, показано, что для максимизации запаса древесины разного класса крупности требуется разная начальная густота насаждения. Чем выше класс крупности выращиваемой древесины, тем больше оптимальное расстояние между саженцами.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00073 а.

Литература

ГОСТ 17462-84 – продукция лесозаготовительной промышленности. Термины и определения. Москва: ИПК издательство стандартов, 2000.

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

Kolobov A.N., Frisman E.Ya. Evaluate the initial spatial structure and heterogeneity of the composition for spruce and larch stands on real data self-thinning of even-aged stands // Ecological Complexity. 2018. Vol. 34. P. 89-99.

ВЛИЯНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА НА ПОКАЗАТЕЛИ ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ В МОДЕЛИ НА ОСНОВЕ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Копылов А.В., Якимов В.Н.

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия
alexander_kopylov@list.ru

Аннотация: в работе рассмотрено влияние учета пространственного размещения особей при их взаимодействии в модельном сообществе на характер и причины изменения структурных показателей трофических сетей при варьировании модельных параметров

Широко применяемым подходом к исследованию трофической структуры сообщества является анализ структурных показателей трофической сети (Dunne et al., 2002; Allhoff et al., 2015), среди которых часто применяются: видовое богатство *S*, связность трофической сети *C* – отношение числа трофических связей к максимально возможному их числу, а также число трофических уровней *NTL*.

В разработанной нами модели взаимодействие происходит на основе отдельных организмов, находящихся в дискретных ячейках пространственной решетки. В основе функционирования модели лежат шесть базовых показателей: перемещение, потребление, размножение, видообразование, интерференция и смертность. Взаимодействие между особями видов происходит, если одна из них совершает попытку перемещения в уже занятую ячейку. Вероятность успешного потребления рассчитывается на основе размеров особей *x* – она максимальна при оптимальной разнице *d* в размере особей. Число перемещений и попыток потребления возрастает с увеличением размера особи. В случае успешного потребления рассчитывается вероятность размножения *f*. При этом с вероятностью *v* может произойти видообразование. В случае неудачной попытки потребления особи вступают в интерференцию с вероятностью α, если разница их размеров не превышает β. В модель также заложена естественная смертность особей *m*. Гибкость диеты видов определяет ширина трофической ниши *s*, при возрастании которой увеличивается диапазон размеров потребляемых жертв. Ранее выявлена высокая чувствительность модели к величине ширины ниши *s* – при ее варьировании наблюдалось изменение значений структурных показателей трофической сети (Копылов, Якимов, 2019).

В настоящем исследовании проводился анализ влияния наличия либо отсутствия пространственной структуры сообщества на характер изменения значений показателей трофической сети при варьировании ширины ниши *s*. Моделирование проводилось в двух режимах: при локальном режиме взаимодействия особь могла перемещаться только в одну из четырех соседних ячеек, что определяло важность пространственного размещения особей для взаимодействия; при глобальном режиме взаимодействия расположение особей не учитывалось, и выбор особи для взаимодействия осуществлялся случайным образом.

При локальном режиме взаимодействия видовое богатство сообщества постепенно возрастало при увеличении ширины ниши *s* (рис. 1А), в то время как при глобальном режиме при увеличении ширины ниши *s* видовое богатство варьировало незначительно (рис. 1Г). Характерно, что даже при малом значении ширины ниши $s = 0.1$ видовое богатство сообщества в глобальном режиме взаимодействия было сопоставимо с таковым при значении $s = 0.5$ в локальном режиме взаимодействия.

Число трофических уровней в сообществе отличалось при разных режимах взаимодействия. При локальном режиме сообщества чаще всего имели четыре трофических уровня, при $s \geq 0.4$ в части модельных сообществ отмечалось образование пятого трофического уровня (рис. 1Б). При глобальном режиме взаимодействия число трофических уровней увеличивалось, сообщества характеризовались шестью-семью трофическими

уровнями (рис. 1Д). Это связано с тем, что при отсутствии пространственной структуры число доступных жертв позволяет видам верхних трофических уровней закрепляться в сообществе, в то время как при наличии пространственной структуры эти виды ограничены ресурсной базой соседних ячеек и вымирают после ее истощения.

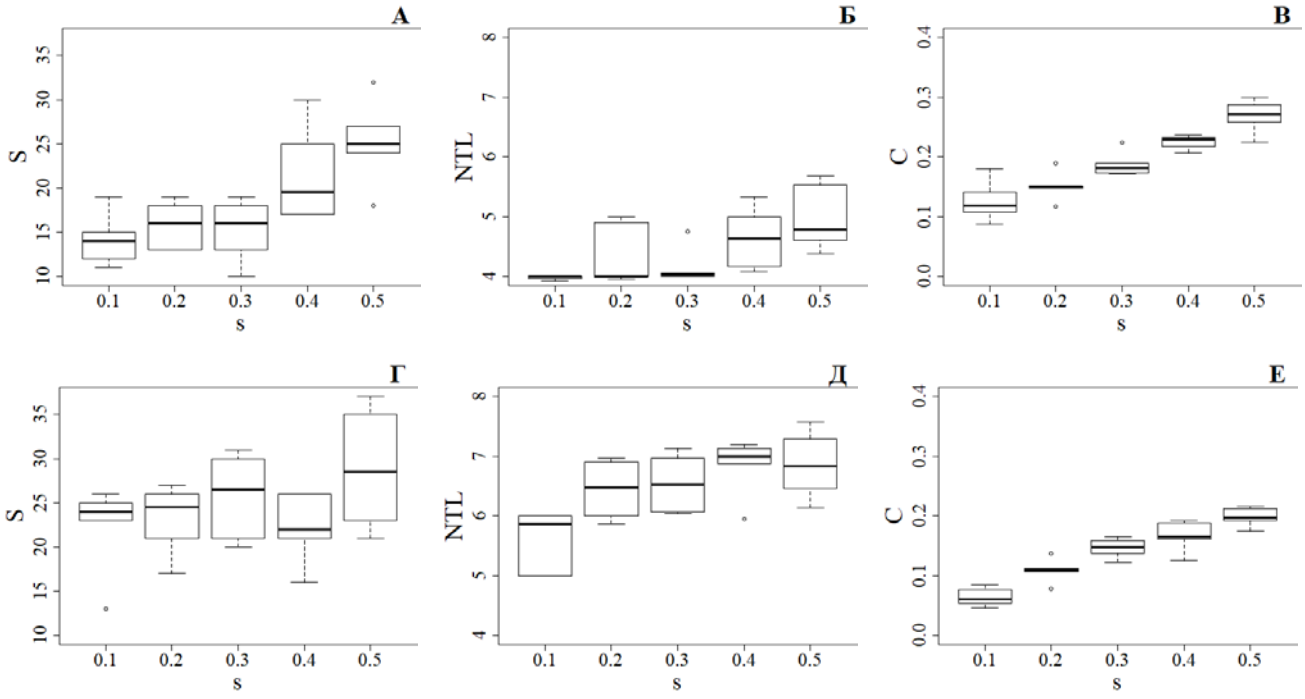


Рисунок 1 – Зависимость структурных показателей трофической сети от ширины ниши *s*: А, Б, В – при локальном режиме взаимодействия, Г, Д, Е – при глобальном режиме взаимодействия, *S* – видовое богатство, *NTL* – число трофических уровней, *C* – связность трофической сети

Связность трофической сети возрастала при увеличении ширины ниши *s* в обоих режимах взаимодействия в результате генерализации диеты видов и увеличении общего числа трофических связей в сообществе (рис. 1В, 1Е). В то же время при равных значениях ширины ниши *s* сообщества без пространственной структуры характеризовались меньшей величиной связности трофической сети, чем сообщества с пространственной структурой. Это объясняется тем, что при глобальном режиме взаимодействия виды сообщества распределены по большему числу трофических уровней, и как следствие между ними образуется меньшее общее число трофических связей.

Литература

Allhoff K.T., Ritterskamp D., Rall B.C. Evolutionary food web model based on body masses gives realistic network with permanent species turnover // Scientific reports. 2015. V. 5. P. 10955.

Dunne J.A., Williams, R.J., Martinez N.D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2002. V. 99. P. 12917–12922.

Копылов А.В., Якимов В.Н. Зависимость структурных показателей трофической сети от ширины ниши в модели на основе отдельных особей в двумерном пространстве // Современные проблемы медицины и естественных наук: сборник статей Международной научной конференции. Вып. 8. Йошкар-Ола, 2019. С. 293–294.

ЦИФРОВАЯ АРКТИКА В ВИРТУАЛЬНОЙ МОДЕЛИ

Косиков А.Г., Голубева Е.И., Селиверстов Ю.Г., Сёмин В.Н., Ушакова Л.А., Харьковец Е.Г.

ФГБОУ ВО "Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова", Москва, Россия
anatolygk@gmail.com
egolubeva@gmail.com
yus5@yandex.ru
vnsemin@mail.ru
la.ushakova@mail.ru
e_x@mail.ru

Аннотация: Доклад посвящён разработке цифровой многомерной пространственно-временной модели Арктического региона, инструментов её формирования и функционирования. Обсуждаются методы создания модели и источники данных; структура данных и программное обеспечение; проецирование тематических данных; модификация и анализ цифровой модели, аспекты виртуального моделирования. Обосновывается актуальность исследования в реализации инновационных подходов к изучению и рациональному природопользованию Арктики.

1. Введение

*Исследования посвящены построению цифровой многомерной пространственно-*временной модели Арктики сверхвысокого разрешения, отражающей процессы и явления в географической оболочке этого региона на базе создания комплекса новых технологий, аналитических методов и программных средств изучения поверхности, гидросферы, атмосферы и недр Земли.

2. Объекты и методы

Объектом исследования является Арктика, рассматривается как объём севернее 60°с.ш. в гранях параллелепипеда с размерами 7500x7500x1500 км в частях атмосферы, гидросферы и литосферы. Методы исследования – оригинальные методы построения, анализа и визуализации (volume rendering) (Yagel, 1996) многомерных, доксельных (voxels, doxels) (Kaufman и др., 1993) ячеистых 4D-растровых объемных (volume) (Ray и др., 1999) моделей, формируемых в тематических признаковых пространствах (Берлянт, 2001) и визуализируемых в многообразных видах геоизображений (Берлянт, 2006).

3. Исходные данные и источники

Исходные данные – ЦМР, данные дистанционного и глубинного зондирования. Базовые ЦМР: Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010) и General Bathymetric Chart of the Oceans 2014 (GEBCO2014).

4. Структура представления данных

Модифицируемая структура представления данных в модели, обеспечивающая контроль времени аквизиции, периода действительности интегрируемых данных и диапазона пространственного разрешения их репрезентативности.

5. Основные результаты

Построена цифровая пространственно-временная модель Арктики сверхвысокого пространственного разрешения в версиях от 4,096,768,048,001 до 13,825,728,072,001 элементарных ячеек; усовершенствована логическая и детализирована содержательная структуры данных модели; разработаны основные принципы и методы построения, функционирования, администрирования, анализа и визуализации модели на базе поддерживающих их новых программных инструментов; в модель интегрированы

многочисленные наборы тематических данных, характеризующих важнейшие особенности Арктических территорий. Представленные ниже виртуальные геоизображения (Косиков, Ушакова, 2016) – некоторые варианты визуализации многомерной модели Арктики. На рисунке 1 представлены геоизображения Арктики: в перспективных видах, в проективных фронтальных видах (для меридиана 90° в.д.) и в полярных псевдо-азимутальных проекциях, – в левой части: геоизображения анализа ледовой обстановки с выделением областей преобладающего возраста (толщины), – в правой части: геоизображения ледников и вечной мерзлоты с выделением типов и характера распространения вечной мерзлоты, реликтовой мерзлоты и ледников. На рисунке 2 – перспективное геоизображение типов земного покрова на модели Арктики согласно системе классификации земного покрова ФАО ООН.

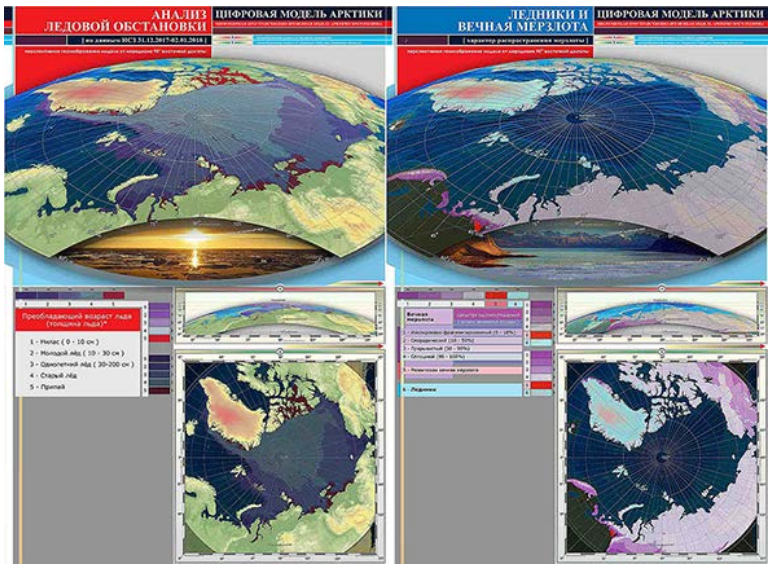


Рисунок 1 – Геоизображения модели Арктики с визуализированными данными анализа ледовой обстановки (слева) и распространения ледников и типов вечной мерзлоты (справа)

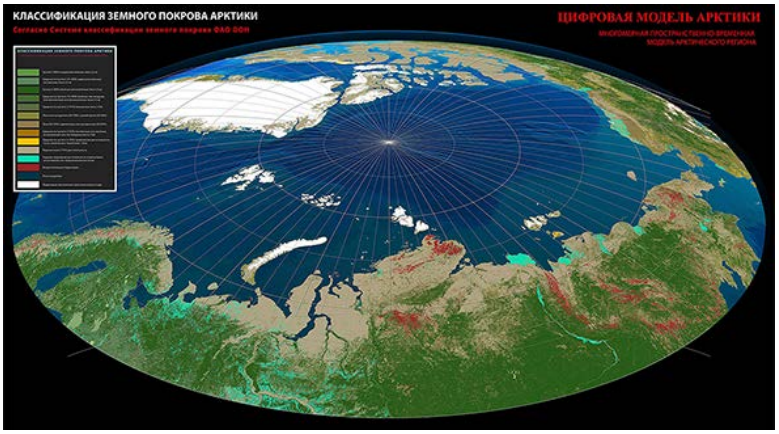


Рисунок 2 – Классификация земного покрова Арктики. Перспективное геоизображение

Разработанные в исследованиях методы и программные инструменты являются новыми и не имеют аналогов в мировой практике.

6. Выводы

Исследование подводит к созданию детальной цифровой модели Арктики в сверхвысоких разрешениях, формированию методов и программной среды, которые уже на современном этапе могут использоваться для решения ряда глобальных и региональных

научно-практических задач, и закладывает фундамент для реализации многих инновационных подходов к изучению и рациональному природопользованию Арктики.

Исследования выполняются при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований и Русского географического общества по проекту РФФИ № 17-05-41173 РГО_а «Разработка многомерной пространственно-временной модели Арктического региона сверхвысокого разрешения».

Литература

Берлянт А.М. Виртуальные геоизображения. М.: Научный мир, 2001. – 54 с.

Берлянт А.М. Теория геоизображений. М.: ГЕОС, 2006. – 261 с.

Косиков А.Г., Ушакова Л.А. Виртуальные геоизображения пространственно-временных моделей окружающей среды // Геодезия и картография. 2016. № 5. С. 43–51.

Kaufman A., Cohen D., Yagel R. / Volume Graphics // IEEE Computer. July 1993. Vol. 26, no. 7, pp. 51–64.

Ray H., Pfister H., Silver D., Cook T. / Ray Casting Architectures for Volume Visualization // IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics. September 1999. Vol. 5, no. 3, pp. 210-223.

Yagel R. / Towards Real Time Volume Rendering // Proceedings of GRAPHICON 1996 Saint-Petersburg, Russia. July 1996. Vol. 1, pp. 230–241.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ СТОКА В БАССЕЙНЕ РЕКИ АКТАЙ С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММНОГО КОМПЛЕКСА ГИДРОГРАФ

Костерина Е.А.[1], Горбунова Ю.В.[1,2]

[1]*Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*
Ekaterina.Kosterina@kpfu.ru
[2]*Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, Казань, Россия*
Juliagorbunova18@mail.ru

Аннотация: Была проведена оценка параметров гидрологической модели «Гидрограф» для водосбора реки Актай створа Караваево, подготовлены входные метеорологические и проверочные гидрологические данные, параметры репрезентативных точек и стокоформирующих комплексов для моделирования процессов формирования стока. Проведен непрерывный расчет гидрографов стока воды за период с 1981 по 2013 год.

1. Объект моделирования

Река Актай берет начало у с. Верхние Матаки Алькеевского района Республики Татарстан, впадает в Куйбышевское водохранилище слева, у села Измери Спасского района. Длина реки 75.3 км, площадь водосбора 981 км2, площадь бассейна до гидропоста с. Караваево 690 км², общее падение 86 м, средний уклон 1.1‰, средняя высота водосбора 122 м. Основные притоки: овр. Вершина Актая, р. Челнинка, р. Салманка, р. Ромоданка, р. Сушка. Водосбор представляет волнистую равнину, умеренно пересеченную долинами притоков, оврагами и балками, сложенную глинистыми и песчаными грунтами. Климат умеренно-континентальный, с прохладной зимой и жарким летом. Среднегодовое количество осадков составляет 450-500 мм, среднегодовая температура 2.8°С.

Водный режим реки изучается с 1935 года Приволжским УГМС у с. Караваево, в 38 км от устья. (Ресурсы поверхностных..., 1971). Для этого гидропоста нашлись данные о ежедневных расходах воды за период с 1981 по 2016 год в гидрологических справочниках и на сайте автоматизированной информационной системы государственного мониторинга водных объектов (АИС ГМВО) (Автоматизированная информационная...).

2. Параметризация модели «Гидрограф»

Входной информацией для модели служат суточные значения температуры воздуха, влажности воздуха, количества осадков (обязательно) и продолжительности выпадения осадков (при наличии) для каждой метеорологической станции в пределах или вблизи речного бассейна.

Были выбраны три метеостанции в непосредственной близости от бассейна, а именно Тетюши (27697), Чистополь (28601), Чулпаново (28704). Также была добавлена еще одна метеостанция в районе Казани для внесения данных о солнечной радиации, потому что требуемые данные были найдены только на метеостанции Вязовые (г. Казань), ближайшей к моделируемому водосбору. Оценку параметров расчетного бассейна предваряет выделение на территории водосбора однородных по типу формирования стока областей (стокоформирующих комплексов, СФК) и назначение репрезентативных точек (РТ). Всего на водосборе гидропоста с. Караваево на реке Актай получилось 22 РТ.

Разнообразие почвенно-растительного покрова в сочетании с рельефом создают условия формирования стока воды. Для водосбора было выделено два СФК.

1) СФК №1. Почвенный покров составляют черноземы выщелоченные. Мощность гумусового слоя равна 50-75 см. Механический состав выщелоченных черноземов − тяжелосуглинистый, иловато-крупнопылеватый (Колоскова, 1968). Растительный покров представлен разнотравно-ковыльными луговыми степями с доминирующими видами ковыль

перистый (*Stipa pennata*), адонис весенний (*Adonis vernalis*), василёк русский (*Centaurea ruthenica*), резак обыкновенный (*Falcaria vulgaris*).

2) СФК №2. Почва темно-серая лесная. Мощность гумусового слоя в темно-серых лесных почвах колеблется от 32 до 42 см. Механический состав темно-серых лесных почв − легкоглинистый, иловато-пылеватый. (Колоскова, 1968). На территории данного СФК преобладают осиновые (*Populus tremula*) неморальнотравяные, иногда остепненные леса.

3. Моделирование гидрографов стока

Моделирование процессов формирования стока было проведено с суточным интервалом в программном комплексе «Гидрограф» (Свидетельство о государственной..., 20018). Результатами расчетов стали суточные гидрографы стока на реке Актай в створе Караваево за период с 1981 по 2013 год (рисунок 1).

Рисунок 1 − Рассчитанные и наблюденные гидрографы стока с 1981 по 2013 год

Рассчитанные и наблюденные гидрографы имеют некоторые несовпадения по объему стока и максимальных значений пиков. Также есть фазовые несовпадения. Анализ результатов показывает, что в основном расхождения приходятся не на сроки достижения экстремальных значений стока (половодья и паводков), а на их абсолютные величины.

Между годовыми рассчитанными и наблюденными расходами воды максимальная разница составила 649 м^3/с, а минимальная разница – 18,5 м^3/с. В процентном соотношении, максимальное превышение расчетных данных над наблюденными составило более 100%, т.е. в два раза рассчитанные результаты превысили наблюденные данные. Минимальная разница в процентах составила 1%. В среднем отклонение результатов моделирования от наблюденного стока составляет 30-40%.

Рассчитанный среднегодовой водный баланс территории составил 98 мм, наблюденный − 106 мм. Разница между водными балансами составила всего лишь 8 мм, разница вполне приемлемая. Основную роль в формировании стока играет подземное питание реки. Его доля в общем стоке составляет около 99%. Совпадение первых результатов моделирования с эмпирическими данными можно считать приемлемым. Далее будет проведена калибровка модели.

Литература

Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов [Электронный ресурс]. − Режим доступа: https://gmvo.skniivh.ru/, свободный. − Дата обращения: 11.03.2017.

Колоскова А.В. Агрофизическая характеристика почв Татарии. − Казань: Изд-во Казан.ун-та, 1968. – 386 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Описание рек. Том 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Выпуск 1. Бассейн р. Волги ниже г. Чебоксары. Куйбышев, 1971. С. 319.

Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2018619084 «Комплексная программа распределенной гидрологической модели «Гидрограф», правообладатель О.М. Макарьева, дата регистрации 30.07.2018.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЧИСЛА ВИДОВ В МЕСТООБИТАНИИ ПО ДАННЫМ МУЛЬТИМАСШТАБНЫХ ВЫБОРОК

Кузнецова Н.А.[1], Бокова А.И.[1], Васенкова Н.В.[1], Сараева А.К.[2]

[1]*Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия*
mpnk@yandex.ru, anbok.mpgu@gmail.com, vasenkowa@mail.ru
[2]*Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия*
saraeva68@inbox.ru

Аннотация. Почвенных коллембол учитывали методом мультимасштабной выборки в лесах разных регионов. Число видов в сериях различалось на порядок, однако пропорции между средними числами видов на участках разной площади (от нескольких кв. см до местообитания) были относительно постоянными. Обсуждаются возможные причины явления и перспективы его использования для экспресс-оценки числа видов в местообитании.

1.Введение

Оценка видового богатства почвенных животных какой-либо территории – всегда сложная задача. Причины заключаются в скрытном образе жизни, гетерогенности распределения и большом числе редких видов. Выявление последних требует большого выборочного усилия, желательно в сочетании с многолетними учетами и охватом разных сезонов. В связи с этим встает задача адекватной оценки числа видов в местообитании с меньшими трудозатратами, желательно по данным одной учетной серии. В теоретическом плане интересен вопрос, насколько изучаемые сообщества насыщены видами (Cornell, Lawton, 1992). Сообщества почвенных животных считаются даже перенасыщенными видами, о чем говорит так называемая загадка их видовой избыточности (Anderson, 1975), аналогичная планктонному парадоксу Хатчинсона, но до сих пор не получившая общепринятого объяснения (Ганин, Стриганова, 2012).

2. Объекты и методы

Объект наших исследований – одна из групп мелких почвенных членистоногих - коллемболы, размеры которых варьируют от долей 1 мм до нескольких мм. Коллемболы многочисленны и разнообразны в подстилке лесных местообитаний. Для изучения пространственной структуры разнообразия коллембол в пределах лесных местообитаний использовали мультимасштабные гнездовые выборки. Пробы, отбираемые почвенным буром диаметром 3.2 см на всю глубину подстилки, располагали по три в углах равносторонних треугольников, расстояния между их центрами 7 см. Расстояния между центрами групп треугольников разного масштаба – 25 см, 1 м и 10 м (подробнее см. Сараева и др., 2015). Участки выбирали в однородном напочвенном покрове межкронового пространства. Один учет в местообитании включал 81 пробу, что в 4–5 раз превышает стандартное число проб в серии (15–20), позволяя надеяться на достаточно полное выявление видов. Схема учетов позволяла оценить среднее число видов на участках разной площади: 8 $см^2$ (1 проба), 1 $дм^2$ (3), 6 $дм^2$ (9), 1 $м^2$ (27), а также в местообитании в целом, 3 $м^2$ (81 проба) на 100 $м^2$. 35 таких учетов были проведены в основном в хвойных лесах разных районов Европейской части России, Кавказа и Южного Приморья.

3. Результаты

Число видов в изученных местообитаниях было от 9 до 88 на серию. Несмотря на резкие различия в видовом богатстве коллембол в разных районах, пропорции между числами видов на участках разного размера варьировали удивительно мало. Так, на 1 $дм^2$ видов было в среднем в 1.8 раза больше, чем на 8 $см^2$; на 1 $м^2$ – в 4.3 раза больше, чем на 8

$см^2$ и в 2.3 больше, чем на 1 $дм^2$. В местообитании видов в среднем больше в 5.9 раза, чем на 8 $см^2$, и в – 1.4 раза по сравнению с данными для 1 $м^2$ и т.д. Коэффициент вариации средних значений большинства различных пропорций для всего материала находился в пределах 10 – 20 %. Сильнее варьировали лишь пропорции при сравнении контрастных масштабов: числа видов в местообитании к 1 $дм^2$ и 8 $см^2$ (22 и 27 %).

4. Обсуждение

Независимость пропорций числа видов на разных участках от географического района и влажности местообитания (ключевой фактор для распределения коллембол) оказалась неожиданной. Феномен относился к средним значениям и прослеживался в разных масштабах местообитания, начиная с нескольких квадратных сантиметров, несмотря на гетерогенность распределения видов. Можно предположить видовую насыщенность локальных сообществ коллембол лесных местообитаний, соответствующую «емкости» лесной подстилки, включая как пищевые ресурсы, так и пространство для жизни. Группу отличает независимость локального разнообразия от регионального, по крайней мере, в широтном градиенте Европейской части России (Чернов, 2008). Сообщества имеют хорошо выраженную нишевую структуру (Korotkevich et al., 2018). Перечисленные черты приближают население коллембол к сообществам II типа, в которых биотические взаимодействия ограничивают локальное видовое богатство, определяя насыщенность и независимость от регионального пула видов (Cornell, Lawton, 1992).

Найденные пропорции можно использовать для прогноза видового богатства данного местообитания с помощью относительно небольшой выборки, если по ней можно достаточно точно определить среднее число видов в пробе. Часто используемая почвенными зоологами площадь пробы = 25 $см^2$ практически соответствует трем нашим мелким пробам по 8 $см^2$. Число видов в местообитании в этом случае должно быть ориентировочно в 2.6-3.5 раза больше, чем среднее значение для 1 пробы более крупного размера.

5. Заключение

Для населения коллембол характерна не столько видовая избыточность (Anderson, 1975), сколько видовая насыщенность, обусловленная нишевой структурой сообществ и соответствующая той или иной «емкости» лесной подстилки. Приведенные пропорции могут служить, с одной стороны, для экспресс-оценки числа видов в местообитании, с другой – проверки получаемой обычным учетом величины, которая не должна резко отклоняться от ожидаемого значения, а с третьей – поиска причин такого отклонения, если оно обнаружено. Одной из причин может быть слишком низкое разнообразие, при котором среднее число видов на пробу оказывается меньше двух. Приведенные пропорции касаются одной учетной выборки в сравнительно однородных условиях лесной подстилки.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-54-53032 ГФЕН_а.

Литература

Ганин Г. Н., Стриганова Б. Р. Факторы формирования и поддержания избыточного видового разнообразия животного населения почв (на примере Дальнего Востока) // Известия РАН. Сер. биол. 2012. № 3. С. 346-360.

Сараева А. К., Потапов М. Б., Кузнецова Н. А. Разномасштабное распределение коллембол (Collembola) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 5. С. 517–537.

Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.

Anderson J. M. The enigma of soil animal species diversity / Progress in soil zoology [ed. J. Vanek]. Prague: Academia, 1975. P. 51-58.

Cornell H. V., Lawton J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // J. Anim. Ecol. 1992. V. 61. P. 1-12.

Korotkevich A. Yu., Potapov A. M., Tiunov A. V., Kuznetsova N. A. Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance // Ecosphere. 2018. V. 9 (12):e02528.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ СТРУКТУРЫ В МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ И ДАЛЬНОДЕЙСТВУЮЩИМИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯМИ

Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия
k_matvey@mail.ru
frisman@mail.ru

Аннотация: Предложена математическая модель пространственно-временной динамики системы миграционно связанных двухвозрастных популяций, проживающих на двумерном ареале, с учетом способности особей мигрировать на большие расстояния. Описаны условия формирования нового типа структур, которые характеризуется наличием нескольких типов кластеров сложных форм (часть состоит из синхронных, другая из несинхронных популяций, химерных или уединенных состояний.

В качестве модели пространственной динамики структурированной по пространству и возрасту популяций предлагается использовать систему нелокально связанных двухмерных отображений, в которой связь соответствует дальнодействующей миграции особей старшего возрастного класса по двумерному ареалу. Модельные уравнения имеют следующий вид:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = a y_{i,j}(t) \exp\left(-\gamma x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)\right), \\ y_{i,j}(t+1) = r x_{i,j}(t) + v y_{i,j}(t) + \dfrac{m v}{C} \displaystyle\sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i,j,g,h)\left(y_{g,h}(t) - y_{i,j}(t)\right), \end{cases} \quad (1)$$

где $x_{i,j}(t)$ и $y_{i,j}(t)$ – относительна численность или плотность младшей (неполовозрелой) и старшей (половозрелой) части популяции с номером i, j, проживающей на ареала прямоугольной формы, i – номер строки (i=1,2,…,s), j – столбца (i=1,2,…,k) прямоугольной решетки с размерами s на k, которой покрыт ареал. Параметр a – максимальный коэффициент рождаемости, s и v – коэффициенты выживаемости соответствующих возрастных групп, параметр ρ определяет степень участия младшего возрастного класса в плотностно-зависимой регуляции рождаемости. Предполагается, что ареал – это двумерный тор, что легко формализуется функцией, равной периодическому остатку от деления индексов g и h на размеры решетки, т.е. с помощью замены $g \to g \bmod s$ и $h \to h \bmod k$ в выражении под знаком двойной суммы.

Функция M задает направление и интенсивность миграции из единичной популяции с номером i, j на территорию с номером g, h (куда особи способны мигрировать не более чем за один сезон). Если $0<M\leq 1$ то местообитания связаны, и несвязанны, если M=0. Величина C – нормирующий коэффициент, равный числу субпопуляций непосредственно связанных с i, j-й (за исключением ее самой). Она рассчитывается как сумма событий, того что функция M под знаком двойной суммы в (1) отлична от нуля, т.е.:

$$C = \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i,j,g,h) - 1. \quad (2)$$

В работе, в частности, рассмотрен случай, когда интенсивность эмиграции из i, j-й субпопуляции экспоненциально падает по мере удаления от нее. В этом случае функцию M можно описать, например, следующим образом:

$$M(i,j,g,h) = \exp\left(-\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{P}\right), \quad (3)$$

где параметр P одновременно определяет радиус связи и характер падения числа эмигрантов с удалением от субпопуляции с номером i, j.

Обнаружено, что наиболее регулярные пространственные структуры в модели (1) – это группы или кластеры синхронных (когерентных) субпопуляций в форме пятен (ячейки), полос, редко, колец и спиралей. Показано, что динамика разных кластеров может существенно отличаться, не быть когерентной и соответствовать одновременно нескольким мультистабильным режимам или потенциальным состояниям локальной популяции (без миграции). Обнаружено, что структуры, сочетающие несколько типов динамики (рисунок 1), являются, в определенном смысле, вынужденными и возникают при воздействии (возмущении) на одну или несколько изначально синхронных популяций. В результате численность перебрасывает в бассейн притяжений другого режима динамики субпопуляции и формируется некогерентный кластер. При сильной связи такие кластеры редки и представлены, как правило, одиночными выбросами или уединенными состояниями (рисунок 1*б*). Однако снижение силы миграционной связи m или радиуса связи P приводит к тому, что эти выбросы возбуждают большое число соседних субпопуляций. В результате в их окрестности формируется кластер уединенных состояний, окруженный субпопуляциями с иным типом динамики. Обнаружено, что взаимодействие кластеров с разными типами динамики приводит к формированию большого числа групп с «переходными» режимами динамики неотмеченные для локальной популяции (рисунок 1*а*).

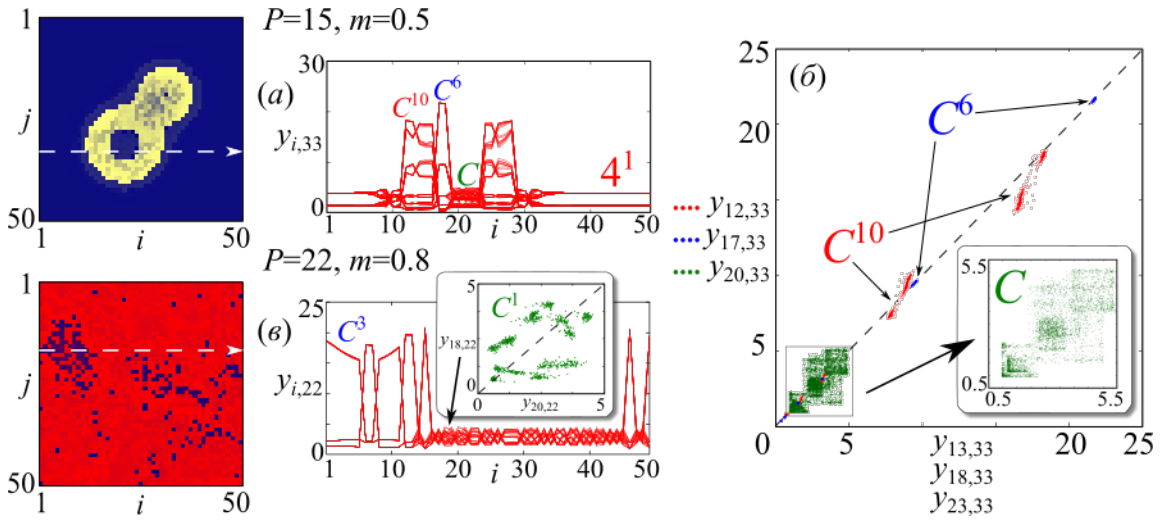


Рисунок 1 – Примеры пространственно-временных структур в системе (1)-(3) при a=138, γ=0.5, r=0.5, ν=0.25 и различных начальных условиях: (*а-б*) неслучайные и (*в*) случайные. Структуры изображены тремя способами: слева – зависимость численности субпопуляций от их пространственных координат в фиксированный момент времени (t=10000); в центре – срезы или профили вдоль отмеченного стрелкой направления двумерного ареала (t=10000–10100), которые демонстрируют внутреннюю структуру отмеченного режима; справа – фазовые портреты, демонстрирующие характер колебаний отдельных популяций, из которых видно, что в разных частях ареала субпопуляции демонстрируют принципиально разные динамические режимы, например, 4_1 – синхронные четырехгодичные колебания, C_3 – нерегулярные колебания, близкие к трехгодичным, C – режим близкий к пространственно-временному хаосу.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00073.

АНАЛИЗ ПРИМЕНИМОСТИ T&P-МОДЕЛИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ГОДОВЫХ ПОТОКОВ CO_2 ИЗ ЛЕСНОЙ ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Курганова И.Н.[1], Лопес де Гереню В.О. [1], Ромашкин И.В.[2], Жмурин В.А. [1]

[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино Московская обл., Россия*
ikurg@mail.ru
[2]*Институт леса Карельского научного центра РАН*

Аннотация: Были протестированы разные версии T&P модели для численной оценки среднемесячных потоков CO_2 из лесной дерново-подзолистой почвы Приокско-Террасного биосферного заповедника, на основе которых была рассчитана годовая эмиссия CO_2 за весь период экспериментальных наблюдений (1998-2007 гг.). Использование осредненных за 20 лет метеорологических данных показало применимость ансамбля из различных версий T&P-модели для оценки сезонных и годовых потоков CO_2 из почвы в условиях Московской области.

1. Введение

Построение моделей круговорота углерода в лесных экосистемах часто сводится к разработке моделей его основных составляющих – эмиссионной (дыхание почвы и древесного дебриса) и продукционной (депонирование углерода в растительности и почвах). Один из подходов, который позволяет описывать глобальное распределение дыхания почвы (SR) на месячном уровне осреднения, был предложен американскими исследователями в 1995 г. - это так называемая T&P-модель (Raich, Potter, 1995), в которой в качестве независимых переменных выступают среднемесячная температура воздуха и месячная сумма осадков. Эта модель в различных модификациях ранее применялась для оценки глобального распределения дыхания почв (Chen et al., 2010; Hashimoto et al., 2015) и практически не использовалась для численной оценки многолетней динамики эмиссии CO2 из почв в отдельных экосистемах. Основная цель представляемого исследования состояла в анализе применимости различных версий T&P-модели для численной оценки месячных, сезонных и годовых потоков CO2 из дерново-подзолистой почвы в смешанном лесу Приокско-Террасного биосферного заповедника.

2. Объекты и методы исследования

Экспериментальное определение дыхания почвы проводили методом закрытых камер в течение 20 лет (1998–2017 гг.) с периодичностью 3–5 раз в месяц. Величина среднемесячной интенсивности почвенного дыхания (SRm, г С $м^{-2}$ $сут^{-1}$) рассчитывалась как арифметическое среднее из всех измерений, проведенных за каждый месяц. Суммарные месячные потоки CO_2 почв (г С $м^{-2}$ $мес^{-1}$) вычисляли с учетом продолжительности соответствующего месяца. Сезонные и годовые потоки CO_2 из почв (seasonal soil respiration, SeSRexp, г С $м^{-2}$) были получены суммированием соответствующих месячных потоков.

T&P модель для оценки среднемесячной интенсивности выделения CO_2 из почв (*SRm, г С* $м^{-2}сут^{-1}$) на основе среднемесячной температуры воздуха (*Ta,* ^oC) и суммы осадков за соответствующий месяц (*P, см*) имеет следующий вид (*Raich and Potter, 1995):*

$$SRm = R_0 \cdot e^{QTa} \cdot (P/(K+P)) \quad (1),$$

где R_0 *(г* $Cм^{-2}сут^{-1}$) – дыхание почвы при 0^oC в отсутствие лимитирования влаги; Q *(*$^oC^{-1}$*)* – экспоненциальное отношение между почвенным дыханием и температурой, и K *(см)* – константа полунасыщения в гиперболическом отношении между SR и месячным количеством осадков.

В рамках настоящего исследования тестировали две исходные версии модели - *T&P-1* и *T&P-2* (*Raich and Potter, 1995; Raich et al., 2002)* и 2 версии, параметризованные на основе обучающих выборок, представляющих собой экспериментальные данные по определению величины SRm в 1998-207 и 2008-2017 гг. Оценка точности моделирования величины SRm с помощью различных версий *T&P* модели проводилась методом наименьших квадратов (R^2 и коэффициент регрессии, а) и с помощью «коэффициента несовпадения» Тейла (КНТ, *Шитиков и др., 2003*). Точность оценки (precision assessment, PrAs, %) суммарных потоков CO_2 за отдельные периоды определяли по величине относительной разницы между оценками (вычисленными значениями) SeSRmod с помощью различных версий T&P-модели и экспериментально определенной величиной (SeSRexp): PeAs (%) = (SeSRmod – SeSRexp)/ SeSRexp 100%.

3. Результаты и обсуждение

Численные эксперименты показали, что все версии T&P-модели (исходные и параметризованные на основе обучающих выборок в различных временных интервалах) удовлетворительно описывают многолетнюю временную динамику среднемесячной интенсивности дыхания дерново-подзолистой почвы под лесной растительностью (SRm). Параметризация T&P-модели с использованием экспериментальных данных в качестве обучающих выборок практически не улучшила качество моделирования ни в одном из тестовых интервалов. Использование осредненных за 20 лет метеорологических данных для расчета SRmod-mean и оценки на их основе сезонных и годовых потоков CO2 из почвы (SeSRmod-mean) в большинстве случаев завышало соответствующие экспериментально полученные величины (SeSRexp). Значения SeSRmod-mean для годового, летнего и зимнего потоков CO2 из почвы были в среднем на 4.5-6.7% выше, чем SeSRexp, а значения SeSRmod-mean для теплого сезона показали переоценку, составляющую около 3%. Самое значительное несоответствие расчетных оценок экспериментальным данным было выявлено для весеннего периода - завышение составило ~22%. Таким образом, использование осредненных за 20 лет метеорологических данных показало применимость ансамбля из различных версий T&P-модели для оценки сезонных и годовых потоков CO2 из почвы в условиях умеренно-континентального климата. Несмотря на то, что анализ точности расчетов с помощью T&P-модели опирался на очень детальные экспериментальные данные, полученные только для одной экосистемы, мы могли бы рекомендовать используемый нами алгоритм расчетов для получения экспертных оценок сезонных и годовых потоков CO2 из почв в зоне умеренно-континентального климата, где температура воздуха и количество выпадающих осадков определяют внутригодовую интенсивность почвенного дыхания.

Работа выполнена в рамках ГЗ (рег. № 0191-2019-0045), при финансовой поддержке Программы Президиума РАН (КП19-278).

Литература

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Chen S., Huang Y., Zou J., Shen Q., Hua Z., Qin Y., Chen H., Pan G. Modeling interannual variability of global soil respiration from climate and soil properties // Agricultural & Forest Meteorology. 2010. V. 150. P. 590–605.

Hashimoto S., Carvalhais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M. Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database // Biogeosciences. 2015. V. 12. P. 4121–4132.

Raich J.W., Potter C.S., Bhagawatti D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94 // Global Change Biol. 2002. V. 8. P. 800-812.

Raich J.W., Potter C.S. Global patterns of carbon dioxide emission from soils // Global Biogeochem. Cycles. 1995. Vol.9. P. 23-36.

ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНЫХ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ДВУХ МИГРАЦИОННО СВЯЗАННЫХ СООБЩЕСТВ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»

Курилова Е.В., Кулаков М.П.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиждан, Россия
katkurilova@mail.ru
k_matvey@mail.ru

Аннотация: Работа посвящена изучению сложных режимов динамики миграционно связанных сообществ биологических видов, взаимодействующих по принципу «хищник–жертва». Такие режимы возникают при частичной синхронизации колебаний численностей неидентичных сообществ Это приводит к сложным пространственно-временным структурам, объединяющим быстрые и медленные изменения численностей, а также различные соотношения синхронной и несинхронной динамики в определенные периоды времени.

Данное исследование направлено на изучение двух неидентичных сообществ «хищник-жертва», обитающих на сопредельных территориях и отличающихся только максимальными скоростями размножения популяции жертвы. Предполагается, что условия существования, а так же внутривидовая конкуренция в обоих сообществах не имеют существенных различий. Это отражает ситуацию, когда на сопредельных территориях существуют два разных вида жертв, имеющих одинаковую пищевую ценность для хищника.

Пусть, связь между сообществами является симметричной и осуществляется за счет миграции хищников, причем количество мигрантов из сообщества пропорционально численности хищников в нем. Гибель особей в процессе миграции неявно включается в общую смертность. Внешние факторы, влияющие на развитие сообществ, не учитываются. Таким образом, уравнения динамики численности двух миграционно-связанных сообществ хищник-жертва в случае лимитирования роста жертв и насыщения числа поглощенных хищниками жертв имеют вид:

$$\begin{cases} \dot{X}_1 = a_1 X_1 \dfrac{K - X_1}{K} - \dfrac{bX_1 Y_1}{1 + AX_1} \\ \dot{Y}_1 = -cY_1 + \dfrac{sX_1 Y_1}{1 + AX_1} + mY_2 - mY_1 \\ \dot{X}_2 = a_2 X_2 \dfrac{K - X_2}{K} - \dfrac{bX_2 Y_2}{1 + AX_2} \\ \dot{Y}_2 = -cY_2 + \dfrac{sX_2 Y_2}{1 + AX_2} + mY_1 - mY_2 \end{cases} \quad (1)$$

где K – устойчивая равновесная численность популяции жертв в каждом местообитании в отсутствии хищника, b – удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций, c – естественная смертность хищника, s/b – коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу, A – коэффициент насыщения хищника, m – коэффициент миграции хищника.

Для исследования развития двух взаимосвязанных сообществ нами были выбраны значения параметров из области существования предельного цикла. В ходе исследования системы (1) были обнаружены и описаны условия возникновения частичной и полной синхронизации динамик развития двух рассматриваемых сообществ (Курилова, Кулаков, 2019).

Также обнаружены сложные режимы динамики, сочетающие в себе быстрые и медленные изменения численностей взаимодействующих сообществ. Данные траектории концентрируются вокруг особых точек $(0, \bar{y}_1, 0, \bar{y}_2)$, $(0, \bar{y}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_2)$, $(\bar{x}_1, \bar{y}_1, 0, \bar{y}_2)$, $(\bar{x}_1, \bar{y}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_2)$,

возникают и меняют свою конфигурацию в зависимости от вариации значений параметров модели.

Так малые значения скорости убыли хищников первого сообщества $\gamma_1=c/a_1$ соответствуют наличию на этой территории сильного сообщества, что приводит к подавлению более слабого на сопредельной территории. При этом динамика численностей хищников обоих сообществ оказывается полностью синхронной или близка к ней.

Увеличение значения коэффициента γ_1 способствует образованию пачечного режима динамики жертв второго сообщества с затухающими колебаниями (образуется траектория «голубого неба» (Shilnikov, Turaev, 2007), а затем формированию нового быстрого цикла. В последнем случае такая динамика приводит к образованию двух колебательных режимов, соединенных между собой тоническим, что способствует своего рода, «удвоению» траектории голубого неба. Это ведет к увеличению размера и количества всплесков в пачки и последующему изменению ее вида (рисунок 1).

Таким образом, увеличение параметра убыли хищника γ_1 способствует образованию сложных пространственно-временных структур, объединяющих в себе как быстрые и медленные изменения численностей, так и различные соотношения синхронной и несинхронной динамики в определенные периоды времени.

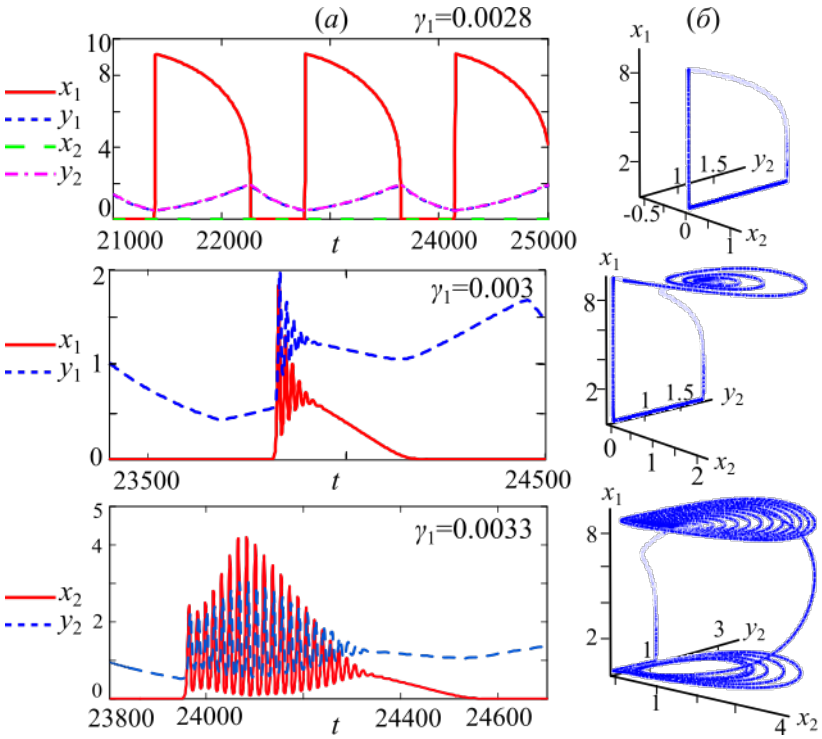


Рисунок 1: столбец (а): динамика второго сообщества,
столбец (б): трехмерные проекции траекторий системы (1)

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00073.

Литература

Курилова Е.В., Кулаков М.П. А.В. Сложные режимы в модели миграционно связанных сообществ хищник-жертва с быстрыми и медленными циклами // Региональные проблемы 2019. Т. 22, № 1. С. 12-20.

Shilnikov A., Turaev D. Blue-sky catastrophe // Scholarpedia. 2007. 2(8):1889. DOI: 10.4249/scholarpedia.1889

МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД ДЛЯ ТРЕХМЕРНОГО ОПИСАНИЯ РАДИАЦИОННОГО РЕЖИМА В НЕОДНОРОДНОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ И ЕГО ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ОБРАТНЫХ ЗАДАЧ

Левашова Н.Т.[1], Лукьяненко Д.В.[1], Ольчев А.В.[2]

[1]*МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, Москва, Россия*
natasha@npanalytica.ru
lukyanenko-dmitry@yandex.ru
[2]*МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет, ИПЭЭ РАН, Москва, Россия*
aoltche@yandex.ru

Аннотация: Разработана трехмерная модель переноса радиации, с помощью которой получены данные о зависимости спектрального альбедо и пропускания растительного покрова от структуры древостоя, высоты солнца и соотношения в падающем потоке прямой и рассеянной радиации. Предложен алгоритм для восстановления соотношения хвойных и лиственных пород деревьев в древостое по дистанционным измерениям спектрального отражения.

1. Введение

Трехмерные модели переноса и отражения солнечной радиации служат эффективным инструментом для решения широкого спектра метеорологических и экологических задач, использующих данные об отраженной и поглощенной растительным покровом солнечной радиации в различных спектральных диапазонах. В рамках проведенного исследования была разработана трехмерная модель радиационного переноса в неоднородном растительном покрове с мультивидовой структурой (Levashova, Mukhartova, 2018). Кроме того, эта модель была использована для решения обратной задачи дистанционного зондирования, связанной с восстановлением видовой структуры древостоя по данным о спектральном отражении растительного покрова.

2. Описание модели

Модель основана на решении уравнения радиационного переноса в пространственно-неоднородной мутной среде (Ross, Myneni, 1991; Knyazikhin et al., 1997). Интенсивность солнечной радиации $I_\lambda(\mathbf{r},\Omega)$ с длинной волны λ в каждой точке пространства внутри растительного покрова $\mathbf{r} = \{x, y, z\}$ зависит от телесного угла приходящих солнечных лучей $\Omega = \{\varphi,\theta\}$, ($\theta$ – зенитный угол солнца, φ – азимутальный угол) и определяется как сумма прямой $I_{m,\lambda}(\mathbf{r},\Omega)$ и рассеянной $I_{d,\lambda}(\mathbf{r},\Omega)$ солнечной радиации. Распределение интенсивности прямой радиации внутри растительного покрова определяется как $I_{m,\lambda}(\mathbf{r},\Omega) = Q_{0,\lambda}(\mathbf{r})\delta(\Omega - \Omega_0)$. Функция $Q_{0,\lambda}(\mathbf{r})$ характеризует плотность вероятности того, что солнечный луч, приходящий на верхнюю границу растительного покрова вдоль направления Ω_0, достигает некоторой точки $\mathbf{r}$ внутри полога растительности, не отражаясь и не рассеиваясь на элементах растительности; $\delta(\cdot)$ – дельта-функция Дирака.

Интенсивность рассеянной радиации определяется как решение уравнения

$$\Omega\cdot\nabla I_{d,\lambda}(\mathrm{r},\Omega)+\sigma(\mathrm{r},\Omega)I_{d,\lambda}(\mathrm{r},\Omega)=\int_{4\pi} I_{d,\lambda}(\mathrm{r},\Omega')\sigma_{s\lambda}(\mathrm{r},\Omega'\to\Omega)d\Omega'+\sigma_{s\lambda}(\mathrm{r},\Omega_0\to\Omega)Q_{0\lambda}(\mathrm{r}).$$

Здесь $\sigma(\mathbf{r},\Omega)$– площадь сечения взаимодействия (рассеяния и поглощения) солнечной радиации с элементами растительности. В случае равномерного распределения листьев по углам наклона можно принять $\sigma(\mathbf{r},\Omega) = 0{,}5\cdot\mathrm{LAD}(\mathbf{r})$, где $\mathrm{LAD}(\mathbf{r})$ – функция распределения плотности листовой поверхности. Функция $\sigma_{s\lambda}(\mathbf{r},\Omega\to\Omega')$ задает дифференциальное сечение рассеяния лучей, падающих в направлении Ω' и рассеянных в телесном угле $d\Omega$ для данных $\mathbf{r}$ и Ω, и зависит от коэффициентов отражения и пропускания фитоэлементов растений.

2. Результаты

На основании проведенных расчетов были получены поля отраженной и пропущенной солнечной радиации для нескольких модельных участков с разной плотностью и видовым составом (рисунок 1 а-б).

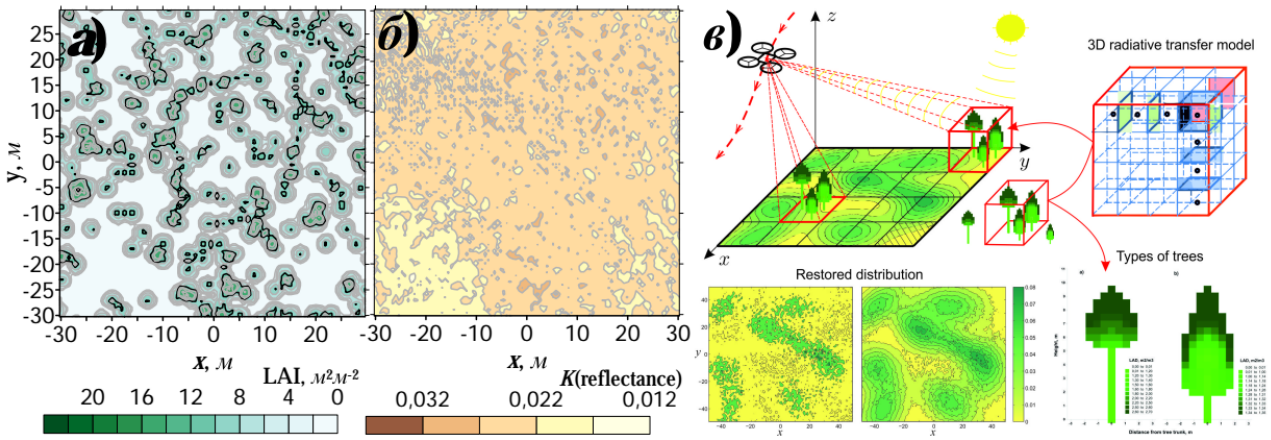


Рисунок 1 – а) распределение LAI на модельном участке леса, б) распределение коэффициента отражения модельного участка леса (случай темной почвы), в) схема постановки и решения обратной задачи по восстановлению плотности распределения лиственных и хвойных пород деревьев

Разработанный модельный алгоритм для восстановления видового (хвойных и лиственных пород) состава лесной растительности использует данные измерений спектрального отражения, выполненные под разными углами наблюдения и при разных высотах солнца. Анализ алгоритма показал, что функции плотности пространственного распределения, $\rho_1(x,y)$ и $\rho_2(x,y)$ хвойных и лиственных пород деревьев в древостое могут быть восстановлены по интенсивности отраженной радиации, $I_1(\Omega,\mathbf{r})$ и $I_2(\Omega,\mathbf{r})$ (Levashova et al., 2018). Чем больше количество точек, с которых собрана информация, тем с более высокой точностью проводится восстановление структуры видового состава древостоя.

Литература

Levashova N. T., Mukhartova Y. V. A three-dimensional model of solar radiation transfer in a non-uniform plant canopy // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2018. N 107. P. 012101.

Ross J., Myneni R.B. Photon-Vegetation Interactions. Applications in Optical Remote Sensing and Plant Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidel, 1991, 565 p.

Knyazikhin Yu. et. al. Small-scale study of three-dimensional distribution of photosynthetically active radiation in a forest. // Agricultural and Forest Meteorol. 1997. V. **88**. P. 215–239.

Levashova N. et. al. Application of a Three-Dimensional Radiative Transfer Model to Retrieve the Species Composition of a Mixed Forest Stand from Canopy Reflected Radiation. // Remote Sensing. 2018. V.**10 N** 10. P. 1661. URL: www.mdpi.com/2072-4292/10/10/1661 (дата обращения 08.06.2018).

ВОЗМОЖЕН ЛИ ОБРАТНЫЙ ПРОГНОЗ В МАРКОВСКИХ МОДЕЛЯХ СУКЦЕССИЙ ?

Логофет Д.О.

Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия
danilal@postman.ru

Аннотация: Рутинные методы обратного прогноза не имеют смысла в моделях данного типа. Предложен метод, который реализует идею обратного прогноза посредством обращения вспять оси времени в данных наблюдений. Получена формула, выражающая среднее геометрическое переходных матриц (неавтономной) обратной цепи через переходные матрицы исходной модели. Соответствующий обратный прогноз подтверждает направленность процесса, выявленную в прямой модели мелкомасштабной динамики черники и брусники в ходе пирогенной сукцессии.

1. Введение

Обратный прогноз в общем смысле – это использование последующих значений (временно́го ряда) с целью найти предыдущие. Обратный прогноз в динамических системах часто удается получить вполне рутинным способом – заменой t на $-t$ и решением полученной системы уравнений. Однако в дискретных марковских цепях, где переменные состояния представлены *конечным распределением*, т.е. вектором $\boldsymbol{x}(t)$, вероятностей состояний цепи в момент t, а динамика описывается системой разностных уравнений $\boldsymbol{x}(t+1) = \boldsymbol{P}\,\boldsymbol{x}(t)$, где *переходная* матрица $\boldsymbol{P}$ стохастична по столбцам и соответствует сильно связному орграфу переходов, рутинный обратный прогноз не имеет смысла в идейном и техническом плане.

Идейная несостоятельность вытекает из сходимости всех траекторий к устойчивому равновесному распределению $\boldsymbol{x}^*$: близким текущим значениям в малой окрестности $\boldsymbol{x}^*$ могут отвечать начальные распределения, весьма далекие друг от друга в отдаленном прошлом.

Техническая несостоятельность очевидна: несмотря на то, что матричная алгебра легко определяет предыдущее распределение по текущему значению, т.е. $\boldsymbol{x}(t-1) = \boldsymbol{P}^{-1}\boldsymbol{x}(t)$, в дальнейшем продолжении нет смысла, поскольку матрица $\boldsymbol{P}^{-1}$ не является стохастической и не может служить моделью обратного процесса.

Тем не менее, идею обратного прогноза удается реализовать в неавтономной марковской модели, опираясь на данные наблюдений.

2. Объект исследования

Мелкомасштабную динамику двух видов-доминантов кустарничкового яруса наблюдали на постоянной пробной площади в заповедном сосняке бруснично-черничном-долгомошном, проводя учеты наличия/отсутствия видов в квадратах 20×20 см (ок. 2000 квадратов), расположенных вдоль трансекты, каждые 5 лет в течение 25-летнего периода (1980–2005; Маслов, 2009).

3. Марковская цепь как модель наблюдаемых смен

Такая модель имеет четыре возможных состояния: 1) ∅ – оба вида отсутствуют в квадрате, 2) V – есть черника, 3) W – есть брусника, 4) VW – присутствуют оба вида. Наблюдения показали что за 5 лет среди квадратов происходят все возможные смены состояний. Это значит, что орграф переходов цепи является *полным* (рисунок 1), а *переходная* 4×4-матрица $\boldsymbol{P} = [\,p_{ij}\,]$ – положительной. Её элементы p_{ij} ($i, j = 1, \ldots, 4$) – *переходные вероятности* – вычисляли как *частоты* соответствующих событий переходов, случившихся за 5 лет; каждый из 5 последующих учетов, начиная со второго, давал свои частоты, и модель, таким образом, превратилась в неавтономную, состоящую из пяти последовательных матриц $\boldsymbol{P}_1, \ldots, \boldsymbol{P}_5$ (Логофет, Маслов, 2018, таблица 2).

Тогда количественные характеристики за весь период наблюдений получаем из матрицы $\boldsymbol{G}$ – *среднего геометрического* этих пяти 1-шаговых матриц (*ibidem*, уравнение 6, таблица 3) – путем извлечения матричного корня 5-ой степени из их произведения $\boldsymbol{P}_5\boldsymbol{P}_4\boldsymbol{P}_3\boldsymbol{P}_2\boldsymbol{P}_1$ (в хронологическом порядке) с помощью стандартных процедур Matlab (R2018b).

В частности, доминантный собственный вектор $\boldsymbol{x}_{\boldsymbol{G}}$* матрицы $\boldsymbol{G}$ – устойчивое предельное распределение квадратов по состояниям, т.е. *прямой прогноз*, – равен

$$\boldsymbol{x}_{\boldsymbol{G}}* = [13.67,\ 36.16,\ 11.07,\ \mathbf{38.10}]^{\mathrm{T}}\ (\%), \qquad (1)$$

– с доминирующей долей квадратов VW, где черника и брусника **сосуществуют**. Доля VW разнонаправленно менялась в ходе наблюдений (*ibid.*, таблица 2), но осреднение позволило получить главный результат прямой модели – общую *направленность* динамики к устойчивому сосуществованию видов.

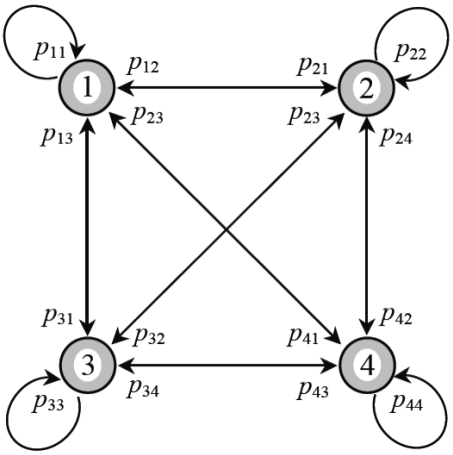


Рисунок 1 – Орграф переходов

4. Обратный прогноз через обращение времени в данных наблюдений

выполнен путем смены направления каждого перехода на противоположное. Алгебраически такой операции соответствует *транспонирование*, но не переходной матрицы $\boldsymbol{P}$, а её прообраза – таблицы ($\boldsymbol{T}$) фактических переходов, построенной по данным наблюдений (Logofet, 2019, Table 1). От таблиц обратных переходов переходим к переходным матрицам обратной цепи и далее – к уравнению для их среднего геометрического (*ibid.*, уравнение 12):

$$\boldsymbol{G}_{_}^{\ 5} = \mathbf{diag}\{\boldsymbol{N}(1980)\}(\boldsymbol{P}_1\ \boldsymbol{P}_2\ \boldsymbol{P}_3\ \boldsymbol{P}_4\ \boldsymbol{P}_5)^{\mathrm{T}}\ \mathbf{diag}\{\boldsymbol{N}(2005)\}, \qquad (2)$$

где $\mathbf{diag}\{\boldsymbol{N}(\ldots)\}$ – распределения квадратов в годы учетов в форме диагональных матриц 4×4.

Вычисленная как матричный корень, матрица $\boldsymbol{G}_{_}$ позволяет получить «прогноз» прошлого состояния на произвольное число шагов назад от $\boldsymbol{N}(1980)$, однако число шагов более 5 не имеет смысла, поскольку начало наблюдаемой динамике положил низовой пожар средней интенсивности в 1954 г. (Маслов, 1990). Проекция на 5 шагов назад, т.е. распределение $\boldsymbol{z}(1955)$, вместе с предельным распределением для $\boldsymbol{G}_{_}$ (Logofet, 2019, Table 5),

$$\boldsymbol{z}_{\boldsymbol{G}_{_}}* = [21.08,\ 34.54,\ 16.02,\ \mathbf{28.36}]^{\mathrm{T}}, \qquad (3)$$

показывают снижение доли квадратов VW, хотя и весьма незначительное (в пределах 1%), по сравнению с $\boldsymbol{N}(1980)$, подтверждая качественно общую направленность процесса, выявленную в прямой модели. Правда, количественные соотношения в распределении 3 не реальны для сообщества, сформировавшегося всего лишь за 1 год после пожара).

4. Заключение

Обратный прогноз, реализованный в марковской цепи через обращение вспять оси времени в данных наблюдений, подтвердил общую направленность наблюдаемой динамики смен (V ⇔ W) к устойчивому сосуществованию видов, выявленную ранее в прямой модели.

Работа поддержана РФФИ, проект № 19-04-01227.

Литература

Логофет Д.О., Маслов А. А.. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке черничено-бруснично-долгомошном. II. Неоднородная марковская цепь и осредненные показатели // Журн. общ. биологии. 2018. Т. 79. № 2. С. 135–147.

Маслов А.А. Мониторинг эталонных лесных экосистем в заповедных лесных участках // Мониторинг природного наследия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 21–37.

Logofet, D.O. Bilberry vs. cowberry in a Scots pine boreal forest. II. Alternate modes of prediction // Ecological Modelling. 2019. V. 405. P. 43–50.

АВТОМАТИЗАЦИЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗМЕРОВ ПРОВОДЯЩИХ СОСУДОВ НА СРЕЗАХ ДЕРЕВЬЕВ

Ложкин Г.И., Савельев А.А., Тишин Д.В.

Казанский Федеральный Университет (Институт Экологии и Природопользования), Казань, РФ
lozhkin.grig@yandex.ru
anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com
dtishin80@gmail.com

Аннотация. Представлен алгоритм автоматического расчета геометрических характеристик проводящих сосудов древесного растения по изображениям препарата керна. С помощью развитого подхода исследованы срезы керна ореха маньчжурского из РТ и Дальнего Востока и дано сравнение их морфометрических характеристикю

1. Введение

Особенности строения, величина и характер распространения проводящих сосудов, которые создают на разрезах ствола многих пород своеобразный рисунок, имеют при определении лиственных пород большое значение (Вихров, 1959). В процессе периферийного роста закономерности формирования проводящих тканей претерпевают изменения. Целью настоящей работы было разработать алгоритм автоматического расчета морфометрических характеристик проводящих сосудов древесного растения по изображениям препарата керна и сравнить особенности анатомического развития ореха маньчжурского на двух ареалах расселения. Естественный ареал этого вида расположен на Дальнем Востоке, однако существуют популяции, успешно интродуцированные в республике Татарстан (РТ).

2. Метод исследования и результаты

Объект исследования – экзотический вид орех маньчжурский (*Juglans mandshurica* Maxim), который высаживался с 1924 по 1966 гг. на территории Раифского участка Волжско-Камского заповедника. Предмет исследования – проводящие сосуды и изменение их морфометрических характеристик в течение 2016 года. Задачей данного исследования являлась разработка алгоритма идентификации сосудов на цифровом изображении, расчет их морфометрических характеристик и статистический анализа полученных цифровых данных.

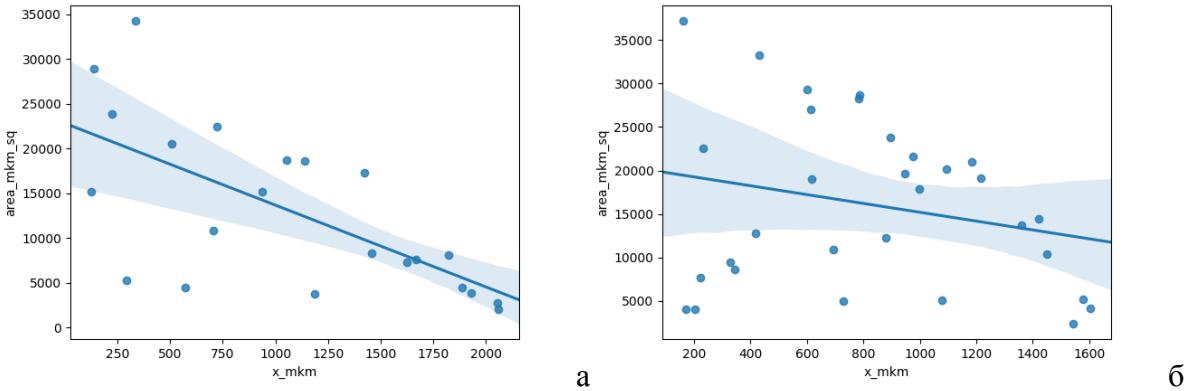
Изображения среза ствола ореха маньчжурского из Раифского участка приведены на рисунке 1. Проводящие сосуды, расположенные левее, соответствуют более позднему времени. Таким образом, расположение сосудов вдоль оси, направленной слева направо, вместе с их размерами позволяет анализировать динамическое изменение анатомической структуры растения в определенный промежуток времени. Снимки срезов ствола анализировались в программе, написанной в среде OpenCV. Программа включает в себя перевод исходного цветного изображения (рисунок 1а) в пространство оттенков серого (рисунок 1б), фильтрацию двухмерным фильтром Гаусса (Gaussian Filtering, 2010) или фильтром анизотропной диффузии (Perona, Malik, 1990) (рисунок 1в), бинаризацию по порогу с последующей идентификацией сосудов (рисунок 1г). Полученное изображение используется для расчета морфометрических характеристик для каждого сосуда.

На рисунке 2 показаны рассчитанные зависимости площади S поперечного сечения проводящих сосудов для срезов керна из РТ и Дальнего Востока, соответствующих 2016 году, от расстояния x от начала роста до места локализации сосуда. Для полученных зависимостей построены линейные модели регрессии: $S=(-9,1*x)+22820$ (РТ, рисунок 2а), $S=(-5,1*x)+20280$ (Дальний Восток, рисунок 2б). Сравнение данных для двух ареалов

расселения показывает заметное различие их годовой динамики, связанное с различием в изменении климата в течение вегетационного периода на Дальнем Востоке и территории РТ.

а б в г

Рисунок 1 – Изображения среза ствола ореха маньчжурского



а б

Рисунок 2 – Зависимости площади *S* поперечного сечения проводящих сосудов для анатомических срезов древесины из РТ (а) и Дальнего Востока (б) от расстояния *x*

Для оценки стабильности знака влияния региона произрастания использовался метод рандомизации (bootstrap). Для этого из набора данных делалась случайная стратифицированная выборка с возвратом (отдельно для данных каждого дерева), на полученном наборе данных строилась линейная модель, коэффициенты которой запоминались:

ln(area)=a0+inst+a1*x_age+a_region*x_age+eps, где:

ln(area) – логарифм площади клетки,

inst – поправка к среднему для конкретного дерева,

x_age – расстояние по оси X, косвенно отражающее время появления клетки,

a1 – изменение Area на единицу расстояния,

a_region – поправка к коэффициенту a1 для региона произрастания,

eps – случайная независимая ошибка, распределенная нормально с нулевым математическим ожиданием.

Процедура повторялась 1000 раз, распределение коэффициента a_region показано на рисунке 3.

3. Выводы

Описан алгоритм автоматического расчета геометрических характеристик проводящих сосудов древесного растения по изображениям препарата керна. С помощью развитого подхода рассчитаны морфометрические характеристики проводящих сосудов ореха маньчжурского из РТ и Дальнего Востока. Сравнение данных для двух ареалов расселения не показало заметного различия их годовой динамики.

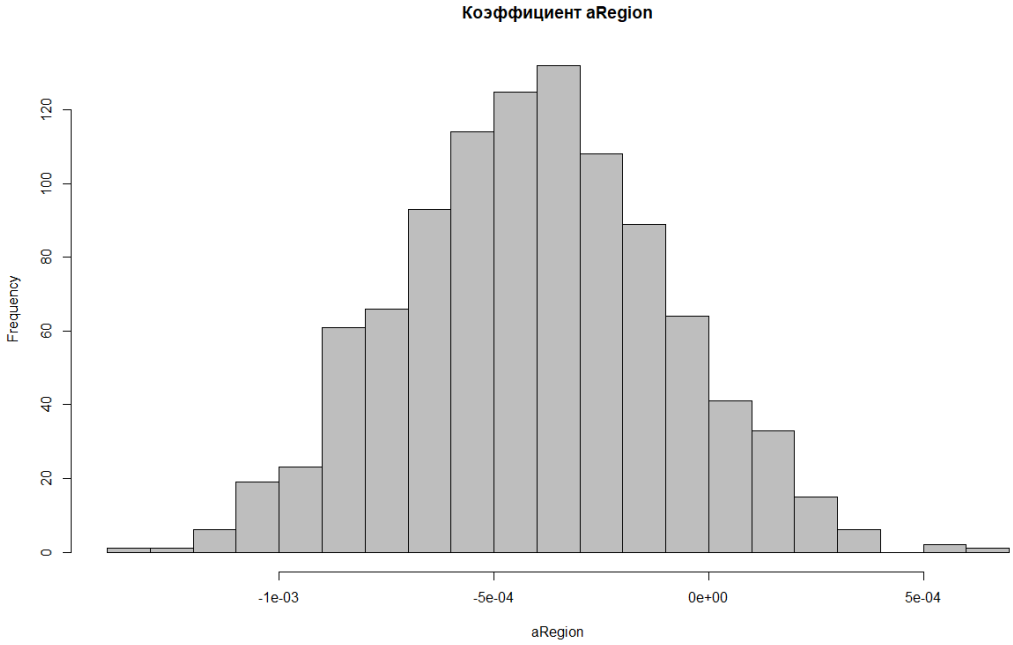


Рисунок 3 – Распределение коэффициента a_region. Уровень значимости для гипотезы, что знак коэффициента отрицательный, равен 9.8%, т.е. влияние региона слабо достоверно

Литература

Вихров В.Е. Диагностические признаки древесины. Изд академии наук СССР, Москва, 1959 – 132 с

Gaussian Filtering. 2010 URL: https://www.cs.auckland.ac.nz/courses/compsci373s1c/PatricesLectures/Gaussian%20Filtering_1up.pdf (дата обращения 03.05.2019)

Perona P., Malik J. Scale-space and edge detection using anisotropic diffusion // IEEE Transactions on Pattern analysis and machine intelligence. 1990. V. 12. No 7. P. 629–639. URL: http://image.diku.dk/imagecanon/material/PeronaMalik1990.pdf (дата обращения: 03.05.2019)

ДИНАМИКА ПОЧВЕННОЙ ЭМИССИИ CO_2: МОДИФИКАЦИЯ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОЙ МОДЕЛИ ДЛЯ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Махныкина А.В.[1,2], Прокушкин А.С.[2], Тычков И.И.[1], Ваганов Е.А.[1,2]

[1]*ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», Красноярск, Россия*
amakhkykina@sfu-kras.ru
[2]*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия*

Аннотация: В работе изложен алгоритм усовершенствования и верификация экспоненциальной модели почвенной эмиссии с учетом особенностей конкретного региона и экосистемы. Проведен сравнительный анализ эмиссионных потоков для четырех типов экосистем: сосняка лишайникового, сосняка зеленомошного, смешанного леса и антропогенно-нарушенного участка. Верификация проводилась на основании прямых измерений почвенной эмиссии в течение пяти вегетационных сезонов.

1. Введение

Почвы бореальной зоны содержат значительные запасы углерода, поэтому их реакция на текущие изменения климата (IPCC, 2007) существенно отразится на устойчивости лесных экосистем и будущей концентрации CO2 в атмосфере. Почвенное дыхание демонстрирует высокие уровни пространственной гетерогенности, особенно в небольших пространственных масштабах (Law et al., 1999; Buchmann, 2000; Xu and Qi, 2001). Поэтому при моделировании почвенной эмиссии необходимо учитывать как временную, так и пространственную неоднородность (Han et al., 2007). Целью данной работы являлось построить адекватную модель сезонного потока почвенной эмиссии для разных типов экосистем на основе прямых измерений.

2. Материал и методы

Район исследования находится в пределах Кеть-Сымской низменности на левобережье Енисея (60° с.ш. 90° в.д.). Измерения почвенной эмиссии проводились в период с июня по сентябрь включительно в течение пяти сезонов в экосистемах с разными типами напочвенного покрова: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный лес и антропогенно-нарушенный участок.

Измерения величины почвенной эмиссии CO_2 проводились с помощью инфракрасного газового анализатора LI-8100A (Li-cor Biogeosciences Inc., США). Параллельно при каждом измерении учитывались температура и влажность почв.

Усовершенствование экспоненциальной модели почвенной эмиссии CO_2 заключалось во введении дополнительного параметр, отвечающего и описывающего изменения влажности почв:

$$E = E_0 * \left(\beta_0 + \beta * SWC\right) * \exp^{(\alpha * T_s)} \quad (1)$$

где E_0 –начальное значение потока, β_0 – начальное значения влажности почв (специфично для каждого типа экосистем), α – нормирующий коэффициент температуры почвы на глубине 8 см, β – нормирующий коэффициент влажности почвы на глубине 8 см. Коэффициенты модели E_0, α, β были определены с использованием метода Ньютона.

3. Результаты

Разработанная модель адекватно отражает динамические изменения почвенной эмиссии для разных типов экосистем (рисунок 1). Добиться такого результата позволило включение влажности, как второго фактора среды помимо температуры, описывающего изменения почвенной эмиссии CO_2 в течение летнего периода. Ошибка с прямыми измерениями за все измерительные сезоны максимально составила 50% от величин прямых

измерений потока CO_2. Отметим, что такая высокая ошибка наблюдалась единоразово за сезон в периоды с максимальной скоростью эмиссии (вторая половина июля – начало августа).

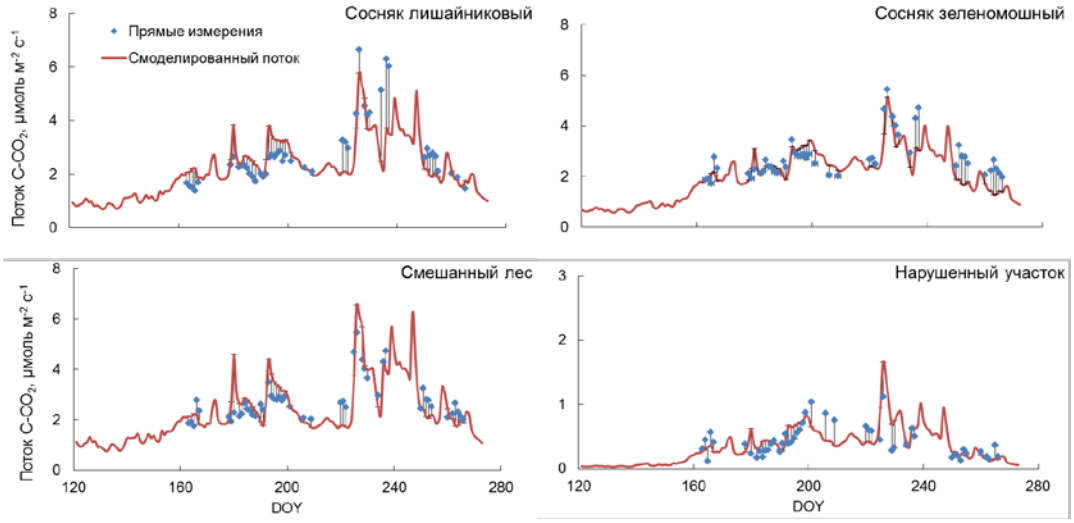


Рисунок 1 – Сезонная динамика почвенной эмиссии CO_2 для участков с разных экосистем. Представлены результаты моделирования по экспоненциальной модели почвенной эмиссии с использованием температуры и влажности почвы. На рисунках обозначены отклонения модельных значений от величин прямых измерений почвенной эмиссии CO_2

4. Выводы

Модель, включающая влажность почвы, как дополнительный параметр в экспоненциальной модели почвенной эмиссии CO_2 позволяет достоверно оценить сезонную динамику и может быть использована в дальнейшем для восстановления эмиссионных потоков в экосистемах района исследований на основе данных непрерывного мониторинга температуры и влажности почв.

Работа выполнена при поддержке РФФИ №18-34-00736.

Литература

Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in Picea abies stands. Soil Biology & Biochemistry. 2000. V. 32. P. 1625–1635.

Han G., Zhou G., Xu Z., Yang Y., Liu J., Shi K. Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. Soil Biology & Biochemistry. 2007. V. 39. P. 418–425.

IPCC Fourth assessment report, Climate Change: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Reisinger, A. (Eds.) IPCC, Geneva, Switzerland. 2007. p. 104

Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. Global Change Biology. 1999. V.5. P. 169–182.

Xu M., Qi Y., Spatial and seasonal variations of Q10 determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. Global Biogeochemical Cycles. 2001. V. 15. P. 687–696.

СРАВНЕНИЕ ТЕМПОВ РАЗВИТИЯ ОДНОВИДОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ РАЗНЫХ ПОРОД ПО ЛИТЕРАТУРНЫМ ДАННЫМ ПОСРЕДСТВОМ ВЫРАБОТАННЫХ ПО ЭТИМ ДАННЫМ ПАРАМЕТРОВ

Мироненко Л.М.

ИФХиБПП РАН, г. Пущино, Россия
lmir2006@yandex.ru

Аннотация: Цель настоящей работы – разработать параметр ***cut***, позволяющий сравнить темпы развития древостоев Северной Евразии по литературным данным. Параметр введен в уравнения биологического круговорота. Установлено, что чем больше величина ***cut***, тем медленнее развивается древостой, тем в большей степени в нем используется опад, и тем длительнее время его существования.

Работа является продолжением исследования особенностей развития древостоев Северной Евразии по литературным данным (Усольцев, 2001, 2007) посредством выработанных по этим данным параметрам (Мироненко, 2017). В работе 2017 года были определены параметры, дающие количественную оценку степени участия опада в биологическом круговороте древостоев ели, сосны, липы и дуба (таблица 1). Цель настоящей работы – получить параметры, позволяющие сравнить темпы развития этих древостоев. Методы и литературные данные те же, что и в докладе (Мироненко, 2017). Краткое их описание повторено ниже.

Используемые литературные данные (Усольцев, 2001, 2007) - возрастные тренды (***Yexp***) биомассы древостоев.

Построенные для исследования математические модели представлены на рисунке (концептуальные схемы) и описаны уравнениями (1) и (2).

Ниже приводятся уравнения моделей (1) и (2)..

Тип 1.

$$dX_1/dt=qY_1-pX_1;\quad dY_1/dt=pX_1-qY_1;\quad p=a/cut;\quad q=b/cut;\quad X_1(0)=S_1;\quad Y_1(0)=0. \tag{1}$$

Тип 2.

$$dX_2/dt=-pX_2;\quad dY_2/dt=pX_2-qY_2;\quad p=a/cut;\quad q=b/cut;\quad X_2(0)=S_2;\quad Y_2(0)=0. \tag{2}$$

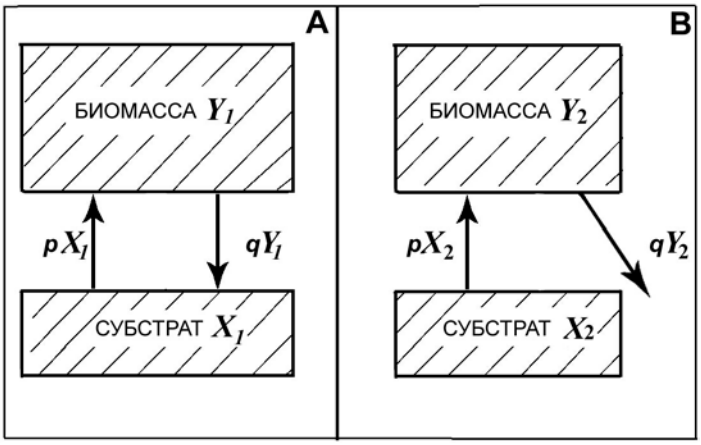


Рисунок – Концептуальные схемы моделей: **A** и **B** – типы 1 и 2 участия опада в круговороте, соответственно; ***p*** и ***q*** – константы

Переменные X_1, X_2, Y_1, Y_2 и константы ***p*** и ***q*** поясняются на рисунке 2; переменные $t = T + T_0$, где ***t*** - время роста древесного сообщества, ***T*** – текущее время. Константы T_0 - начало роста; S_1 и S_2 – углерод (**C**) в количествах, достаточных для обеспечения динамики биомассы в течение жизненного цикла данного древостоя при типах участия опада 1 и 2, соответственно. Переменные X_1, X_2, Y_1, Y_2 и константы S_1 и S_2 выражены в т**C**/га; ***p*** и ***q*** измеряются в 1/год; ***t***, T_0 и ***T*** – в годах.

Как видно из (1) и (2), в настоящей работе вводятся новые параметры ***cut, a*** и ***b,*** так чтобы в уравнениях (1) и (2) $p=a/cut;\ q=b/cut.$ Константы ***a*** и ***b*** безразмерны, ***cut*** измеряется в годах.

Для каждого древостоя динамика биомассы описана функцией $Y=Y_1+Y_2$, динамика субстрата – функцией $X= X_1+X_2.$, исходный углерод – константой $S=S_1+S_2$. В итоге величина S_1 / S есть та часть опада, которая вовлекается в круговорот (таблица 1).

Таблица 1. Значения параметров участия опада в биологическом круговороте (Мироненко, 2017) и темпов развития древостоев для некоторых лесообразующих пород. Пояснения – в тексте

Лесообразующие породы / Данные расчетные	Ель	Сосна	Липа	Дуб
S_1 / S	0.0±0.0	0.4±0.1	0.7±0.1	1.0±0.0
cut, годы	2.2±0.0	2.4±0.1	2.5±0.1	4.0±0.0

Решения уравнений (1) и (2) были получены аналитически. Посредством команды **datafit** из пакета программ **scilab** определялись значения всех констант, при которых достигался минимум суммы квадратов отклонения экспериментальных значений ***Yexp*** от соответствующих расчетных значений биомассы $Y=Y_1+Y_2$ для каждого древостоя.

Расчеты показали, что параметры ***a*** и ***b*** в (1), (2) имеют одни и те же значения для всех изучаемых пород древостоев. Это означает, что накопление биомассы и расход ее происходит в этих древостоях единообразно, и, если бы ***cut*** получило значение 1 год, все возрастные тренды повторяли по форме друг друга, отличаясь только амплитудой в зависимости от своего ***S***.

Однако ***cut*** для разных древостоев получило разные значения, возрастающие по мере роста участия опада в круговороте этих древостоев (таблица 1). Как видно из таблицы 1, чем больше величина ***cut***, тем медленнее развивается древостой, тем в большей степени в нем используется опад, и тем длительнее время его существования.

Представленная информация может быть полезна для практики и теории лесоведения.

Литература

Мироненко Л.М. Особенности биологического круговорота в древостоях некоторых лесообразующих пород Северной Евразии: математическое исследование // Математическое моделирование в экологии: Пущино. 2017. С. 125-123. URL: http://ecomodelling.ru/conferences/ecomatmod2017

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. База данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708с.

Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии.Методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 638с.

МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОКЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАНИЙ АРЕАЛА СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ

Михайлов В.В.

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия
mwwcari@gmail.com

Аннотация: представлен подход к определению биоклиматической структуры ареала животных основанный на использовании модели теплового баланса. Интенсивность воздействия метеофакторов на животное оценивается при этом по состоянию систем регулирования теплоотдачи, рассчитываемых в модели.

Потепление климата, которое происходит в последние десятилетия, оказывает существенное влияние на экологические системы. В наибольшей степени это касается районов Арктики. Так, на Севере Средней Сибири (Ямал-Таймыр) по данным метеонаблюдений среднегодовая температура воздуха с 1965 по 2018 г. повысилась приблизительно на 2.7^{o}C, количество осадков в зимний период возросло на 15.7 мм, летом снизилось на 14.9 мм (Макеев и др., 2014). Это не могло не повлиять на изменение ареалов животных, изменение фитомассы растительных видов и смещение границ природно-климатических зон.

Воздействие климатических факторов на живые существа могут быть прямыми и косвенными. Прямые воздействия могут вызвать перегрев, переохлаждение, обезвоживание организма. Косвенные – это опосредованные воздействия климата через изменение факторов среды (изменение структуры, запасов и доступности кормовых ресурсов, воздействия кровососущих насекомых, инфекций и других). Мы считаем, что проблемы биоклимата касаются именно прямого воздействия погодно-климатических факторов.

По современным представлениям, благоприятными для существования животных являются зоны ареала, в которых поддержание теплового баланса происходит за счет работы физиологической системы регулирования теплоотдачи организма. Такие зоны называются термонейтральными. За границей термонейтральной зоны (ТНЗ) поддержание теплового баланса происходит путем регулирования теплопродукции организма животного. Это приводит к снижению или недобору массы и, как следствие, к увеличению смертности и снижению продуктивных показателей животных в популяции. Вследствие этого длительное время вне ТНЗ животные находиться не могут

Не смотря на то, что проблема термонейтральности в концептуальном плане в достаточной мере исследована, при решении практических задач биоклиматического анализа ареала, определении границ и структуры ТНЗ возникают трудности. Это связано с необходимостью учета совместного влияния погодно-климатических и актинометрических факторов на параметры систем терморегуляции животных, неполнотой экспериментальных биологических данных о теплообмене и отсутствием соответствующих расчетных схем.

В представленном нами подходе указанные выше проблемы решаются путем использования модели теплового баланса животного и замены натурных экспериментов на компьютерные. В качестве объекта моделирования выбран северный олень.

Модель теплового баланса относится к классу компартментных. Модель двухслойная. Первый слой представлен компартментом «ядра», второй слой – компартментами «оболочки» тела животного. Это компартменты оболочки головы, шеи, туловища, верхних и нижних частей конечностей. Источником теплопродукции являются энергия основного и продуктивного обмена, СДД и физическая активность животного. В модели реализованы следующие механизмы терморегуляции: пилоэрекция волосяного покрова, изменение теплового сопротивления тканей оболочки, изменение теплопотерь с дыханием, изменение величин СДД и продуктивного обмена. Входными данными для расчетов являются:

температура воздуха, скорость ветра, облачность, осадки, глубина и плотность снегового покрова, прямая и рассеянная солнечная радиация, высота солнца, данные о животном – масса, теплоизоляционные параметры шерстяного покрова и оболочки, характеристики активности животного (перемещение, раскапывание снега, пастьба, отдых).

Модель построена на основе из уравнения теплового баланса животного (Айзенштадт, 1974):

FR+FP+Q-E-FEe-FEd=Td,

где R – радиационный баланс поверхности кожи, P – теплообмен между поверхностью кожи и шерстяным покровом, а также внешним воздухом ввиду воздухопроницаемости шерсти, F – площадь поверхности кожи, E – теплопотери, связанные с дыханием, Ee – теплопотери потоотделения, Ed – теплопотери, связанные с пассивной диффузией воды с поверхности кожи, Q – теплопродукция организма, Td – тепловой дисбаланс, ведущий к изменению температуры тела животного. Подробное описание модели имеется в работах (Михайлов, 2013; Макеев и др., 2014).

Методика определения границ и структуры термонейтральной зоны ареала основывается на следующих предположениях. Во-первых, что напряженность воздействия климатических факторов в пределах ТНЗ можно оценить по состоянию системы теплотдачи организма животного. Во-вторых, что напряженность воздействия вне ТНЗ можно определить, добавляя к значению показателя на границе относительную величину теплового дисбаланса организма животного. В качестве показателя напряженности воздействия климатических факторов на животное принята нормированная величина аддитивной свертки состояния регуляторов подсистем теплоотдачи. Веса в свертке выбраны пропорциональными вкладу подсистем в изменение теплоотдачи организма животного в целом. На верхней границе ТНЗ показатель напряженности $K = 1$, на нижней границе $K = 0$. За пределами ТНЗ к показателю напряженности на границе добавляется относительная величина дисбаланса теплопродукции и теплопотерь организма. При перегреве величина показателя напряженности $K < 0$, при переохлаждении $K > 1$. Чем больше относительно единицы или меньше относительно нуля показатель напряженности, тем большая энергетическая цена должна быть заплачена животным для восстановления теплового баланса.

Биоклиматический подход был использован для анализа и прогнозирования территориального размещения таймырской популяции диких оленей, а также для выявления территорий климатического оптимума для традиционного оленеводства коренных народов Сибири и Дальнего Востока (Макеев и др., 2014; Клоков, Михайлов, 2014; Klokov, Mikhailiv, 2019).

Работа выполнена в рамках бюджетной темы 0073-2019-0004 при поддержке гранта NSF 1594934 “Taimyr Reindeer Migration Realaysis”.

Литература

Айзенштат Б.А. Метод расчета радиационного и теплового баланса животных. Вопросы биометеорологии, вып. 20 (101), - Л.: Гидрометеоиздат, 1974. - С. 27-4

Клоков К.Б., Михайлов В.В. Выявление территорий климатического оптимума для традиционного оленеводства коренного населения Ямало-Ненецкого автономного округа. Труды государственного аграрного университета. 2015, No. 40. – С. 105-108.

Михайлов В.В. Модель регулирования теплового баланса оленей, учитывающая сезонные изменения радиационных и метеорологических факторов. Труды СПИИРАН, 2013, т. 13. – С. 255-276.

Макеев В.М., Клоков К.Б., Колпащиков Л.А., Михайлов В.В. Северный олень в условиях изменяющегося климата. - СПб: Лемма, 2014.- 244 с.

Соколов А.Я., Кушнир А.Р. Терморегуляция и биоэнергетика северного оленя. - Новосибирск: Изд. СО РАН, 1997. - 178 с.

Klokov K.B., Mikhailov V.V. Assessment of Climatic Conditions for Siberian Reindeer Herding on the Basis of Heat Balance Modelling. Arctic, 2019, Vol. 72, N. 1. P. 28 – 42. https://doi.org/10.14430/arctic67916

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СПЛОШНОЙ ВЫРУБКИ НА ПОТОКИ CO_2 В ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ С ПОМОЩЬЮ ТРЕХМЕРНОЙ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

Мухартова Ю.В. [1], Дьяченко М.С. [1], Мангура П.А. [1], Крупенко А.С. [1], Ольчев А.В.[2]

[1]*Физический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*
muhartova@yandex.ru
[2]*Географический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*
aoltche@yandex.ru

Аннотация: Возмущающее воздействие лесной вырубки на структуру поля ветра и потоки диоксида углерода (CO_2) между земной поверхностью и атмосферой исследованы с помощью трехмерной гидродинамической модели. Получены количественные оценки вертикальных и горизонтальных потоков CO_2 на вырубке и в окружающем вырубку древостое.

1. Введение

Сплошные рубки, являясь широко распространенной формой лесохозяйственных мероприятий, оказывают существенное воздействие на процессы обмена энергии, водяного пара и диоксида углерода между лесной экосистемой и атмосферой, и тем самым влияя на локальные и региональные климатические условия. Основная цель данного исследования заключается в оценке возможных эффектов, оказываемых вырубкой на воздушные потоки в пределах приземного слоя атмосферы, а также на пространственную структуру вертикальных и горизонтальных потоков CO_2 в пределах вырубки и вокруг нее, с помощью процесс-ориентированной трехмерной гидродинамической модели.

2. Объекты и методы

Применяемая 3D гидродинамическая модель основана на решении системы усредненных уравнений неразрывности и Навье-Стокса для компонент скорости ветра $\vec{V} = \{u, v, w\}$ и уравнения реакции-диффузии-адвекции для переноса CO_2:

$$\frac{\partial \overline{\vec{V}}}{\partial t} + \left(\overline{\vec{V}}, \nabla\right)\overline{\vec{V}} = -\frac{\nabla \delta P}{\rho_0} - \left(\frac{\partial}{\partial x}\overline{u'\vec{V}'} + \frac{\partial}{\partial y}\overline{v'\vec{V}'} + \frac{\partial}{\partial z}\overline{w'\vec{V}'}\right) + \vec{F}^c + \vec{F}^d;\ \mathrm{div}\,\overline{\vec{V}} = 0;\ \frac{\partial \overline{c}}{\partial t} + \left(\overline{\vec{V}}, \nabla\right)\overline{c} = -\mathrm{div}\left(\overline{c'\vec{V}'}\right) + F_C;$$

где $\overline{\vec{V}} = \{\overline{u}, \overline{v}, \overline{w}\}$, $\overline{c}$ – средние значения скорости ветра и концентрации CO_2, $\vec{V}' = \{u', v', w'\}$, c' – флуктуации скорости и концентрации CO_2, ρ_0 – плотность сухого воздуха, δP – отклонение давления от гидростатического, $\vec{F}^c$ и $\vec{F}^d$ – сила Кориолиса и сила трения, возникающая при взаимодействии воздушного потока с растительностью, F_C описывает источники и стоки CO_2 в растительности и на поверхности почвы. В схеме с полуторным порядком замыкания предполагается, что турбулентные потоки $\overline{u'\vec{V}'}$, $\overline{v'\vec{V}'}$, $\overline{w'\vec{V}'}$ и $\overline{c'\vec{V}'}$ могут быть выражены через турбулентную кинетическую энергию, коэффициент турбулентного обмена и градиенты средних компонент скорости ветра и концентрации CO_2.

Выбранная для исследования сплошная свежая вырубка площадью около 4.5 га расположена в юго-западной части Валдайской возвышенности (рисунок 1). Она окружена смешанным древостоем, представленным преимущественно елью с участием берёзы и осины. Высота древостоя около 20 м, листовой индекс (LAI) около 4 $м^2м^{-2}$. Растительность на вырубке представлена травянистыми сообществами и древесным подростом.

3. Результаты

На основе численных экспериментов для рассматриваемой вырубки было показано, что при взаимодействии воздушного потока с горизонтально неоднородным растительным покровом происходит значительная деформация поля ветра, как в пределах вырубки, так и в

окружающем вырубку древостое (рисунок 2). Это приводит к изменению режима турбулентности и потоков момента импульса, тепла и парниковых газов внутри растительности и в приземном слое атмосферы.

Рисунок 1 - Географическое положение района исследований и фото исследуемой вырубки

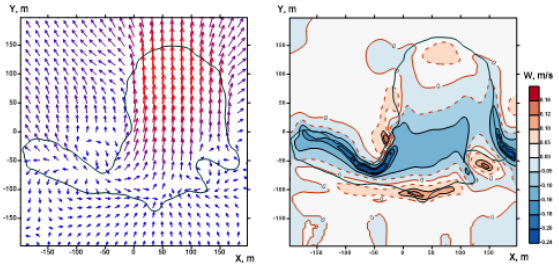


Рисунок 2 - Линии тока и горизонтальное распределение вертикальной составляющей скорости ветра на вырубке и в окружающем древостое на высоте 4 м

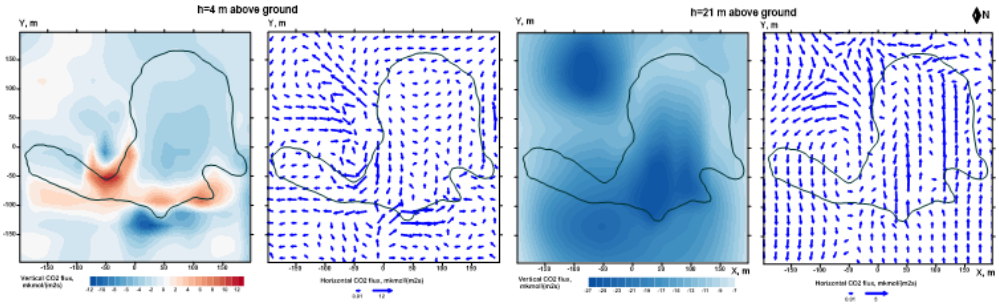


Рисунок 3 - Вертикальные и горизонтальные потоки CO_2 на вырубке и в окружающем древостое на высоте 4 м и 21 м над земной поверхностью

Максимальные вертикальные и горизонтальные потоки CO_2 вблизи земной поверхности (на высоте 4 м) прогнозируются на наветренных и подветренных участках леса. При этом горизонтальные потоки CO_2 на отдельных участках вырубки и окружающего древостоя существенно превышают значения вертикальных потоков (рисунок 3). Прогнозируемые достаточно небольшие вертикальные потоки CO_2 под пологом леса на удалении от края вырубки обусловлены главным образом слабым вертикальным перемешиванием воздуха внутри сомкнутого лесного полога. Пренебрежение горизонтальным переносом в экспериментальных исследованиях может привести к существенным погрешностям в количественной оценке атмосферных потоков между неоднородной земной поверхностью и атмосферой.

Литература

Mamkin V. et al. Changes in net ecosystem exchange of CO_2, latent and sensible heat fluxes in a recently clear-cut spruce forest in western Russia: results from an experimental and modeling analysis // Environmental Research Letters. 2016. 11(12). P. 125012.

Mamkin V. et al. Energy and CO_2 exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga. Agricultural and Forest Meteorology. 2019. 265. P. 252-268.

ПОДГОТОВКА ДАННЫХ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ С МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛЬЮ ROMUL ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВ ОСТРОВОВ ЗАПАДНОЙ АНТАРКТИДЫ

Надпорожская М.А. [1], Быховец С.С.[2], Абакумов Е.В.[1]

[1]*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*
marinta@mail.ru, e_abakumov@mail.ru
[2]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Московская обл., Россия*
s_bykhovets@rambler.ru

Аннотация: Обсуждается специфика полевых и лабораторных исследований и особенности подготовки входных параметров для анализа динамики органического вещества почв Антарктиды (о-ва Кинг-Джордж, Нельсон, Ливингстон) методами математического моделирования. Приведены критерии оценки запасов органического вещества почв и особенности составления климатических сценариев для вычислительных экспериментов с программой ROMUL.

Почвы полярных биомов играют большую роль в депонировании и стабилизации гумуса и каустобиолитов (Schuur et al., 2015) в связи низкой скоростью процессов минерализации органического вещества в холодном климате криолитозоны. Полярные почвы являются важнейшими природными моделями и индикаторными системами в условиях изменяющегося климата (Holtmeier and Broll, 2018). Тенденции глобального потепления климата наиболее сильно отражаются в динамике верхней части литосферы, где экзогенные процессы трансформируют циклы элементов в различных временных диапазонах. Недостаточно изучено влияние изменения температуры и влажности на динамику органического вещества почв (ОрВП). Неопределенность прогнозов повышается из-за утилизации продуктов минерализации ОрВП растительностью, увеличения биомассы и роста емкости биологического круговорота (Pires et al., 2017). Запасы ОрВП северного циркумполярного региона оценены в 1307 Pg (Hugelius et al, 2014) с вероятной ошибкой 25 % вследствие сильной кластеризации исходных данных при огромной протяженности региона. Для Антарктиды даже таких примерных оценок нет – не хватает первичных данных. Почвенный покров в районе Морской Антарктики характеризуется максимальными запасами органического вещества, в тоже время эта зона подвержена сильным климатических изменениям. Наши исследования антарктических почв начаты с 2002 г. К настоящему времени собраны сведения о морфологии и вещественном составе почв некоторых регионов на момент обследования. Процессы динамики ОрВП антарктических почв изучены мало. Актуальным является анализ антарктических почв тундр и тундропустошей Южных Шетландских островов (Западная Антарктика, регион Антарктического полуострова).

Имитационное моделирование (Надпорожская и др., 2017) динамики органического вещества литозема и петрозема острова Кинг-Джордж показало принципиальную возможность применения математической модели ROMUL. Был выявлен некоторый дефицит полевых данных (качество и количество поступающего опада), который в первом приближении можно восполнить по литературным данным. Установлена возможность использования генератора почвенной погоды SCLISS (Быховец, Комаров, 2002) для компилирования многолетних климатических сценариев. Сценарии поверены по короткому ряду (март-февраль 2009 г.) измерений температуры почв, проведенных Е.В. Абакумовым с помощью датчиков «Термохрон» на глубине 10 см, а также по измерениям температуры воздуха и поверхности почвы метеорологической станции Беллинсгаузен.

Один из критериев оценки достоверности работы математической модели: сравнить расчетные количества выделяемого почвой углекислого газа с полевыми измерениями. Для лесных экосистем такой прием оправдал себя (Nadporozhskaya et al, 2018). В работе

(Надпорожская и др., 2017) моделируемое дыхание почвы было на порядок меньше полевых измерений (Карелин, 2010).

Требуют также ревизии основные входные параметры: запасы органического вещества и азота в почве. Установлено, что традиционный метод определения концентрации углерода по окисляемости неприменим для полярных почв, поскольку завышает результаты для засоленных, переувлажнённых и грубогумусовых почв (Polyakov et al, 2017). Определение на анализаторах CNH в свою очередь может давать завышенные результаты по азоту для почв с невысоким содержанием этого элемента. Выполненные оценки содержания углерода в почвах, как правило даны в гравиметрических величинах, без учета плотности сложения и скелетности почв. Для корректного расчета запасов ОрВП и азота нужны полевые измерения этих физических характеристик. Для некоторых приморских территорий важен учет орнитогенного вклада в почвообразование и формирования качества ОРВП. При оценке действия повышения температуры и увеличения глубины протаивания нельзя не учитывать специфику органогенных поверхностных и надмерзлотных горизонтов субантарктических почв, как почв с наиболее развитым органопрофилем в Антарктике. Решение этих частных задач позволит дать оценку уровней стабильности ОрВП южного полярного биома в условиях изменяющегося климата на примере наземных экосистем Южных Шетландских островов на данном уровне развития науки. В заключение можно подчеркнуть, что проблема оценки динамики и уровней стабилизации ОрВП заключается по в проверке точности и полноты первичных полевых данных, сопоставлении аналитических методов определения физико-химических свойств и режимов почвы, корректности их конвертирования в модельные сценарии. Математическая же модель ROMUL) (Chertov et al, 2001) и ее современные версии являются формализацией современных представлений о почвенных процессах и их взаимодействии, поэтому будут устраивать нас до тех пор, пока не изменятся кардинально базовые измеренные параметры статики и динамики ОрВП.

Работа поддержана грантом РФФИ Болг-а 19-54-18003.

Литература

Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.

Карелин Д.В. Сравнение поверхностных потоков CO2 в аналогичных экосистемах Арктики и Антарктики // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов... Под ред. Г.В. Добровольского, В.Н. Кудеярова, А.А. Тишкова. Институт географии РАН. 2010. С. 77–80.

Надпорожская М.А., Абакумов Е.В., Хораськина Ю.С., Быховец С.С., Шанин, В.Н., Комаров А.С. Оценка возможной динамики органического вещества почв Антарктиды с применением математической модели ROMUL при климатических изменениях // Криосфера Земли. 2017. Т. XXI. № 1. С. 57–65.

Chertov O.G., Nadporozhskaya M.A., Komarov A.S., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling // Ecological Modelling. 2001/ V.138(1-3). P. 89–308.

Holtmeier F.-K., Broll G. Subalpine Forest and Treeline Ecotone under the Influence of Disturbances: A Review // Journal of Environmental Protection. 2018. V. 9. № 7. P. 815–845. DOI: 10.4236/jep.2018.97051

Hugelius G., Strauss J., Zubrzycki S., Harden J.W., Schuur E.A.G., Ping C.-L., Schirrmeister L., Grosse G., Michaelson G.J., Koven C.D., O'Donnell J.A., Elberling B., Mishra U., Camill P., Yu.Z., Palmtag J., Kuhry P. Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps // Biogeosciences. 2014. V. 11. № 23. P. 6573–6593.

Nadporozhskaya M.A., Chertov O.G., Bykhovets S.S., Shaw C.H., Maksimova E.Y., Abakumov E.V. Recurring surface fires cause soil degradation of forest land: A simulation experiment with the EFIMOD model // Land Degradation and Development. 2018. V. 29. № 7. P. 2222-2232. https://doi.org/10.1002/ldr.3021

Polyakov V., Orlova K., Abakumov E. Evaluation of carbon stocks in the soils of Lena River Delta on the basis of application of "dry combustion" and Tyurin's methods of carbon determination // Biological Communications. 2017. V. 62. № 2. P. 67–72.

Schuur E.A.G., McGuire A.D., Schädel C., Grosse G., Harden J.W., Hayes D.J., Hugelius G., Koven C.D. Kuhry, P., Lawrence D.M., Natali S.M., Olefeldt D., Romanovsky V.E., Shaefer K., Turetsky M.R., Treat C.C., Vonk J.E. Climate change and the permafrost carbon feedback // Nature. 2015. V. 520. P. 171–179.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВТРОФИКАЦИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Намсараев З.Б. [1], Иванов В.А. [2], Руденко А.П. [2], Теслюк А.Б. [1]

[1] *НИЦ «Курчатовский институт», Москва, Россия*
zorigto@gmail.com
[2] *МФТИ, Москва, Россия*

Аннотация: Проведен анализ спутниковых данных о содержании хлорофилла а в озере Байкал за период с 2002 по 2017 год и проведено сравнение полученных результатов с данными о температуре воды, воздуха, стока рек, поступлении биогенных элементов в озеро, что позволило разработать сценарии развития фотосинтезирующих микроорганизмов.

Озеро Байкал является объектом Всемирного наследия ЮНЕСКО и содержит 20% мировых запасов пресной воды. С 2011 года в озере Байкал наблюдается признаки эвтрофикации сопровождающиеся массовым развитием нитчатых водорослей и цианобактерий. В отдельных случаях происходит накопление фотосинтезирующих микроорганизмов до экстремально высоких значений при этом концентрация хлорофилла *a* достигала 41,7 г на м3 воды. Большинство исследований фотосинтезирующих микроорганизмов проводилось с помощью прямых измерений в воде озера, тогда как широкомасштабных исследований на основе спутниковых данных позволяющих охватить единовременно всю площадь озера и обладающих высокой частотой измерений (ежедневно с пространственным разрешением в 1 км^2) ранее не проводилось.

Нами был проведен анализ спутниковых данных о содержании хлорофилла *a* в поверхностных слоях озера Байкал за период с 2002 по 2017 год и восстановление пропущенных данных с помощью процедуры DINEOFF, а также анализ спутниковых данных о температуре поверхностных слоев воды озера с этот же период. Было проведено сравнение полученных результатов с данными метеостанций в бассейне озера Байкал, данными о стоке и поступлении биогенных элементов с водами основных рек впадающих в озеро, данными о поступлении биогенных элементов из антропогенных источников учитываемых по форме 2-ТП (водхоз), данными о составе сообществ фотосинтезирующих микроорганизмов озера Байкал.

В исследованный период нами были выявлены периоды с высоким и низким содержанием хлорофилла а в воде, а также выделены зоны с различными концентрациями и динамикой изменения хлорофилла а в воде. Была обнаружена высокая корреляция между средней концентрацией хлорофилла а в воде озера с поступлением фосфора и железа с водами рек, тогда как с поступлением азотных соединений, температурой воды и рядом других параметров корреляция отсутствует. На основе полученных результатов были разработаны сценарии распространения фотосинтезирующих микроорганизмов в озере Байкал в различные годы, а также предложена гипотеза, что массовое развитие фотосинтезирующих микроорганизмов в озере Байкал связано с развитием азотофиксирующих цианобактерий рода *Dolichospermum* вызванным поступлением в озеро соединений фосфора и железа со стоком рек, которые являются одними из основных лимитирующих факторов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-05103.

ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА НА ДИНАМИКУ ФИТОПЛАНКТОНА

Неверова Г.П., Жданова О.Л., Колбина Е.А., Абакумов А.И.

ФГБУН Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
pavlova@iacp.dvo.ru

Аннотация: Методами математического моделирования оценивается спектр влияния зоопланктона на динамику обилия фитопланктона. Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности фито- и зоопланктона при различных значениях внутрипопуляционных параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметров их взаимодействия. Основное внимание уделено изучению огромного разнообразия сложной динамики сообщества.

Важнейшей подсистемой водных экосистем является пелагиаль, в которой функционируют сообщества, не имеющие аналогов в наземных экосистемах (Винберг, 1967). Основными из таких сообществ (кроме бактерий) являются фито- и зоопланктон. Наше исследование направлено на изучение функционирования фитопланктона при взаимодействии с зоопланктоном. Фитопланктон – нижний трофический уровень водной экосистемы, его функционирование обеспечивает жизнедеятельность всей экосистемы. Межвидовые взаимодействия в фитопланктонном сообществе играют существенную роль в его жизнедеятельности (Williams, 2007). В то же время существенное воздействие на динамику обилия фитопланктона оказывает зоопланктон, который, в свою очередь, является кормовой базой для многих видов рыб. В этой работе все факторы воздействия на фитопланктон, кроме зоопланктона, предполагаются не изменяющимися. Предлагается дискретная модель сообщества «фитопланктон-зоопланктон», что позволяет учитывать стадийное развитие зоопланктона.

Планктонные сообщества представляют собой сложные многовидовые системы с множеством связей между слагающими их популяционными гидробионтами, однако многие экологические параметры большинства планктеров изучены не полностью. Фитопланктон – часть планктона, участвующая в процессе фотосинтеза, в его состав входят одноклеточные водоросли и фотосинтезирующие бактерии. Существенное влияние на развитие фитопланктона оказывает зоопланктон, для которого фитопланктон является пищей. Зоопланктон также является многовидовым сообществом, в котором, как правило, выделяют следующие группы беспозвоночных: коловратки (Rotatoria), ветвистоусые раки (Cladocera), веслоногие раки (Copepoda) (Фефилова, 1999).

Введем следующие обозначения: n соответствует номеру суток, p – плотность фитопланктона, z_1 – плотность ювенильной (неполовозрелой) группы зоопланктона, z_2 - плотность половозрелой группы зоопланктона. μ_i и α_i – удельная скорость роста и интенсивность потребления i-го вида сообщества, соответственно (1 – фитопланктон, 2 – зоопланктон); b – коэффициент, характеризующий долю ювенильного зоопланктона, который, повзрослев, остается в этой же группе, s – выживаемость ювенильной группы зоопланктона в зависимости от обилия питания; v – коэффициент выживаемости зрелого зоопланктона.

С учетом процессов рождаемости, смертности и саморегуляции, а также особенностей взаимодействия фито- и зоопланктона динамика сообщества может быть формализована следующим образом:

$$\begin{cases} p(n+1) = \mu_1 \exp(-p(n)) \cdot p(n) - \alpha_1(p(n), z_i(n)), \\ z_1(n+1) = \mu_2 z_2(n) + b \cdot s(p(n)) \cdot z_1(n) - \alpha_2(z_1(n), z_2(n)), \\ z_2(n+1) = (1-b) \cdot s(p(n)) \cdot z_1(n) + v z_2(n). \end{cases}$$

Для описания зоопланктонного сообщества мы используем две скалярные переменные, т.к. зоопланктон принципиально разнороден, но не по видовому признаку, а по признаку воспроизводства и питания. Зоопланктонные организмы можно разделить на две стадии развития: ювенильную и половозрелую. По характеру питания мы делим зоопланктон на два класса: нехищный и хищный зоопланктон (Дулепова, 2002). Процессы взаимодействия зоо- и фитопланктона в явном виде учтены в выживаемостях на ранних стадиях жизненного цикла зоопланктона; кроме того, явно рассматривается убыль фитопланктона в результате выедания его биомассы зоопланктоном; насыщение при питании зоопланктона фитопланктоном, а также хищных видов зоопланктона травоядными позволяет учесть использование трофической функции Холлинга II типа. Видовая разнородность фитопланктона в данной модели не учитывается, поскольку изменение его биомассы происходит за счет деления клеток или их выбывания из сообщества по причинам, мало отличающимся для разных видов. Это позволяет описывать динамику фитопланктонного сообщества одним уравнением с самолимитированием (в данной работе использовано уравнение Рикера), при этом неявно учитывается ограничение роста биомассы фитопланктона доступностью внешних ресурсов (минерального питания, кислорода, освещенности и т.п). Соответственно, модель содержит три компонента и дискретна во времени.

Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности фито- и зоопланктона при различных значениях внутрипопуляционных параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметров их взаимодействия. Хотя возможно и устойчивое существование сообщества со стационарной динамикой обоих видов, когда их скорости роста невелики, основное внимание уделено изучению сложной динамики сообщества. Высокая скорость роста фитопланктона позволяет ему достаточно быстро менять свою биомассу (на порядок в течение суток). В рамках используемой в работе модели, описывающей динамику фитопланктона в отсутствие межвидового взаимодействия, происходит усложнение его динамики через серию бифуркаций удвоения периода. При этом с появлением зоопланктона каскад бифуркаций удвоения периода у фитопланктона и сообщества в целом реализуется раньше (при более низких скоростях воспроизводства клеток фитопланктона), чем в случае, когда фитопланктон развивается изолированно. Чем выше значения таких параметров как интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном (α_1), средняя выживаемость зоопланктона на ювенильной и половозрелой стадиях (s, v), тем при более низкой скорости роста фитопланктона (μ_1) возникают колебательные режимы динамики. При этом вариация уровня каннибализма зоопланктона способна значительно изменить как существующий в сообществе режим динамики, так и его бифуркацию; при определенной структуре пищевых отношений зоопланктона возможна реализация сценария Неймарка-Сакера в сообществе. Учитывая, что уровень каннибализма зоопланктона (α_2) может меняться из-за естественных процессов созревания особей отдельных видов и достижения ими плотоядной стадии, можно ожидать выраженные изменения динамического режима в сообществе: резкие переходы от регулярной к квазипериодической динамике (по сценарию Неймарка-Сакера) и далее к точным циклам с небольшим периодом (обратная реализация каскада удвоения периода).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-01-00213.

Литература

Винберг Г.Г. Особенности водных экологических систем // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28, № 5. С. 538–545.

Williams P.J.B. Phytoplankton productivity. New York: Wiley and Sons. 2007

Фефилова Е.Б. Изученность и видовое разнообразие зоопланктона водоемов северо-востока европейской части России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 1999. № 24.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макро-экосистем дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-центр. 2002.

ЭВОЛЮЦИЯ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ПО ПЛОДОВИТОСТИ ОСОБЕЙ

Неверова Г.П. [1,2], Жданова О.Л. [1,2], Фрисман Е.Я.[2]

[1] *Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*
galina.nev@gmail.com, axanka@iacp.dvo.ru
[2] *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*
frisman@mail.ru

Аннотация. Проведено исследование эволюционной модели естественного отбора в двухвозрастной экологически лимитированной популяции. Показано, что появление (например, в результате мутаций) новых аллелей, обеспечивающих больший репродуктивный потенциал особей, приводит к закреплению этих аллелей и эволюционному росту среднего значения репродуктивного потенциала в популяции. При этом увеличение репродуктивного потенциала приводит к дестабилизации динамики численности.

1. Введение

В теоретических исследованиях двухвозрастных популяций неоднократно было показано, что увеличение репродуктивного потенциала и параметров, характеризующих выживаемость особей, проводит к усложнению динамики численности от стабильных режимов до нерегулярных колебаний [Frisman et al., 2011]. Однако механизмы роста репродуктивного потенциала, как правило, не рассматривались. Вместе с тем, можно предположить, что рост потенциальной плодовитости особей в природных популяциях происходит в процессе их эволюции под действием естественного отбора. Если это так, то в процессе естественной эволюции природной популяции с выраженной сезонностью жизненного цикла должен происходить закономерный переход от равновесных режимов динамики численности к колебаниям и хаосу (псевдостохастическому поведению). Данная работа посвящена исследованию возможности такого эволюционного перехода.

2. Уравнения динамики

Проиллюстрируем механизм закономерного эволюционного усложнения динамики численности структурированной популяции, рассмотрев действие естественного отбора на примере одной из самых простых модельных ситуаций, когда репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей - (r) является адаптивным признаком, который определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами A и a. В соответствии с выбранной моделью, предполагается, что в популяции существуют три генотипических группы AA, Aa и aa с различающимися репродуктивными потенциалами. Обозначим репродуктивные потенциалы этих генотипов r_{AA}, r_{Aa} и r_{aa}, соответственно.

Модель динамики популяции с двумя стадиями развития и плотностной регуляцией рождаемости имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= \bar{r}_n Y_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) \\ Y_{n+1} &= sX_n + vY_n \\ q_{n+1} &= \frac{p_n\left(r_{AA}p_n + r_{Aa}(1-p_n)\right)}{\bar{r}_n}, \\ p_{n+1} &= \frac{sq_nX_n + vp_nY_n}{sX_n + vY_n} \end{aligned} \qquad (1)$$

где X – численность младшего возрастного класса, Y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, s ($0<s\le 1$), v ($0<v\le 1$) – коэффициенты выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей,

соответственно. p_n – частота аллеля A в старшем возрастном классе; q_n – частота аллеля A в младшем возрастном классе; $\bar{r} = r_{AA}p_n^2 + 2r_{Aa}p_n(1-p_n) + r_{aa}(1-p_n)^2$ – средний репродуктивный потенциал старшего возрастного класса (средняя максимально возможная плодовитость особей с учетом выживаемости потомков до младшего возраста). α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на уменьшение рождаемости.

3. Исследование модели

Проведено аналитическое исследование модели. Показано, что помимо тривиальной, модель (1) имеет две мономорфные ненулевые по численности стационарные точки и одну полиморфную. При этом возникает бистабильность мономорфных решений, то есть, какая из гомозегот окажется устойчивой определяется начальным соотношением репродуктивных потенциалов генотипов. Проведено исследование на устойчивость найденных решений, Для стационарных точек найдены условия их устойчивости. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы проведено численное исследование модели в различных параметрических областях. Показано, что в модели возникают периодические, квазипериодические и хаотические колебания. Более того, возможна смена динамического режима в результате вариации текущего возрастного или генетического составов, что обусловлено мультистабильностью [Кузнецов и др., 2011; Фрисман и др., 2014]. Показано, что в модели с учетом генетического состава популяции возникает явление не только бистабильности, но и мультирежимности. Бистабильность проявляется в том, что начальные соотношения численностей возрастных классов и приспособленностей их генотипов определяют тот из аллелей, который останется в популяции. Мультирежимность же представляет собой возможность реализации различных динамических режимов при одних и тех же значениях популяционных параметров за счет вариации текущей структуры популяции. В частности показано, что смена динамического режима в популяции может происходить за счет эволюционного роста репродуктивного потенциала особей.

В целом же сценарии изменений режимов динамики могут быть различны и зависят от параметров модели, но основной результат всегда одинаков: динамика становится все более сложной и, как правило, все более хаотической. Здесь мы наблюдаем один из основных парадоксов эволюционной экологии – медленный прогрессивный эволюционный рост приспособленности приводит в итоге к нарушению стабильности «быстрых» процессов динамики численности популяции.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 18-04-00073 а) и Программы фундаментальных исследований РАН «Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН» (проект 18-5-013).

Литература

Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // Ecological Modelling. 2011. V. 222. P. 1943–1950

Кузнецов А. П., Савин А. В., Седова Ю. В., Тюрюкина Л. В. Бифуркации отображений. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 1978.

Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9. № 2. С. 414–429.

АВТОКОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЛИСТВЕННИЦЫ *LARIX SIBIRICA* LEDEB. НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОНЕЖСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Немчинова А.В.

Центр независимых социологических исследований, Санкт-Петербург, Россия
nemanvic@rambler.ru

Аннотация: По результатам исследования лиственничника на юго-западном побережье Онежского полуострова описан механизм запуска автоколебательных процессов в онтогенетическом цикле популяции лиственницы на береговых валах в уникальной фитоценотической обстановке, под воздействием ветробоя, постоянного заваливания песком и выбросами древесины, благодаря образованию у лиственницы особой биоморфы – кустистого клона – и другим экологическим и биологическим проявлениям вида.

Описание и оценка состояния и устойчивости популяции лиственницы проведены на юго-западном побережье Онежского полуострова между д. Лямца и д. Пурнема, в границах национального парка «Онежское поморье» и за его пределами. Местоположение лиственничника приурочено только к прибрежной полосе мыса Лиственный и простирается вдоль нее примерно на 4.6 км на ширину ок. 0.4–0.5 км. Морской берег формируют волновые процессы и процессы выветривания, аккумулятивные процессы, в том числе наносы штормового заплеска, со стороны берега – дефлюкационные склоновые процессы, особенно в местах выхода речных стоков, прорезающих песчаные четвертичные отложения до валунных водоупорных суглинков, а также оползневые процессы разрушения абразионных ступеней морской террасы (Морфодинамика…, 2018) с относительным превышением до 50–60 м, сложенной древними, вендского возраста, ленточными, углерод- содержащими глинами. С их неглубоким залеганием и высокой трофностью может быть связано успешное произрастание лиственницы на побережье.

Описания проведены на поперечных профилях с рядом экотопов, чередующихся в рельефе в следующей последовательности: литораль; песчаные наносы супралиторали; наносные валы штормовых заплесков с моря (водоросли, мертвая древесина); береговые валы, чередующиеся рвами, уплотненными валунами, галькой на дне или понижениями (береговые валы приурочены к аккумулятивной террасе суббореального времени (от 5 тыс. лет до современности) на цоколе вендских глин); морская цокольная терраса среднеголоценового времени (трансгрессии тапес - 7,5-5 тыс. лет) (рисунок 1).

С процессами образования аккумулятивных береговых валов, в структуре которых участвует песок, валуны и галька, а также наносы мертвой древесины (плавника) с моря, связан уникальный механизм циклов автовосстановления лиственничных сообществ на беломорском побережье. Лиственница успешно выдерживает (в отличие от остальных пород) сильное воздействие ветра, использует в качестве источника питания детрит из мертвой древесины, приносимой морем и аккумулирующейся на валах. Под действием сильных ветров и постоянного заваливания морским песком образуется особая биоморфа лиственницы – кустистый клон. Кусты формируются в результате перевершинивания главного побега на верхушке, образования множественных боковых побегов и их укоренения в местах ветвления. Благодаря такой отличительной способности к образованию вегетативных рамет, лиственница укрепляет свои позиции на переднем фронте влияния постоянного источника воздействия со стороны моря, формируя на береговых валах укрепительную полосу из кустов лиственниц вегетативного происхождения. Такая форма ярко проявляется только у лиственниц побережья, в отличие от равнинных лиственничников, где лиственница представлена в форме дерева.

В терминах теории автоколебательных процессов диссипативных динамических систем (Горелик, 1953), описанные на Онежском полуострове проявления биологии и экологии лиственницы можно рассматривать как нелинейный регулятор, преобразующий воздействие постоянного источника возмущений (в нашем случае им выступает море в виде волн, приливов, ветробоя, аккумулятивных наносов) и приводящий демографическую систему популяции лиственницы в состояние незатухающих колебаний. Демографические (онтогенетические) циклы популяции лиственницы полночленны именно на участках активных процессов на "мембране" системы – в краевой к морю части аккумулятивной террасы, где происходит образование береговых валов, в том числе, при участии самой лиственницы (рисунок 1). Здесь складывается уникальная фитоценотическая обстановка. Под действием сильных ветров сформировалась изгородь из березы, можжевельника и лиственницы кустистой формы высотой 2-4м. Ветробой столь сильный, что происходит постоянное перевершинивание молодых деревьев лиственницы из-за отмирания главных побегов. Лиственница оказывается устойчивее всех других древесных пород, которые «спасаются» от ветра за этой изгородью и затем восполняют энергию роста, формируя смешанный подъярус под верхним лиственничным. Сами деревья лиственницы также уродуются, но в отличие от ели, сосны, березы, ольхи, продолжают расти до генеративной и сенильной стадий и затем вываливаются или ломаются по ходу действия ветров с моря. Получая доступ к свету на южной освещенной стороне, сеянцы и молодой подрост лиственницы активно осваивают территорию перед стеной «живой изгороди».

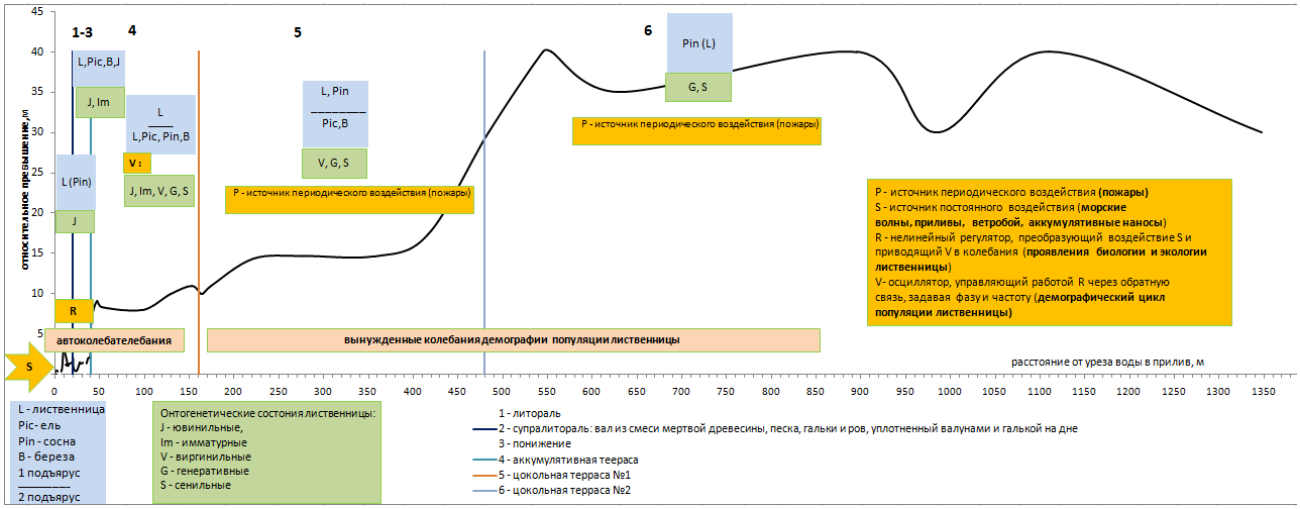


Рисунок 1 – Распределение эколого-демографических участков популяции лиственницы на геоморфологическом профиле в границах лиственничника на Онежском полуострове

Автоколебательный процесс не затухает на границе моря и леса, поскольку через обратную связь лиственница, по мере закрепления подроста на береговых валах, повышает свой вклад в их укрепление, запуская процессы особых фитоценотических отношений с соэдификаторами и задавая фазу и частоту онтогенетических циклов, при чем, в такт формированию береговых валов. На удаленных от берега эколого-демографических участках популяции лиственницы запущены циклы, подчиняющиеся периодически повторяющимся пожарам, подобно пирогенной динамике на равнинной части (Ландшафты, 2013; Желдак и др., 2009). Их можно отнести к процессам с вынужденными колебаниями демографии популяции лиственницы.

В целом, в данном лиственничнике лиственница успешно реализует свои потенции на протяжении не менее 400 лет и занимает соответствующую ей экологическую нишу. Лиственница *Larix sibirica* Ledeb. имеет одну из самых устойчивых популяций из всех представленных популяций лесообразователей в лесном массиве. Полнота насыщенности

ярусов в вертикальной структуре сообществ также свидетельствует о прочности некогда занятых позиций на мысе Лиственный. Измерения показали, что лиственница характеризуется нормальным ростом (Алексеев и др., 1997; Проскурякова, 1987). Можно сказать, что емкость среды в границах лиственничника соответствует собственному пространству популяции лиственницы на Онежском полуострове. Здесь не нужны меры искусственного поддержания возобновления лиственницы, которые рекомендуется для лиственничников в равнинных условиях в виде рубок изреживания древостоев или в виде минерализации почвы, рубок реконструкции.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального парка Онежское Поморье, с участием А.А. Кулясовой, Д.С. Захарова, Т.А. Суровой. Автор выражает благодарность коллегам, а также геоморфологу МГУ к.г.н. Т.Ю. Репкиной за ценные консультации.

Литература

Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Деревья и кустарники. Энциклопедия природы России. М., 1997. 592 с.

Горелик Г. С. Колебания и волны: Гос. изд-во физ-мат. лит., М., 1959. 572 с.

Желдак В.И., Сидоренков В.М., Синицын М.Г., Ладонина Н.Н. Изучение и оценка восстановления сосново-лиственничных насаждений в Центрально-Европейской части южнотаежного лесного района на примере Костромской области. Вестн. Оренбургск. гос. ун-та, 2009, № 6, с. 129-132.

Морфодинамика берегов северо-запада Онежского полуострова Белого моря в голоцене. Губа Конюхова / Репкина Т.Ю., Зарецкая Н.Е., Субетто Д.А., Потахин М.С., Кунгаа М.Ч., Новикова А.В., Леонтьев П.А. // Труды Карельского научного центра РАН, 2017. № 8. С. 1—19.

Проскурякова Г.М. Лиственница // Наука и Жизнь, 1987. №11. С.158-161.

Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области / Хорошев А. В., Немчинова А. В., Авданин В. О. Кострома: Изд-во КГУ им. Н. А. Некрасова, 2013. 428 с.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ОЦЕНКИ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Новаковский А.Б., Маслова С.П., Далькэ И.В., Дубровский Ю.А.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
novakovsky@ib.komisc.ru
maslova@ib.komisc.ru
dalke@ib.komisc.ru
dubrovsky@ib.komisc.ru

Аннотация: В статье дается краткое описание разработанной модели предназначенной для определения жизненных стратегий видов флоры Северо-западной части России. Модель построена на основе ординации методом главных компонент. В качестве предикторов используются морфологические, фенологические и функциональные показатели.

1. Введение

Жизненная стратегия вида (CSR стратегия) – это одна из интегральных характеристик, которая описывает соотношение энергетических затрат организма на увеличение биомассы, преодоление неблагоприятных условий среды и размножение (Раменский, 1935; Grime, 1979). Это соотношение определяет способ выживания видов и их сообществ в разных экологических и ценотических условиях.

Наличие видов разных жизненных стратегий может служить маркером для оценки состояния растительных сообществ. Преобладание видов конкурентной группы связано с отсутствием внешнего антропогенного воздействия, заброшенностью территории и наличием благоприятных экологических условий. Большая доля стресс-толерантных видов может указывать на заболачивание, затенение или воздействие других неблагоприятных факторов среды, присутствие рудеральных видов связано с обработкой земли, выпасом скота и другими формами нарушения растительного покрова (Новаковский, Панюков, 2018).

В классификации Дж. Грайма (Hodgson et al., 1999) приводится характеристика жизненных стратегий для более 1000 видов, характерных для территории Великобритании. Однако бореальная и тундровая растительность Европейской России характеризуется значительным количеством азиатских и тундровых видов, которые не представлены в системе Грайма. Это затрудняет использование CSR системы для анализа растительности Севера. Отсюда целью работы было: разработать способ оценки CSR стратегий видов адаптированный для условий Северо-запада России.

2. Тестирование существующих моделей оценки жизненных стратегий

В настоящее время предложено несколько методов оценки жизненных стратегий видов, основу которых составляют морфологические показатели растений. Наиболее известными являются: модель Ходгсона с соавт. (Hodgson et al., 1999) и глобальная модель, "StrateFy" (Pierce et al. 2017). Тестирование этих моделей на видах северных территорий, выявило ряд расхождений их результатов по сравнению с нашими представлениями об этих видах. Наибольшие различия наблюдаются для видов темнохвойных лесов таких как: *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Paris quadrifolia* и т.д. По нашим представлениям (и согласно классификации Дж. Грайма) это стресс-толерантные растения, однако по результатам использования моделей они были отнесены к CR (конкурентно-рудеральной) группе видов. На наш взгляд такое расхождение обусловлено отсутствием в этих моделях физиологических показателей растений тесно связанных с их метаболической активностью. В первую очередь это фотосинтетическая активность (PN), скорость дыхания (RD), содержание азота (LNC) и углерода (LCC) в фотосинтезирующих органах – листьях (Novakovskiy et al., 2016; Dalke et al., 2018).

2. Морфофизиологическая модель

Нами предложена модель определения жизненных стратегий видов на основе морфологических, фенологических и физиологических показателей (Novakovskiy et al., 2016). Основой модели является ординация методом главных компонент (PCA ординация). Первая ось ординации (ось X) наиболее тесно связана с показателями фотосинтетической активности: RD и PN. По этой оси четко отделяются друг от друга группы S- и R-видов. Вторая ось (Y) связана с морфологическими параметрами: высота (CH), сухая масса листьев (LDW), тип горизонтального распространения (LS), содержание сухой массы в листе (LDMC). По этой оси разграничиваются конкурентные виды характеризующиеся большими размерами от небольших по габитусу R и S –растений (рис.).

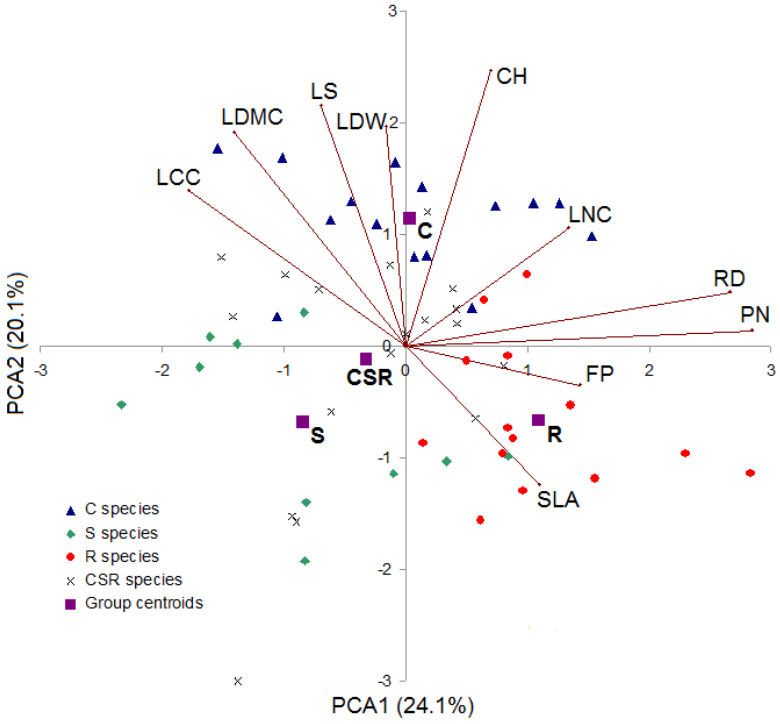


Рисунок – Положение видов разных жизненных стратегий на PCA ординации. Предикторы – морфологические и физиологические параметры. Линиями показаны корреляции параметров с PCA осями. C – виды с преобладанием конкурентных свойств, S – стресс-толерантных, R – рудеральных, CSR – виды занимающие промежуточное положение в классификации Дж. Грайма. Квадраты с буквенными обозначениями – центроиды соответствующих групп видов. Буквенные обозначения предикторов модели приведены в тексте.

Исследование поддержано грантом РФФИ и правительством республики Коми (№ 18-44-110015).

Литература

Dalke I.V. et al. Morphological and functional traits of herbaceous plants with different functional types in the European Northeast // Plant Ecol. 2018. V. 219. № 11. P. 1295–1305.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.-Y.: Wiley and Sons, 1979. 258 p.

Hodgson J.G. et al., Allocating C-S-R plant functional types: A soft approach to a hard problem // Oikos. 1999. V. 85. № 2. P. 282–294.

Novakovskiy A.B. et al., Patterns of Allocation CSR Plant Functional Types in Northern Europe // International Journal of Ecology. 2016. № 2016. P. e1323614.

Pierce S. et al., A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // Funct Ecol. 2017. V. 31. № 2. P. 444–457.

Новаковский А.Б., Панюков А.Н. Анализ сукцессионной динамики сеяного луга при помощи системы жизненных стратегий Раменского-Грайма // Экология. 2018. № 2. С. 110–118.

Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. бот. 1935. № 4. С. 25–42.

ВЛИЯНИЕ ВЫРУБКИ ЛЕСОВ НА ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ, ПОТОКИ ТЕПЛА И ВОДЯНОГО ПАРА МЕЖДУ ЗЕМНОЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ И АТМОСФЕРОЙ - ОЦЕНКА С ПРИМЕНЕНИЕМ РЕГИОНАЛЬНОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

Ольчев А.В. [1], Розинкина И.А.[2], Никитин М.А.[2], Татаринович Е.В.[2], Ривин Г.С.[1,2]

[1] *Географический факультет, МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва, Российская Федерация*
aoltche@yandex.ru
[2] *Гидрометеорологический научно-исследовательский центр Российской Федерации, Москва, Российская Федерация*
inna.rozinkina@mail.ru

Аннотация: На основе численных экспериментов с помощью мезомасштабной модели COSMO было показано существенное влияние полного сведения лесов в центральных районах Восточно-Европейской равнины на потоки явного и скрытого тепла между земной поверхностью и атмосферой, и как следствие, на региональные погодные условия. Выявлены существенные различия влияния обезлесения на температурный режим в летний и зимний период.

1. Введение

Взаимодействие земной поверхности и атмосферы определяется множеством факторов и формируется через сложную систему прямых и обратных связей (Bonan et al., 2010). Особая роль в этом взаимодействии принадлежит лесам, оказывающим существенное влияние на радиационный, тепловой, водный и углеродный баланс земной поверхности. Очевидно, что сведение лесов может привести к существенным изменениям альбедо подстилающей поверхности, потоков явного тепла, водяного пара, диоксида углерода между земной поверхностью и атмосферой, и как следствие привести к изменению метеорологических условий в локальном, региональном и глобальном масштабе (Bathiany et al., 2010).

Основной целью проведенного исследования явилась модельная оценка влияния полного сведения лесов в центральных районах Восточно-Европейской равнины на региональные погодные условия и потоки явного тепла и водяного пара между земной поверхностью и атмосферой с помощью региональной метеорологической модели.

2. Описание модельных экспериментов

Для численных экспериментов была выбрана негидростатическая мезомасштабная атмосферная модель COSMO с шагом сетки 6 км. Модель COSMO основана на решении негидростатической (т.е. включающей все адвективные члены, в том числе и в уравнении движения для вертикальной скорости) системы уравнений гидротермодинамики, описывающих сжимаемый поток воздуха во влажной атмосфере, законы сохранения массы и энергии, уравнение состояния, уравнения для фазовых переходов воды, и др. (Ривин и др., 2015). Для описания процессов взаимодействия атмосферы с подстилающей поверхностью в модели COSMO используется модель подстилающей поверхности суши TERRA, учитывающая процессы тепло- и влагопереноса в системе "почва - растительность - атмосфера" через описание турбулентного режима приземного слоя атмосферы, процессов испарения и транспирации растительного покрова, движения влаги в почве, и др..

Численные эксперименты проводились для модельной области, охватывающей почти полностью Восточно-Европейскую равнину, внутри которой был выбран модельный регион, ограниченный координатами 55° и 59° с.ш., 28° и 37° в.д. в пределах которого имитировалось изменение лесистости (рисунок 1). В первом контрольном эксперименте, расчеты метеорологических величин проводились для современной структуры землепользования. Второй эксперимент имитировал полное сведение лесов (обезлесение) в пределах модельного региона и их замещение травянистой растительностью. Для расчетов

были использованы данные реанализа для 2016 года. С их помощью задавались граничные условия на внешних границах области моделирования.

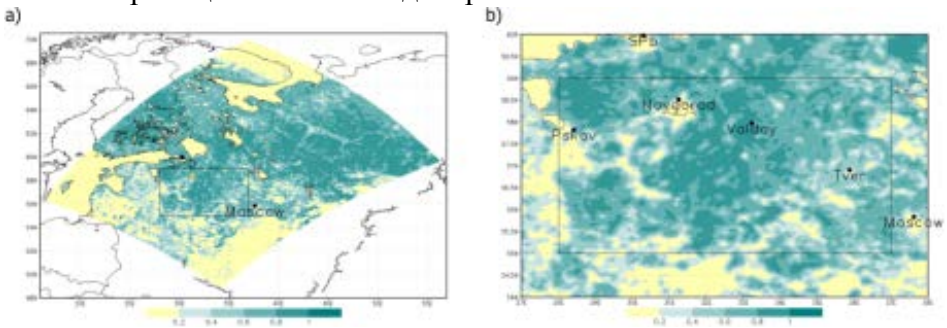


Рисунок 1 – Распределение лесистости в пределах выбранной области моделирования (а) и модельного региона (б). Оттенки зеленого показывают различные градации лесистости. Черный прямоугольник обозначает границы модельного региона.

3. Результаты и обсуждение

Результаты проведенных модельных экспериментов показали существенное влияние сведения лесов на потоки явного и скрытого (затраты тепла на испарение) тепла в летние месяцы (рисунок 2), а также региональные погодные условия (рисунок 3). При этом были выявлены противоположные тенденции изменения приземной температуры в летние и зимние месяцы. Так если в летние месяцы обезлесение по модельным расчетам ведет к росту среднесуточной температуры воздуха, то зимой прогнозируется ее снижение, прежде всего за счет увеличения альбедо поверхности. Влияние сведения лесов на потоки явного и скрытого тепла в летние месяцы отличается крайней неоднородностью даже для исходно залесенных участков. При этом, в пределах модельного региона (рисунок 2) можно выделить как участки с положительным знаком изменения потоков, так и с отрицательным. В среднем для всего модельного региона сведение лесов ведет к уменьшению затрат тепла на испарение и к росту затрат тепла на турбулентный теплообмен (явный поток тепла).

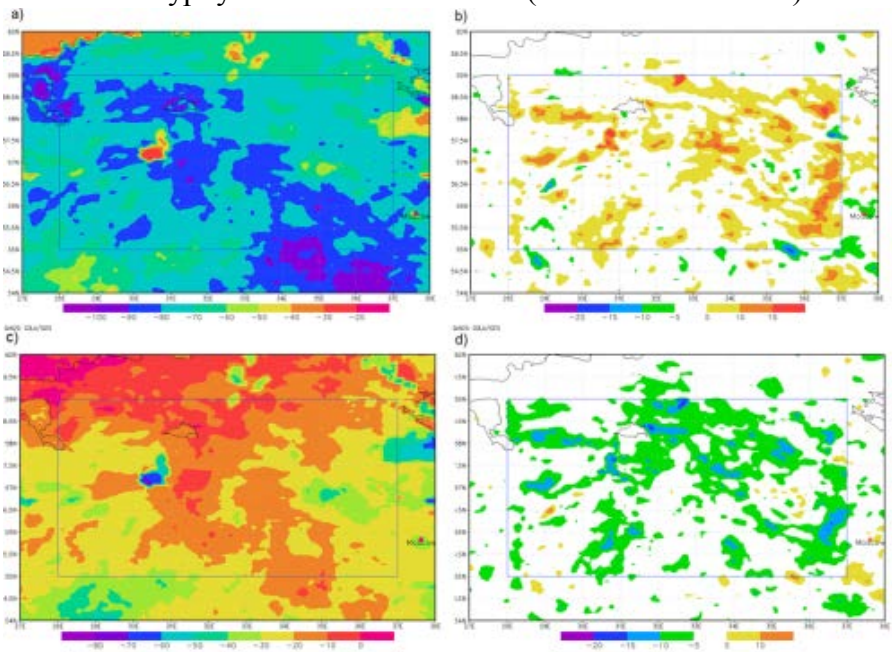


Рисунок 2 – Пространственное распределение потоков скрытого (a) и явного (c) тепла при контрольном эксперименте (современная структура растительности) и разности между потоками скрытого (b) и явного (d) тепла между сценарием, имитирующим полное обезлесение модельного региона, и контрольным экспериментом для июля 2016 года.

Как следствие уменьшения испарения в пределах модельного региона при обезлесении для него прогнозируется и уменьшение удельной влажности воздуха и общего количества осадков. Снижение количества осадков прогнозируется не только в пределах исследуемого модельного региона, но также и во всей выбранной области моделирования. Схожие модельные результаты были получены для данного региона и в ходе численных экспериментов с моделью COSMO для крайне засушливого летнего периода 2010 года (Кузьмина и др., 2015). При этом изменения температуры летом 2010 года для сценария с обезлесением почти в 2 раза превышали соответствующие изменения для 2016 года.

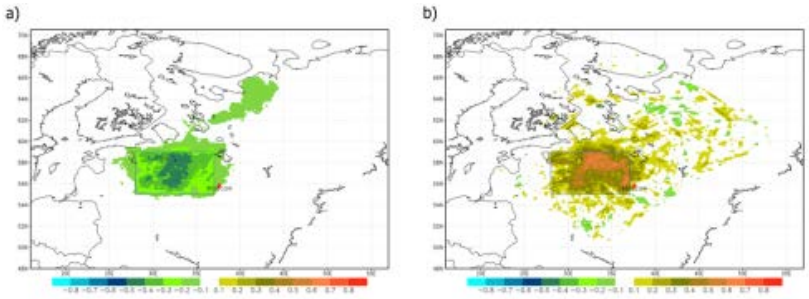


Рисунок 3 – Пространственное распределение разности между спрогнозированной температурой воздуха для сценария, имитирующего полное обезлесение и контрольным экспериментом, для января (а) и июля (б) 2016 года.

Проведенное сравнение полученных модельных результатов с результатами экспериментальных исследований потоков явного и скрытого тепла на свежей вырубке и в ненарушенном лесу на примере того же 2016 года показало достаточно близкие тенденции для изменения среднесуточных значений затрат тепла на испарение, а также несколько отличные закономерности для затрат тепла на турбулентный теплообмен и среднесуточных значений температуры воздуха (Mamkin et al., 2019). Выявленные различия могут быть связаны как с локальными особенностями исследуемой сплошной вырубки и ненарушенного древостоя, так и с многочисленными упрощениями, используемыми в региональных моделях для описания процесса взаимодействия земной поверхности и атмосферы. Существующие численные модели позволяют спрогнозировать возможные отклики погодных условий на изменения свойств растительности лишь в рамках, заложенных в эти модели параметризаций подстилающей поверхности и аппроксимаций реальных атмосферных процессов. Поэтому очевидно, что в перспективе к данным исследованиям целесообразно привлечение большего числа региональных моделей разной степени сложности, а также и более многочисленных данных наземных наблюдений.

Литература

Кузьмина Е.В., Ольчев А.В., Розинкина И.А., Ривин Г.С., Никитин М.А. Применение мезомасштабной модели COSMO-CLM для оценки влияния изменения лесистости европейской части России на региональные метеорологические условия // Метеорология и Гидрология. 2017. № 9. С.48-58.

Ольчев А.В., Авилов В.К., Байбар А.С., и др. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 276 с.

Ривин Г.С., Розинкина И.А., Вильфанд Р.М., и др. Система COSMO-Ru негидростатического мезомасштабного краткосрочного прогноза погоды Гидрометцентра России: второй этап реализации и развития // Метеорология и гидрология, 2015. №6. С. 58-70.

Bathiany S., Claussen M., Brovkin V., Raddatz T., Gayler V. Combined biogeophysical and biogeochemical effects of large-scale forest cover changes in the MPI earth system model. Biogeosciences. 2010. V. 7, P. 1383–1399.

Bonan G.B., Pollard D., Thompson S.L. Effects of boreal forest vegetation on global climate. Nature. 2010. V. 359, P. 716–718.

Mamkin V., Kurbatova J., Avilov V., Ivanov D., Kuricheva O., Varlagin A., Yaseneva I., Olchev A. Energy and CO_2 exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. V. 265, P. 252-268.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЧВЕННО-ОСАДОЧНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ

Остроумов В. Е.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
v.ostroumov@rambler.ru

Аннотация: Рассматривается модель, описывающая образование почвенно-осадочных последовательностей за счет поступления на поверхность почвы континентального осадочного вещества и его трансформации в зоне влияния факторов почвообразования. На основании характеристик динамики интенсивности потока осадка, поступающего на поверхность почвы, и динамики скорости его почвообразовательной трансформации модель вычисляет распределение степени трансформации осадка в почвенно-осадочной последовательности. Модель может быть использована как основа для описания массопереноса, структурных превращений, образования и выветривания минеральных фаз и других процессов в почвах с учетом осадконакопления.

1. Введение

Выполнен анализ описаний разрезов континентальных осадочных толщ позднеплейстоценового и голоценового возраста и новейших отложений Колымской низменности и Приобского плато. Наряду со слабо дифференцированным осадочным материалом толщи содержат погребенные почвенные профили и часто венчаются современными дневными почвами. Профили с выраженными комплексами генетических горизонтов формировались в периоды стабилизации поверхности при малой интенсивности потока осадка, поступающего на поверхность почвы (**IS**). Напротив, в эпохи активного отложения осадка, когда значения **IS** были высокими, накапливался однородный, слабо дифференцированный осадочный материал. Результаты анализа подтверждают распространенную гипотезу о том, что почвенно-осадочные последовательности формировались в условиях осадконакопления с переменной скоростью на фоне изменяющихся биоклиматических условий.

Предлагается модель, которая описывает формирование почвенно-осадочных последовательностей в результате двух процессов: 1) поступление осадка на поверхность почвы с непостоянной во времени интенсивностью потока; 2) трансформация осадочного материала в верхних горизонтах под влиянием факторов почвообразования, скорость которой также изменяется во времени.

2. Описание модели

В модели под почвенно-осадочной последовательностью понимается комплекс слоев континентального осадочного материала, состав, строение и свойства которого в различной степени трансформированы при почвообразовании.

На основании показателей динамики интенсивности потока осадка, выпадающего на поверхность почвы, модель вычисляет изменения уровня поверхности на протяжении истории образования последовательности. Затем вычисляется распределение возраста осадка по глубине почвенно-осадочной последовательности. В массиве входных данных наряду с показателями динамики **IS** и динамики скорости трансформации задается диапазон глубины (**HD**) внутри почвенного профиля, в переделах которого происходит трансформация осадочного вещества под влиянием факторов почвообразования. Примером выбора диапазона глубины может быть положение активной части элювиального горизонта дерново-подзолистых почв с характерными глубинами залегания кровли (5-20 см) и подошвы (30-60 см). По заданным границам **HD** модель на основании данных о возрасте осадка находит распределение времени жизни (**LT**) осадочного вещества в пределах слоя **HD**. **LT** – показатель длительности экспозиции осадочного вещества в зоне влияния факторов

почвообразования. Под временем жизни в модели понимается временной отрезок от момента подхода частицы осадка к кровле слоя **HD** до момента ее выхода из слоя **HD** на глубине залегания его подошвы при поступлении осадка на поверхность почвы. На основании распределения времени жизни вдоль координаты глубины почвенно-осадочной толщи и по данным о скорости трансформации осадочного вещества внутри слоя **HD** модель вычисляет распределение степени трансформации осадочного вещества по глубине почвенно-осадочной последовательности.

В работе с моделью учитывается динамические характеристики показателей строения, состава и свойств материала почвенно-осадочных последовательностей. Не рассматриваются такие показатели, времена релаксации которых намного превышают время жизни осадка в почвенном профиле. Примером может быть степень окатанной зерен кварца в нейтральных почвах при относительно высокой интенсивности потока осадка, поступающего на поверхность. За короткое время жизни этот показатель не успевает заметно измениться. Также не рассматриваются показатели динамичных свойств почвы, время релаксации которых существенно меньше, чем **LT**. Здесь примером может служить влажность почв или состав растворимых солей, которые на протяжении времени жизни в десятки и более лет могут рассматриваться как постоянные величины.

3. Прямая и обратная задачи о накоплении и почвообразовательной трансформации осадка

Модель позволяет рассматривать прямую и обратную задачи о накоплении и почвообразовательной трансформации осадочного вещества при формирования почвенно-осадочных последовательностей.

Цель прямой задачи – нахождение распределения степени почвообразовательной трансформации осадка по глубине последовательности на основании показателей динамики интенсивности потока осадка, поступающего на поверхность почвы, и динамики скорости трансформации осадочного вещества в почвенном профиле.

На рисунке 1 показан пример кривой динамики интенсивности потока осадка, которая задается гармонической функцией.

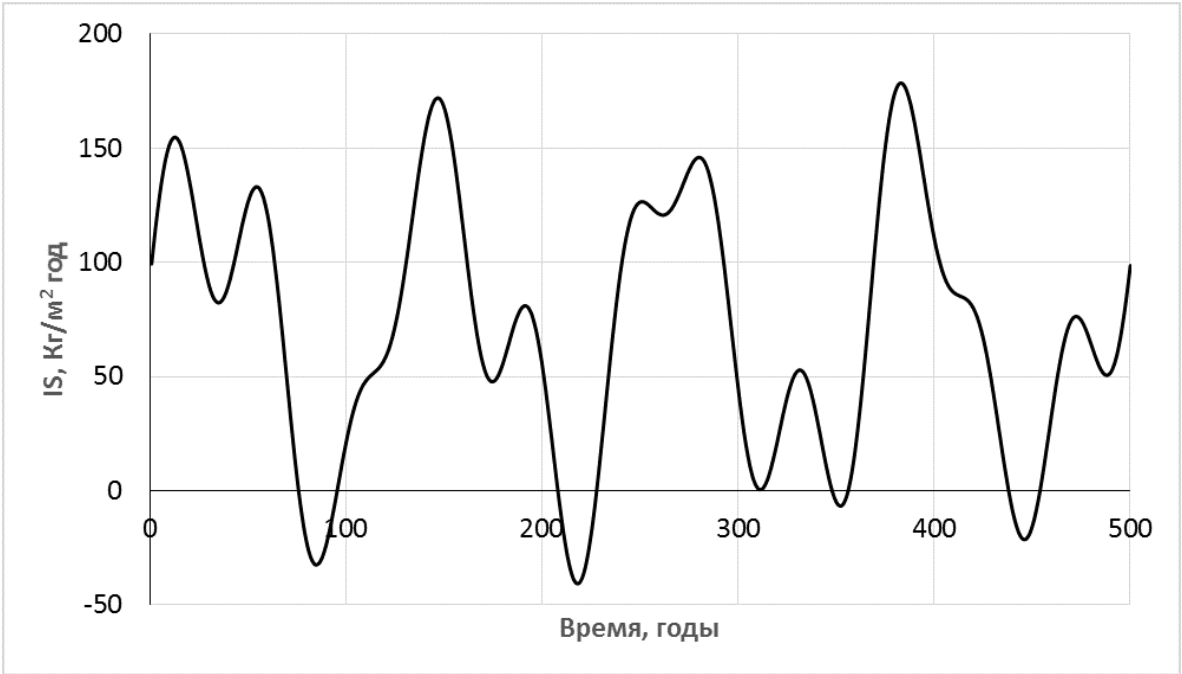


Рисунок 1 – Динамика интенсивности потока осадка (**IS**), поступающего на поверхность почвы при формировании почвенно-осадочной последовательности

Функции такого вида хорошо аппроксимируют распределение показателей свойств материала почвенно-осадочных толщ по глубине. Кроме того, они отражают циклическую картину динамики интенсивности потока осадочного материала. Коэффициенты функции позволяют изменять амплитудные, частотные и фазовые характеристики динамики потока осадка. Положительные значения интенсивности потока осадка соответствуют накоплению вещества на поверхности, а отрицательные – его выносу, то есть эрозионным этапам развития осадочной толщи.

В результате временного непостоянства интенсивности потока осадочного вещества, поступающего на поверхность, в разрезе осадочной толщи формируется ступенчатое распределение осадка по возрасту (рисунок 2).

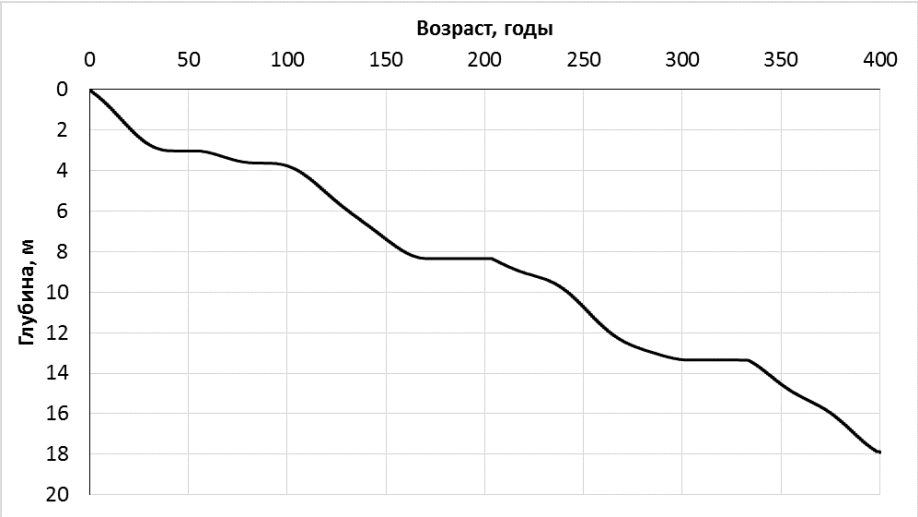


Рисунок 2 – Возраст материала почвенно-осадочной толщи

Выбор вида функции, аппроксимирующей кривую динамики **IS**, и значений ее коэффициентов позволяет получать как гладкие графики зависимости **LT** от глубины, так и формы, отражающие дискретный характер динамики осадконакопления.

После вычисления **LT** модель рассчитывает распределение степени трансформации осадка по глубине (рисунок 3), учитывая изменения биоклиматических условий через скорость трансформации осадочного материала в почвенном профиле.

Рисунок 3 – Степень почвообразовательной трансформации материала почвенно-осадочной последовательности

Обратная задача о накоплении и почвообразовательной трансформации осадочного вещества представляет собой поиск значений параметров динамки интенсивности потока осадка и динамики скорости трансформации по распределению измеренных значений показателей свойств и состава вещества в осадочной толще. Обратная задача решается подбором коэффициентов с приближением формы моделируемой кривой к измеренному распределению степени почвообразовательной трансформации осадка. В докладе рассмотрены два примера работы модели при решении обратной задачи о накоплении и почвообразовательной трансформации осадка.

4. Моделирование почвенно-осадочной последовательности по замерам оптической плотности осадочного материала

Первый пример – описание распределения оптической плотности материала почвенно-осадочной последовательности (Приобское плато). Рассмотрены данные о содержании органического углерода в осадке, погребенных и дневной почвах этой последовательности (32 пробы внутри 14-метрового фрагмента последовательности, данные М. И. Дергачевой и С. Ю. Пономарева, 2014), а также замеры оптической плотности материала этой последовательности (измерения в 464 точках). Линейная связь этих показателей характеризуется коэффициентом корреляции 0.92, так что распределение оптической плотности хорошо отражает положение зон с повышенным содержанием органического углерода. На рисунке 4 приведены относительные значения оптической плотности (точки - измеренные величины) и вычисленная степень трансформации материала почвенно-осадочной последовательности (сплошная кривая) Приобского плато. Эти данные показывают, что модель позволяет получить распределение степени почвообразовательной трансформации материала почвенно-осадочной толщи, близкое к измеренному.

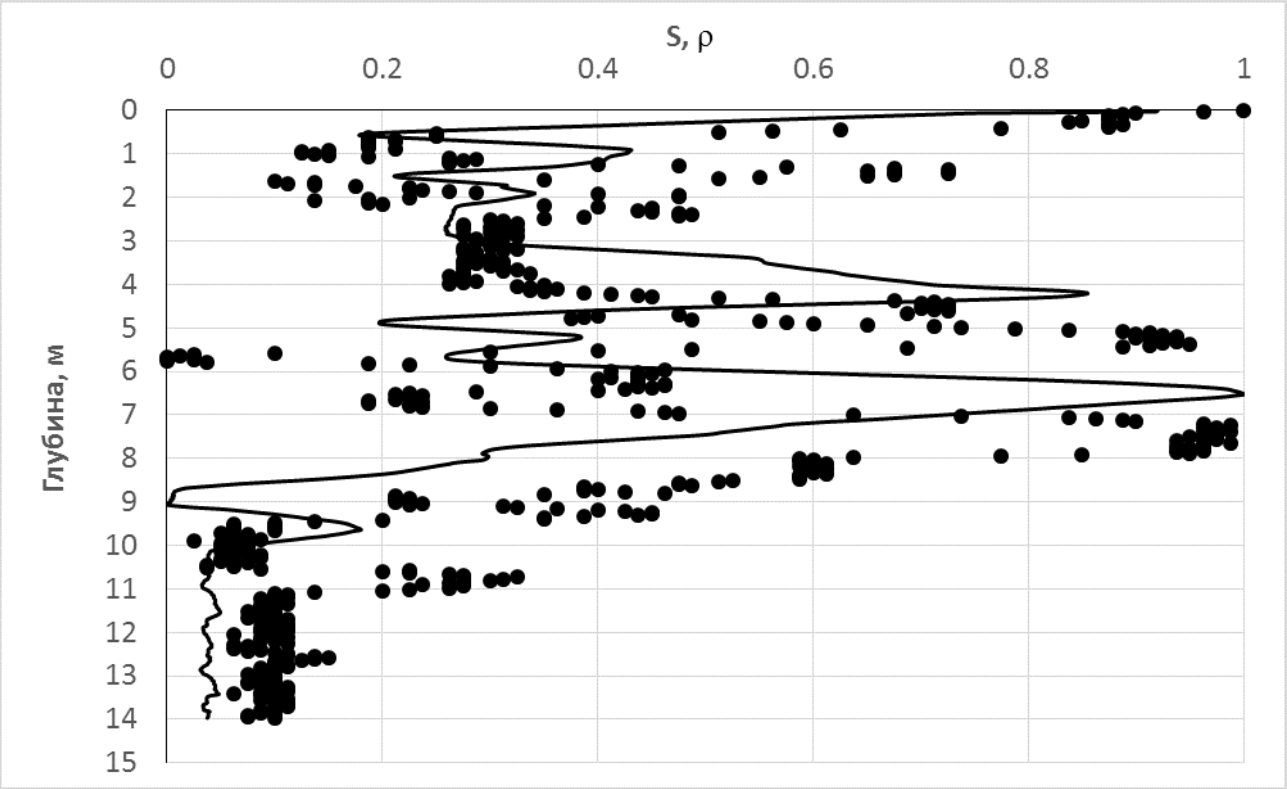


Рисунок 4 – Оптическая плотность (ρ, точки, измеренные значения в относительных единицах) и степень почвообразовательной трансформации (**S**, сплошная кривая, вычисленные величины в относительных единицах) материала почвенно-осадочной последовательности Приобского плато

5. Моделирование почвенно-осадочной последовательности по замерам магнитной восприимчивости осадочного материала

Второй пример – профиль магнитной восприимчивости осадочного вещества в почвенно-осадочной последовательности ледового комплекса (Колымская низменность). В сингенетических многолетнемерзлых осадках магнитная восприимчивость определяется содержанием двух магнитных фаз: магнетита и маггемита (Слагода,2014). В осадках Колымской низменности магнетит, будучи устойчивым в гипергенезе, наследуется от диоритов зоны осадочного питания в горном обрамлении низменности и контролирует фон магнитных свойств осадков. В отличие от магнетита широко представленный в ледовом комплексе маггемит формируется в обстановке перепадов окислительно-восстановительных условий в слое сезонного оттаивания почв (Alekseev et. al., 2003). Описан и другой, пирогенный механизм формирования новообразований маггемита при пожарах в тундровых и лесных почвах (Бабанин и др., 1995). Маггемит с течением времени накапливается в осадке, пока осадочный материал находится в зоне воздействия факторов почвообразования. После перехода осадка из слоя сезонного оттаивания в многолетнемерзлый горизонт содержание данного минерала в породе остается неизменным. Это позволяет использовать содержание маггемита, и, следовательно, магнитную восприимчивость в ее переменном компоненте, в качестве показателя для оценки степени трансформации осадочного вещества при почвообразовании в ледовом комплексе. На рисунке 5 представлены распределение магнитной восприимчивости материала почвенно-осадочной последовательности ледового комплекса (58 точек, каждая из которых представляет собой среднее значение по 12 замерам на соответствующей глубине) и распределение степени трансформации осадка при почвообразовании (сплошная кривая), вычисленной с помощью модели. Сходство вычисленной и измеренной кривых показывает, что результаты моделирования отражают историю формирования почвенно-осадочной толщи.

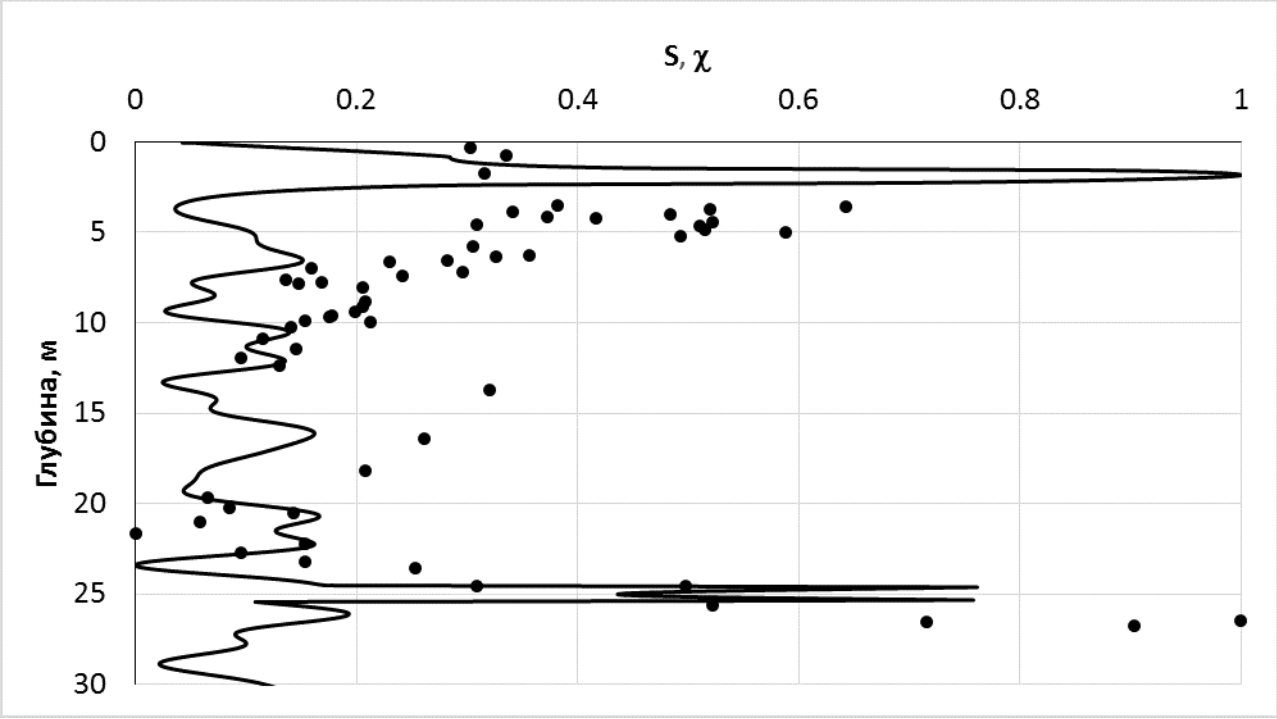


Рисунок 5 – Магнитная восприимчивость (χ, точки, измеренные значения в относительных единицах) и степень почвообразовательной трансформации (**S**, сплошная кривая, вычисленные величины в относительных единицах) материала почвенно-осадочной последовательности ледового комплекса, Колымская низменность

6. Заключение

Предлагается модель, которая описывает образование почвенно-осадочных последовательностей как результат накопления на поверхности почвы континентального осадка и его трансформации в зоне влияния факторов почвообразования. В модели как интенсивность осадочного потока, так и скорость почвообразовательной трансформации осадочного материала рассматриваются как переменные во времени величины. Модель позволяет решать прямую и обратную задачу о накоплении и трансформации осадка при формировании почвенно-осадочных последовательностей. Она дает возможность строить распределения показателей состава, строения и свойств материала почвенно-осадочных последовательностей по заданным показателям динамики интенсивности потока осадочного вещества, поступающего на поверхности почвы и динамики скорости трансформации осадка в зоне действия факторов почвообразования. Модель позволяет находить параметры динамики осадконакопления и скорости почвообразования на основании измеренных распределений показателей состава, строения и свойств материала почвенно-осадочных последовательностей. Она может быть использована для описания процессов массопереноса, структурных превращений, образования и выветривания минеральных фаз и других процессов в почвах с учетом осадконакопления.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме АААА-А18-118013190181-6.

Литература

Бабанин В.Ф., Трухин В.И., Карпачевский Л.О., Иванов А.В., Морозов В.В. Магнетизм почв. Ярославль, ЯГТУ, 1995, 223с.

Дергачева М.И., Пономарев С. Ю. Морфогенетические особенности почв с древними признаками почвообразования // Вестник Омского государственного университета, №6 (167), 2014, с. 207–2012.

Слагода Е.А., Курчатова А.Н. Термокарст и преобразование мерзлых толщ на рубеже неоплейстоцена – голоцена: структура, состав льдов и отложений таберированных комплексов. Отчет по программе фундаментальных исследований ОНЗ РАН №12. Тюмень, Институт криосферы Земли СО РАН, 2014, 34с.

Alekseev A., Alekseeva T., Siegert Ch., Ostroumov V., Gradusov B. Mineral Transformations in Permafrost Affected Soils, North Kolyma Lowland, Russia//Soil Science Society of America Journal, v.67, no.2, 2003, pp.596-605.

АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ОЦЕНКА БИОПРОДУКТИВНОСТИ ЭКОСИСТЕМ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ МЕТОДАМИ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ

С.Я. Пак, А.И. Абакумов

ФГБУН Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
packsa@iacp.dvo.ru

Аннотация: в работе представлена модель функционирования фитопланктона в толще воды. В численных решениях используются данные спутникового зондирования морской поверхности. Получено вертикальное распределение биомассы фитопланктона и годовой первичной продукции в нескольких регионах морей северо-западной части Тихого океана.

1. Введение

Стремительное развитие методов спутникового мониторинга позволило визуализировать распределение хлорофилла по поверхности Мирового океана. Тем не менее, многочисленные измерения *in situ* (O'Reilly et al., 1998; Finenko et al., 2005) свидетельствует о том, что основная биомасса фитопланктона довольно часто сосредоточена гораздо ниже приповерхностного слоя. В работе предлагается метод восстановления интегральной биомассы фитопланктона в пределах заданного географического объекта методами математического моделирования.

2. Объекты и методы

Схема исследования состоит из следующих шагов: получение спутниковых данных о морской поверхности; формирование математических моделей, реконструирующих численность фитопланктона в толще воды; оценка численности фитопланктона под единичной поверхностью.

Модель основана на концепции функции приспособленности (Полуэктов и др., 1980). Модельные уравнения описывают функционирование фитопланктона в зависимости от минеральных питательных веществ, освещенности и температуры воды. Эта стратегия моделирования основана на интерпретации функции относительной скорости роста как скорости роста сообщества фитопланктона. Спутниковая информация охватывает только верхний слой моря, и на ее основе модельное решение восстанавливает численность фитопланктона во всем объеме воды. Модель использовалась для оценки состояния биоресурсов некоторых регионов в морях северо-западной части Тихого океана – в Охотском море и в Японском море (Восточное море). Посредством численного решения модельной системы было реконструировано вертикальное распределение фитопланктона и хлорофилла было, а затем рассчитана динамика суточной и годовой первичной продукции. Для участка Охотского моря в районе Западно-Камчатского шельфа был проведен сравнительный анализ модельных объемов репродукции фитопланктона в зависимости от зимних гидрологических условий, в частности, в 2015 и в 2016 году. Последние отнесены по типизации ряда признаков (ледовитость, поверхностная температура) к наиболее теплому и наиболее холодному за период с 1972 по 2016 год (Лучин, Круц, 2016).

3. Полученные результаты и выводы

Полученный расчёт модельных показателей первичной продукции в Японском море сравним с аналогичными исследованиями, опубликованными в печати (Fu et al., 1998). Такой результат свидетельствует в пользу пригодности модельного подхода для построения

прогнозных оценок общей биомассы и первичной продукции в любом географическом районе, доступном для спутниковой обработки.

Пространственное распределение интегральной массы хлорофилла в пределах наблюдаемого участка Охотского моря, представленное на рисунке 1, демонстрирует превосходство объемов репродукции при низких температурных условиях. Пространственные участки с высокой плотностью массы хлорофилла, полученные в результате решения модельной системы, совпадают с ее распределением, построенным в ходе анализа контактных проб («Мониторинг состояния…», 2015).

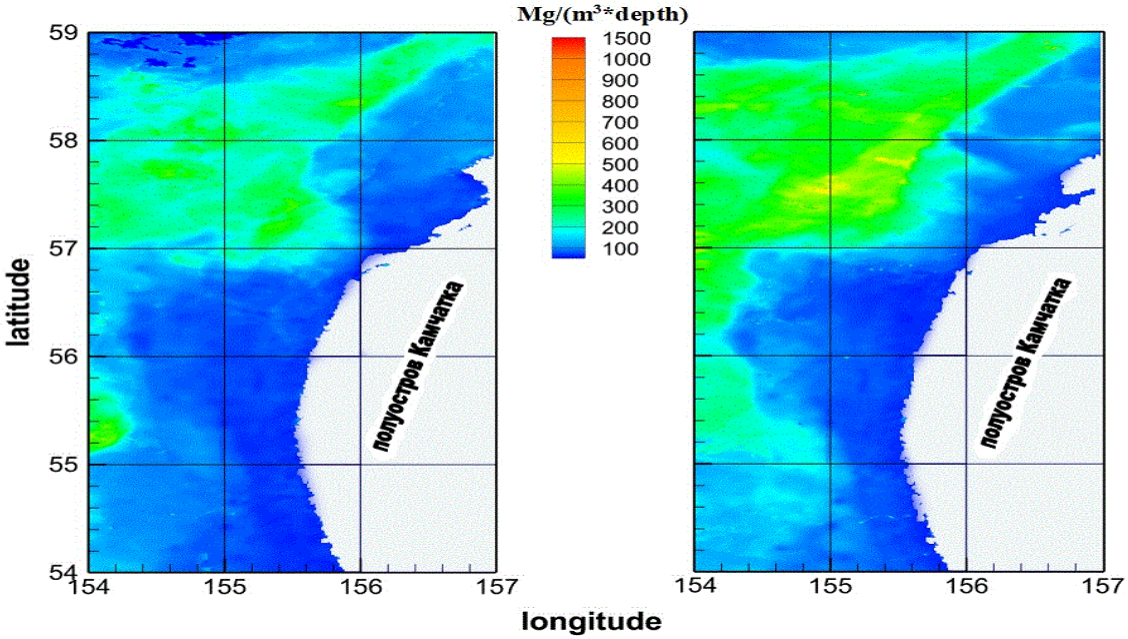


Рисунок 1 – Пространственное распределение интегральной массы хлорофилла в июне 2015 (слева) и 2016 (справа) года.

Авторы выражают благодарность Центру регионального спутникового мониторинга окружающей среды и Лаборатории компьютерной графики Института автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук (Владивосток, Россия).

Работа поддержана грантом 18–01–00213 Российского фонда фундаментальных исследований.

Литература

Finenko, Z., Churilova, T., Lee, R.: Dynamics of the Vertical Distributions of Chlorophyll and Phytoplankton Biomass in the Black Sea. Oceanology. 2005. V. 45(1), P. 112–126.

Fu G., Baith K. S., McClain C. R.SeaDAS: The SeaWiFS Data Analysis System // Proceedings of the 4th Pacific Ocean Remote Sensing Conference. Qingdao, China. 1998. P. 73-79.

O'Reilly, John, E., Zetlin, C.: Seasonal, horizontal, and vertical distribution of phytoplankton chlorophyll a in the Northeast U.S. Continental Shelf Ecosystem. Seattle, WA, NOAA/National Marine Fisheries Service. 1998. NOAA Technical Report NMFS, 139.

Лучин В.А., Круц А.А. Характеристики ядер водных масс Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 204–218.

Мониторинг состояния окружающей среды на Западно-Камчатском лицензионном участке в 2015-2016 гг.: информ. бюл. Красноярск - Петропавловск-Камчатский. 2015. 376 с.

Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А. Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 286 с.

Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морський екологічный журнал. 2009. Т. 8, № 1. С. 81-106.

АТМОСФЕРНЫЕ ВЫПАДЕНИЯ СВИНЦА: РЕКОНСТРУКЦИЯ ПО ВЕРХОВОМУ ТОРФЯНИКУ VS МОДЕЛЬНЫЕ РАСЧЕТЫ И БИОМОНИТОРИНГ

Пампура Т.В.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
pampura@mail.ru

Аннотация: На основе послойного анализа датированного разреза верхового торфа реконструирована 5400-летняя история атмосферных выпадений свинца в южной части Валдайской возвышенности. Для периода 1900–2013 гг. оценено влияние модели датирования торфа на результаты реконструкции выпадений. Реконструированные выпадения сравнивали с модельными расчетами МСЦ-Восток и данными биомониторинга по мхам и архивным гербариям южной Швеции.

Целью нашей работы было сравнение временной реконструкции атмосферных выпадений свинца, основанной на анализе датированного разреза верхового торфа, с расчетами атмосферных выпадений на основе учета возможных источников эмиссии металлов и метеорологической модели их воздушного транспорта, а также с результатами биомониторинга атмосферных выпадений и анализа архивных гербариев.

Объект исследования — верховое болото Старосельский Мох, Тверская область (56.47588°с.ш., 33.04627°в.д.). Максимальная глубина — 5.5 м (возраст около 9800 лет ВР), мощность верхового торфа — примерно 3.6 м (5400 лет ВР). Потенциальные местные источники антропогенного свинца — автотранспорт и добыча бурого угля (1948–1996 гг.) в г. Нелидово в 40 км от болота, терриконы до сих пор находятся в районе заброшенных шахт.

Концентрацию Pb в образцах торфа определяли на приборе QICP-MS NexION 300D после озоления и полного разложения в смеси HF и HNO_3.

Реконструкция истории атмосферных выпадений свинца была сделана на основе трех моделей датирования. Две из них (охватывающие последние 100 лет) были основаны на ^{210}Pb: модель линейной регрессии (LRM) и модель Constant Rate of ^{210}Pb Supply (CRS) (Appleby, 2001). Третья, использованная для датирования всей толщи торфа, — байесовская модель Bchron (Parnell, Haslett, 2008), построенная по шести радиоуглеродным датам ^{14}C (AMS) и четырем датам ^{210}Pb (LRM) (рисунок 1).

Согласно реконструкции, до-антропогенные (200–3400 лет до н.э.) выпадения Pb составляли 0.017±0.004 (SE) мг·м$^{-2}$·год$^{-1}$. Максимальные выпадения свинца наблюдались в 30–70-е годы XX века, а затем начали уменьшаться. Модели Bchron и LRM дали более узкий интервал времени максимальных выпадений Pb (Bchron: 1938–1978, LRM: 1936–1974), чем модель CRS (1924–1979) (рисунок 2). Согласно Bchron, максимальные выпадения Pb имели место в 1960 году и превысили до-антропогенный фон примерно в 1600 раз. Две другие модели дали схожие между собой результаты – максимальное превышение над фоном по LRM составило 1250 в 1954 г., а по CRS – 1260 раз в 1955 г. В 2012 году выпадения превышали средние до-антропогенные в 64 (Bchron), 86 (LRM) и 89 (SRC) раз.

Для исследуемого района Метеорологическим синтезирующим центром «Восток» были выполнены расчеты выпадений свинца на основе учета возможных источников эмиссии и модели воздушного транспорта (Ilyin et al., 2012). Результаты нашей реконструкции близки к выпадениям по модели МСЦ-Восток для периода 1990–1997 гг., но превышают (по Bchron) модельные выпадения в 1.5–2.2 раз в 2000–2012 гг. Расхождения могут быть связаны с недооценкой моделью эмиссии Pb, в частности ветрового подъема пыли с терриконов, а также усреднением выпадений по квадратам расчетной сетки 50x50 км.

Реконструированные нами выпадения хорошо согласуются с результатами биомониторинга атмосферных выпадений (Danielsson, Karlsson, 2016) и анализа архивных гербариев (Rühling, Tyler, 1968) южной Швеции в период 1924 по 1990 гг. Однако в 1873–

1902 гг. выпадения в Швеции (по данным гербариев) превышали наши реконструкции в 5–9 раз, а период 1995–2012 гг. (биомониторинг) были ниже примерно в 2 раза (рисунок 2).

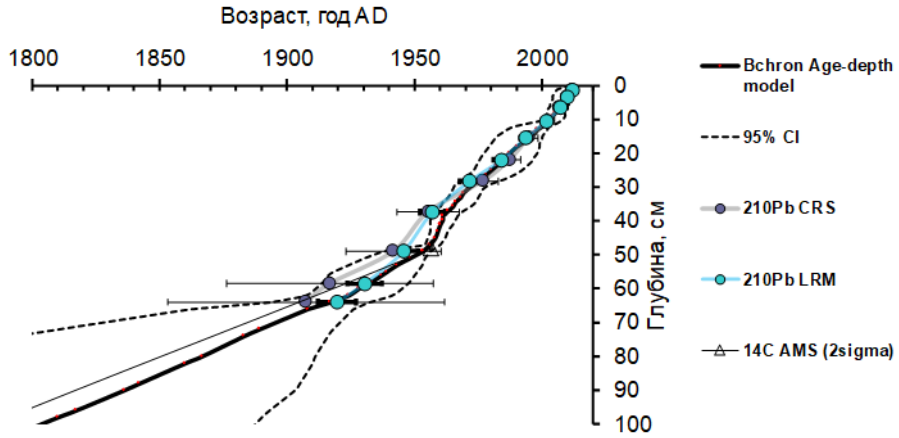


Рисунок 1 – Сравнение моделей датирования торфа: Bchron, Constant Rate of Supply (CRS) и Linear Regression Model (LRM). Показаны средние значения и стандартные ошибки датировок. 95% CI – 95% доверительный интервал модели Bchron

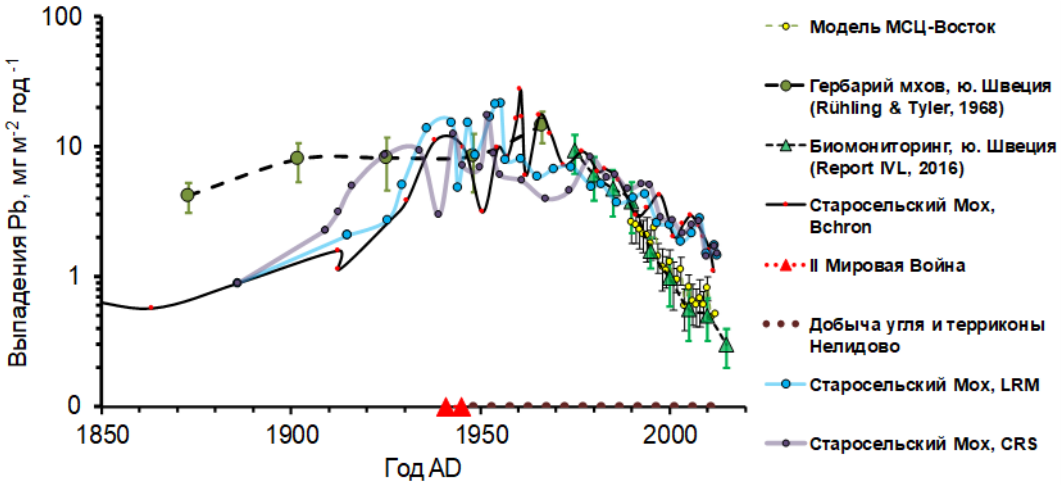


Рисунок 2 – Сравнение атмосферных выпадений Pb, реконструированных по торфу болота Старосельский Мох, с модельными расчетами (МСЦ-Восток), данными биомониторинга и реконструкциям выпадений по архивным гербариям мхов южной Швеции

Работа поддержана грантом РФФИ №18-05-01115а.

Литература

Appleby P.G. Chronostratigraphic techniques in recent sediments // Tracking Environmental Change Using Lake sediments. 2001. V. 1. P. 171-203.

Danielsson H., Karlsson G.P. // Rapport C 204 - Metaller i mossa 2015. © IVL Svenska Miljöinstitutet. 2016. https://www.ivl.se/download/18.76c6e08e1573302315f20e/1474381195136/C204.pdf

Ilyin I., Rozovskaya O., Varygina M., Aas W., Uggerud H.T., Mareckova K., Wankmueller R. Long-term Changes of Heavy Metal Transboundary Pollution of the Environment (1990-2010) // EMEP Status Report 2/2012. 2012. http://www.msceast.org/index.php/reports.

Parnell A.C., Haslett J., Allen J.R.M., Buck C.E., Huntley B. A flexible approach to assessing synchroneity of past events using Bayesian reconstructions of sedimentation history // Quaternary Science Reviews. 2008. V. 27. P. 1872–1885.

Rühling Å., Tyler G. An ecological approach to the Pb problem // Botaniska Notiser. 1968. P.321–342.

БИОКЛИМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ РОССИИ

Парфенова Е.И., Чебакова Н.М.

Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
lyeti@ksc.krasn.ru

Аннотация: в работе рассматривается зависимость распределения плотности населения России от климатического потенциала – теплоресурсов и суровости зимних условий. Полученная зависимость позволяет спрогнозировать тенденции в динамике миграции трудовых ресурсов.

1. Введение

Климатический потенциал территории определяет не только продуктивность природных экосистем и урожайность агросистем, но и условия жизнедеятельности человека (Заболотник, 2010; Исаченко, 2003). Нашей задачей было найти количественную зависимость плотности населения России от ведущих климатических показателей, характеризующих энергетический потенциал территории и суровость зимних условий.

2. Объекты и методы

Данные по плотности населения России были получены в виде шейп-файла из интернет-ресурса (http://gisgeo.org/index.php?id=7#soceconom), растеризованы и импортированы в программу TerrSet. Климатические слои сумм температур теплого периода и сумм температур холодного периода для современного климата были созданы нами путем интерполяции данных метеостанций. Используя процедуру MULTIREG программы TerrSet 18.21, мы провели сопряженный анализ: в качестве зависимой переменной была плотность населения, а независимыми были суммы температур теплого (выше 5 градусов, $ГДД_5$) и холодного периодов.

3. Результаты

Мы получили множественную линейную регрессию, связывающую плотность населения с климатическими факторами:
Плотность (чел/км^2) = 7.0 + 0.012* $ГДД_5$ + 0.003*$ДД_0$; n = 2688; R = 0.34; F (2, 2686) = 175.56; где –$ГДД_5$ и $ДД_0$ – суммы градусо-дней, соответственно, теплого и холодного периодов.
На рисунке (1Б) показано распределение плотности населения России, рассчитанное по уравнению (1).

4. Обсуждение

Полученная нами регрессионная зависимость имеет низкий коэффициент детерминации, что, прежде всего, объясняется более весомыми для человека, чем климат, факторами при принятии решения о выборе места поселения – экономическими, социальными, культурными; на территории России также большую роль играет фактор отдаленности от крупных административных центров и транспортная доступность. Тем не менее, при сравнении с картами, отражающими плотность населения по административному делению (рисунок 1А), наша карта более объективно отражает размещение населения для административных объектов, имеющих большое субдолготное протяжение (Красноярский край) или большую территорию со сложным горным рельефом (Республика Саха). Оптимизация полученной регрессии на базе более детальных исходных данных по плотности населения (уровня муниципальных образований), возможно, улучшит статистические показатели нашей зависимости.

Только биоклиматическая зависимость дает нам возможность прогнозировать изменение емкости экологической ниши человека по Исаченко (экологический потенциал ландшафта) по климатическому фактору при прогнозных изменениях климата (Parfenova et al., 2019).

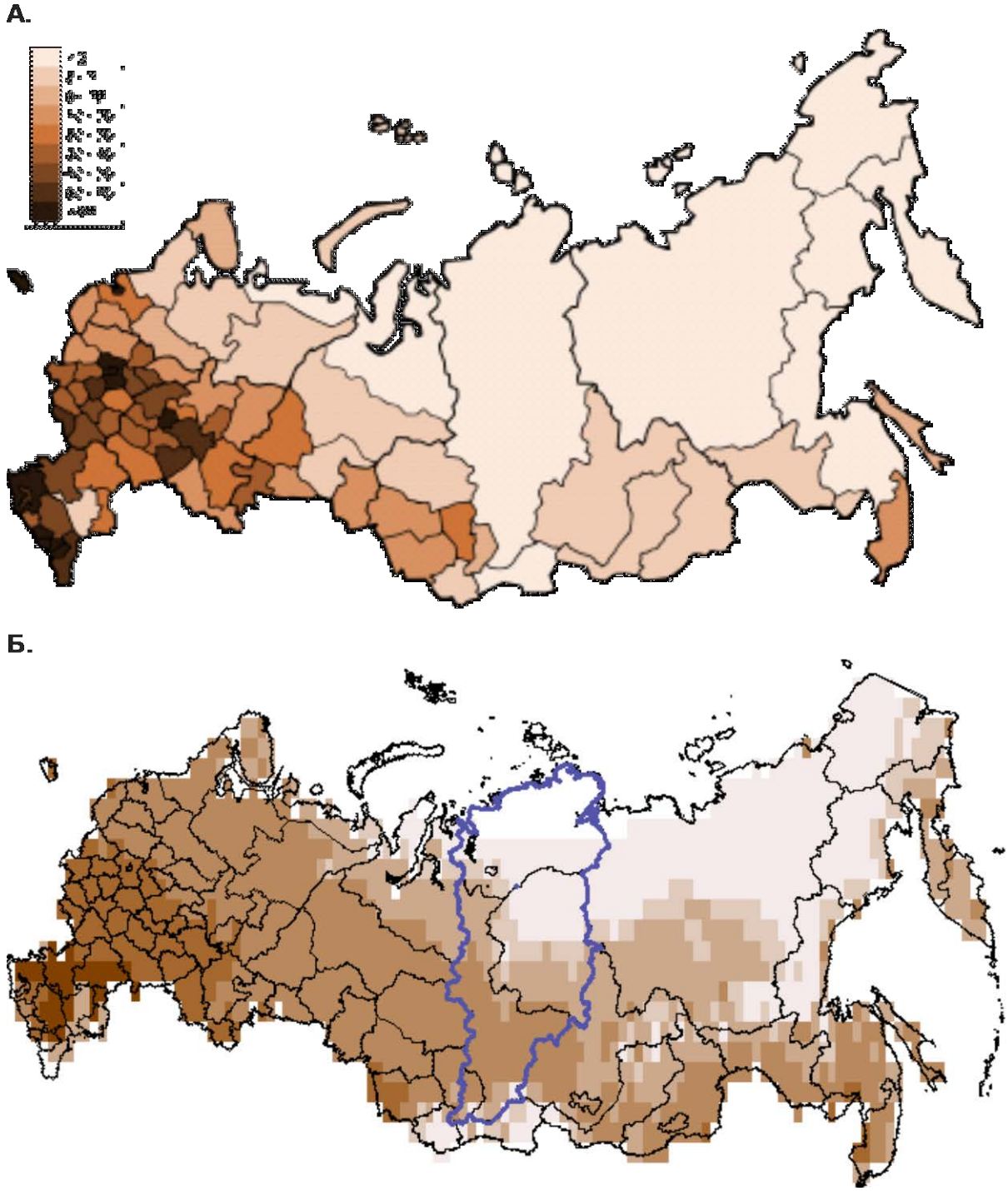


Рисунок 1 – Распределение плотности населения по территории России: А – Интернет – ресурс (https://upload.wikimedia.org/commons/thumb/archive/3/38/20190319204627%21Federal_subjects_of_Russia_by_ population_dencity.svg/120px-Federal_subjects_of_Russia_by_population_dencity.svg.png); Б – смоделированное по биоклиматической зависимости от годовых сумм тепла и холода

Литература

Заболотник С.И. Суровость климатических условий на территории России/ География и природные ресурсы. 2010, N 3, с. 69-74.

Исаченко А.Г. Введение в экологическую географию. 2003. Издательство С.-Петербургского университета. 192 с

Parfenova E.I., Tchebakova N.M., Soja A.J. 2019. Assessing landscape potential for human sustainability and 'attractiveness' across Asian Russia in a warmer 21st century/ Environ. Res. Lett. 14 (2019) 065004 https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab10a8

ЭКСЦЕССЫ РИСКОВ ПАЛЕОБИОЗАГРЯЗНЕНИЙ ЛАНДШАФТОВ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ

Перевертин К.А.[1], Васильев Т.А.[2]

[1]*Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия*
perevertink@mail.ru
[2]*Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, Россия*

Аннотация: Деградация ледников и почв криолитозоны («вечной» мерзлоты) при глобальном потеплении определяет вызовы палеобиотического характера. Кроме трансформации плейстоценовой биоты с выделением парникового метана, многие вредные организмы, ранее находившиеся в биосферной изоляции, при выходе из криобиоза сохраняют жизненные функции. Метод геометрической стратификации позволяет географически определить зоны риска.

Подобно тому, как весеннее снеготаяние в мегаполисе кратно увеличивает объёмы подлежащих утилизации загрязнений, латентно присутствовавших в зимнее время, планетарное потепление также неизбежно детерминирует ряд серьёзных проблем (вызовов). Особую тревогу представляет выход из криобиоза высокопатогенных вредных организмов. Объективно ускорившиеся процессы глобального потепления приводят к масштабным процессам деградации ледников и почв криолитозоны («вечной» мерзлоты). Ландшафтно-климатические изменения способны активизировать палеобиоту, ранее находившуюся в биосферной изоляции. Наряду с CO_2 серьёзную угрозу действительно глобального масштаба при «таянии тундры» представляет эмиссия метана CH_4, образующегося при трансформации огромных запасов плейстоценовой биогенной органики ранее «законсервированной» в вечной мерзлоте. Этот газ более чем на порядок «эффективнее» CO_2 по вкладу в парниковый эффект и вполне реальной представляется угроза возникновения значимого контура положительной обратной связи в процессе катастрофического сценария потепления (Перевертин, 2018).

Впрочем, биота «мамонтового периода» может дойти до нас и непосредственно в живом виде (Shatilovich et al., 2018). В пробах почв криолитозоны соответствующего возраста (32 и 42 тыс. лет) в Якутии (низовья р. Колыма и р. Алазея) были обнаружены самки нематод в состоянии криобиоза. При размораживании в лабораторных условиях в Институте физико-химических проблем почвоведения они восстановили функции передвижения и питания, что послужило поводом для резонансных сообщений в ряде СМИ даже федерального уровня. Например: «Гости из прошлого: учёные оживили древних червей» //Российская газета, 27 июля 2018 г. Конечно важно, что нематоды относятся к животным, но среди «оттаявших» особей не отмечены высокопатогенные гельминты. В определённой мере это корреспондируется с результатами мониторинга по палеонематофауне Заилийского Алатау казахстанского академика А.О. Сагитова (Сагитов и др., 2018). Рабдитиды и цефалобиды – модальное представление нематофауны «доледниковых альпийских лугов» нынешнего Тянь-Шаня.

Впрочем, для более простых организмов криобиоз достаточно давно известен, например, споры бактерий сохраняют жизнеспособность миллионы лет.

Очень тревожным прецедентом является эпизоотия сибирской язвы на Ямале в 2017 г., когда аномально жаркое лето с активизацией таяния мерзлоты привело к падежу десятков тысяч голов северного оленя. Вспышка эпизоотии *Rangifer tarandus* представляла(ет) реальную угрозу трансформации в эпидемические процессы. Сейчас невозможно определить в каких слоях почвы был «законсервирован» возбудитель болезни – периода плейстоцена или голоцена, но это и непринципиально в формате оценки потенциального паразитарного загрязнения почв (ландшафтов) (Рисунок 1). В качестве метрики оценки риска нами

использовался метод геометрической стратификации (Перевертин, Козлов, 2018). Наложение слоёв от административных (границы улусов) до пастбищных зон носителей трансмиссивных инфекций и почвенных показателей деградации криолитозоны позволяет не только определить зоны риска палеобиозагрязнений, но и ранжировать их.

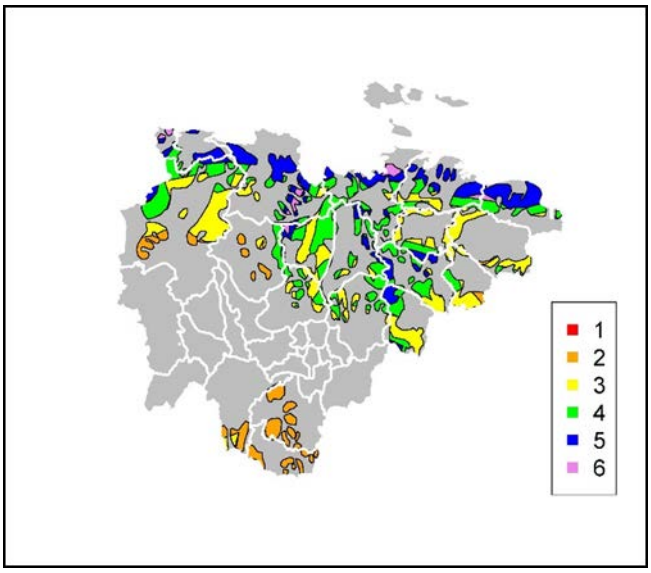


Рисунок 1 – Оценка зон риска актуализации палеобиозагрязнений по Саха(Якутии) при деградации криолитозоны - оттаивании «вечной» мерзлоты (балл наивысшего риска – 1 красный цвет, -- п-в Ямал , в разрешении данной картограммы не обозначен)

Ландшафтно-климатические изменения способны активизировать палеобиоту ранее находившуюся в биосферной изоляции. Особую опасность представляет выход из криобиоза высокопатогенных вредных организмов. Математический метод геометрической стратификации позволяет ранжировать риски палеобиозагрязнений почв. Детоксикация агроландшафтов в ряде случаев может оказаться не только технологически-проблематичной (паразитические фитонематоды), но и неразрешимой (оттаивание стихийных скотомогильников сибирской язвы *Bacillus antracis* с необходимостью агроландшафтного отчуждения загрязнённых земель.

Литература

Перевертин К.А. Некоторые фитосанитарные аспекты деградации почв агроландшафтов России в условиях климатических изменений //Национальный доклад «Глобальный климат и почвенный покров России: оценка рисков и эколого-экономических последствий деградации земель. Адаптивные системы и технологии рационального природопользования (сельское и лесное хозяйство)» (под редакцией А.И. Бедрицкого). М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, ГЕОС - 2018. С. 182-185

Перевертин К.А., Козлов Д.Н. Учёт паразитарного загрязнения почв в формате внедрения АЛСЗ (Адаптивно-ландшафтных систем земледелия) //Труды Центра паразитологии, - 2018, том L, М.: Товарищество научных изданий КМК, С.192-195

Сагитов А.О., Перевертин К.А., Васильев Т.А. Климатические детерминанты фитосанитарной деградации агроландшафтов - от расширения ареалов вредных организмов до актуализации палеобиозагрязнений почв // В кн.: Материалы международной научной конференции «Становление и развитие науки по защите и карантину растений в Республике Казахстан», Алматы, 6 декабря 2018, КазНИИЗКР, С. 530-535.

Shatilovich, A.V. Tchesunov, T.V. Neretina, I.P. Grabarnik, S.V. Gubin, T.A. Vishnivetskaya, T.C. Onstott, E.M. Rivkina E.M. Viable nematodes from late Pleistocene permafrost of the Kolyma river lowland //Doklady Akademii Nauk, 2018, Vol. 480, №2, p.p. 253–255.

СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *DAREVSKIA DAHLI, D. ARMENIACA* И ИХ РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ *D. VALENTINI, D. PORTSCHINSKII* И *D. MIXTA* НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА КОМПЛЕКСА МОДЕЛЕЙ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Петросян В.Г.[1], Осипов Ф.А.[1], Бобров В.В.[1], Даниелян Ф.Д.[2], Аракелян М.С.[2]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*
petrosyan@sevin.ru
[2]*Ереванский Государственный университет, Ереван, Армения*
arakelyanmarine@gmail.com

Аннотация: Представлены результаты сравнительного анализа экологических ниш двух партеногенетических и их двуполых родительских видов на основе моделей пространственного распределения видов (ПРВ) и экологических ниш (ЭН). Показано, что созданные модели ПРВ на основе методов максимальной энтропии и ЭН на основе главных компонент с использованием биоклиматических, топографических и ландшафтных переменных позволяют выявить сходства, перекрытия и различия экологических ниш близкородственных видов.

1. Введение

Знания о географическом распределении партеногенетических и их двуполых родительских видов скальных ящериц рода *Darevskia* важны для понимания различных аспектов биологии и экологии видов в рамках теории сетчатой эволюции. Определение потенциальных ареалов видов в связи с ростом влияния и скорости антропогенного воздействия, вызванного интенсивными темпами строительства дорог, линий электропередач, вырубкой лесов, постройкой жилых сооружений в горных условиях, а также глобальными изменениями климата, имеет первостепенное значение для изучаемых видов ящериц. Поскольку терморегуляция у рептилий в основном осуществляется за счет тепловых факторов внешней среды, то скальные ящерицы являются чувствительной моделью для изучения изменений климата. Кроме того, актуальная база данных зарегистрированных локалитетов ящериц является основой для экологического моделирования и построения прогнозов потенциальных ареалов в условиях антропогенных и климатических изменений. Несмотря на определенные успехи в изучении механизмов однополого размножения (происхождения и эволюции партеногенеза у рептилий, установления клонального разнообразия в популяциях партеногенетических видов с применением гипервариабельных генетических маркеров) для многих партеногенетических (*D. dahli, D. armeniaca*) а также родительских (*D. valentini, D. portschinskii, D. mixta*) видов нет четкого представления о границах их ареалов и видоспецифических параметров среды, определяющих область их распространения. На данный момент, основные требования видов, предъявляемые к параметрам среды обитания, представлены в общем виде.

Цели нашего исследования: (1) создать карты потенциального распределения скальных ящериц; (2) выявить биоклиматические, топографические и ландшафтные переменные, определяющие их потенциальные ареалы; 3) установить сходства и различия экологических условий обитания партеновида и родительских двуполых видов.

2. Материалы и методика исследований

На основе изучения музейных образцов, литературных источников и собственных полевых данных мы разработали растрово-векторную базу данных (938 мест находок) и создали подробную карту географического распределения изучаемых видов в Закавказье и Малой Азии (Petrosyan et al., 2019). Интегрированная база данных, включающая векторные слои мест находок видов, 3D-модели рельефа и растровые слои ключевых абиотических

факторов среды позволили создать модели пространственного распределения видов (ПРВ) с использованием метода максимальной энтропии (Phillips et al., 2006) и экологических ниш (ЭН) на основе метода главных компонент (Di Cola et al., 2017).

3. Результаты и обсуждение

Созданная интегрированная база данных, включающая точки находок и растровые биоклиматические, топографические и ландшафтные переменные позволили построить потенциальные зоны распространения партеногенетических и их родительских видов, а также оценить ширину реализованных ниш, их перекрывание, сходство и сдвиги во всем пространстве предикторных переменных. Новые данные существенно дополняют знания о распространении изучаемых партеновидов и их родительских двуполых видов в Закавказье и Малой Азии. Для каждого вида выделены наиболее важные предикторы, которые ограничивают их распространение вне зон толерантности. Высокие показатели пригодности моделей от 91.5 до 97 % по индексу Бойса (Di Cola et al., 2017) для всех видов позволяют утверждать, что нами были охвачены наиболее важные факторы среды, определяющие экологические ниши. Анализ подтвердил тесную связь партеногенетического вида *D. armeniaca* с лесными, степными и антропогенно-трансформированными местообитаниями, которые характерны для «материнского» вида *D. mixta,* а так же с лесными и горно-луговыми местообитаниями в субальпийской зоне «отцовского» вида *D. valentini*. Сравнительный анализ также показал, что *D. dahli* заселяет горные луга более эффективно, чем родительские виды. *D. dahli* в горных степях использует биотопы такие же, как и «отцовский» вид *D. portschinskii*, но более активно, чем «материнский» *D. mixta*. Кроме этого, в отличие от родительских видов, *D. dahli* также использует урбанизированные биотопы. Пригодные местообитания *D. mixta* определяются высотой, характерной для горных лесов, высокой влажностью, наименьшим колебанием влажности, низким значением скорости ветра и низкой солнечной радиацией. Прогнозные местообитания *D. valentini* характеризуются наивысшим положением в рельефе в зоне субальпийских лугов, низкой температурой сухого периода года, низкими годовыми осадками, низкими осадками теплого периода года и высокой солнечной радиацией. Показано, что предпочитаемые местообитания *D. armeniaca* и *D. dahli* для 50 % переменных среды характеризуются промежуточными значениями по сравнению с их родительскими видами. Выявлено, что центроид ниши «материнского» для обоих партеновидов двуполого вида *D. mixta* по высоте над у.м. расположен в лесной зоне (1351±45 м), ниже, чем *D. armeniaca* (1719±51 м), но выше, чем *D. dahli* (1236±29 м). Центроиды *D. valentini* «отцовского» вида для *D. armeniaca* характеризуются высоким расположением в рельефе (2247±73 м), а «отцовского» вида *D. portschinskii (*1083±23 м), ниже чем у «дочернего» *D. dahli*. Установлено, что ареалы партеновидов более похожи на «отцовские» виды, чем на «материнские».

Установлено, что модели ПРВ достаточно точно позволяют прогнозировать потенциальные местообитания этих видов, а модели ЭН позволяют анализировать разделение ниш видов с использованием данных о присутствии с гарантированной высокой точностью и набором климатических, топографических и ландшафтных переменных с разрешением ~90 м (3s). Результаты ценны для содействия будущим исследованиям и могут использоваться для ориентации природоохранных организаций и лиц, принимающих решения, по сохранению наиболее важных местообитаний изучаемых видов.

Работа поддержана грантами РФФИ № 18-34-00361 и № 17-00-00427.

Литература

Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F.T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D., Dubuis, L. Pellissier, R.G. Mateo, W., Hordijk, Salamin N. & A. Guisan. EcoSpat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. – Ecography, 2017, **40,** pp 1–14.

Petrosyan, V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Danielyan F.D. & M.S. Arakelyan (2019): New records of *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) (Squamata, Sauria, Lacertidae) from Armenia and updated geographic distribution maps. – Check List, 2019, **15, pp.** 21–31.

Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. - Ecol. Model. 2006, 190, pp. 231–259.

АНАЛИЗ ДАННЫХ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И АЗОТА В ЛЕСНЫХ ПОЧВАХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОДЕЛИ Romul_Hum

Припутина И.В.[1], Фролов П.В.[1], Быховец С.С.[1], Чертов О.Г.[2]
[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*
[2]*Бингенский политехнический университет, Бинген, Германия*
irina.priputina@gmail.com; ximikadze@gmail.com; s_bykhovets@rambler.ru; oleg_chertov@hotmail.com

Аннотация: Представлены результаты тестирования почвенной модели Romul_Hum в рамках задач оценки динамики органического вещества (ОрВП) и азота в лесных почвах. Показана чувствительность Romul_Hum к начальным почвенным условиям и характеристикам фракций опада в разных типах леса.

Современные почвенные модели рассматривают преимущественно процессы минерализации, связанные с микробным гетеротрофным дыханием, но практически не учитывают эффекты, связанные с жизнедеятельностью почвенной фауны. Новый подход к моделированию динамики ОрВП реализован в модели Romul_Hum (Komarov et al., 2016, Chertov et al., 2017a, Chertov et al., 2017b) и основан на существовании определенных стехиометрических отношений между процессами с участием почвенной биоты, приводящими к образованию разных фракций ОрВП. Romul_Hum связывает разложение наземного и корневого опада фитоценозов с количественным описанием пищевых (трофических) цепочек почвенной биоты, что представляет собой важный шаг на пути к количественному описанию ее роли в эмиссии CO_2 и стабилизации ОрВП. Также модель позволяет моделировать динамику пулов азота (N) в органических и минеральных горизонтах почв, включая оценки азота, доступного растениям.

1. Имитационные сценарии и входные данные

Для тестирования модели Romul_Hum были использованы почвенные, геоботанические и климатические данные, полученные в разные годы на территории Приокско-Террасного заповедника (ПТЗ). Имитировалось естественное (без рубок ухода) развитие сосновых и березовых древостоев, формирующихся при зарастании лесом заброшенных с-х земель или сплошных вырубок, что соответствует условиям формирования и функционирования лесных биогеоценозов на территории ПТЗ после введения заповедного режима в 1945 г. (Оценка, 2000). Рассмотрены три варианта начальных почвенных условий, типичных для ПТЗ и отличающихся по эдафическим и физико-химическим условиям (Фридланд, 1955, Золотарева и др., 1983; Иванов и др., 2006; и др.).

Сценарии растительных опадов отражают рост чистых сосновых древостоев для двух вариантов напочвенного покрова – зеленомошный и кустарничково-зеленомошный, типичных для ПТЗ на момент начала заповедного режима. В зеленомошном типе леса вклад мхов в ежегодный опад минимален в сравнении с опадом древесного яруса (Ремезов, Погребняк, 1965), что позволяет не учитывать его в расчетах. В кустарничково-зеленомошном типе леса учитывался напочвенный и корневой опад кустарничков: брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и черники (*Vaccinium myrtillus*). Количественные оценки поступления опада кустарничкового яруса выполнены с использованием модели CAMPUS-S (Фролов, Зубкова, 2017).

Данные по динамике поступления в почвы фракций опада древостоя получены на основе моделирования роста соответствующих типов древостоев в модели EFIMOD. Начальный возраст древостоя (20 лет) выбран с учетом среднего возраста сосняков ПТЗ по данным лесной таксации 1940-х годов. Также рассмотрен сценарий развития березняка на

дерново-слабоподзолистой песчаной почве, начиная с 20-летнего возраста. Начальные таксационные характеристики древостоя взяты из региональных таблиц хода роста (Таблицы, 2008), соответственно: для сосняков – модальных сосновых древостоев ЕТР (экорегионы южной тайги, зон смешанных, лиственных лесов и лесостепи), II бонитет, полнота 0.8, начальная густота 2000 шт. га$^{-1}$; для березняка – полных березовых древостоев Северо-Запада ЕТР (экорегионы южной тайги и зоны смешанных лесов), II бонитет, начальная густота 3500 шт. га$^{-1}$.

2. Результаты тестовых оценок

Данные вычислительных экспериментов отражают чувствительность модели Romul_Hum к начальным почвенным условиям (Рис.1). Рассматриваемые почвы имели относительно близкие начальные показатели пулов ОрВП и N в лесной подстилке и примерно 1.5-2-х кратное различие в минеральной части профиля. Согласно модельным оценкам, по мере роста сосновых древостоев происходит рост пула ОрВП и азота в подстилке и одновременная дифференциация почв по этим показателям.

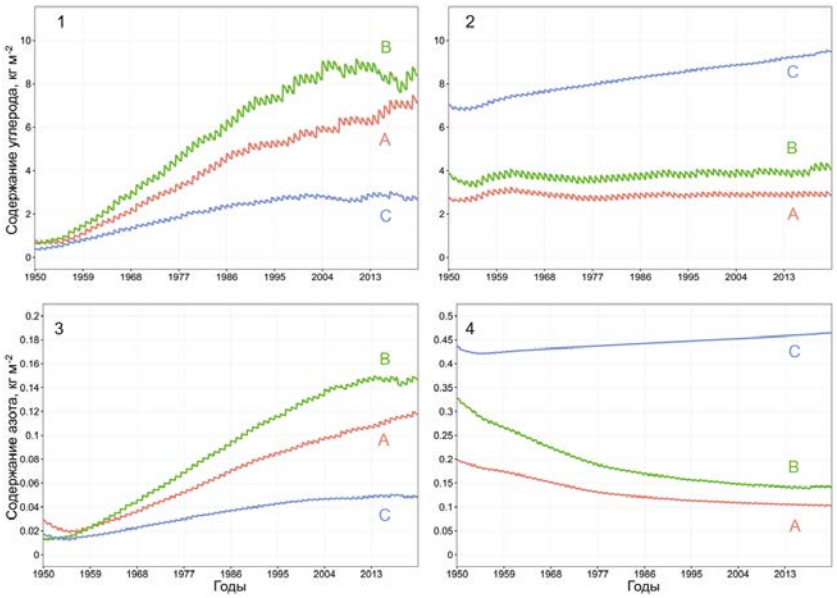


Рисунок 1 – Динамика запасов ОрВП (углерода) в лесной подстилке (1) и минеральных горизонтах (2) и запасов азота в лесной подстилке (3) и минеральных горизонтах (4) почв (A, B, C – названия почв из Таблицы)

Для минеральных горизонтов почв легкого гранулометрического состава модель Romul_Hum показывает сохранение запасов ОрВП и сокращение азотного пула. Небольшой рост запасов ОрВП (15-20% от первоначального) и азота (5-10%) показан для дерново-подзолистой глинистой почвы, что может объясняться более активной минерализацией соответствующей ей лесной подстилки с последующим закреплением органического вещества в минеральной части почвенного профиля. Для березняков модель показывает схожую динамику рассматриваемых показателей, но закономерно более активное накопление в лесной подстилке азота на фоне понижения углеродного пула, что объясняется пониженными показателями C:N во фракциях опада березы.

Схожее эффект показан при учете в модельных оценках опада кустарничкового яруса, для которых также характерно повышенное содержание азота во всех фракциях опада по сравнению с опадом сосновых древостоев (Рис. 2).

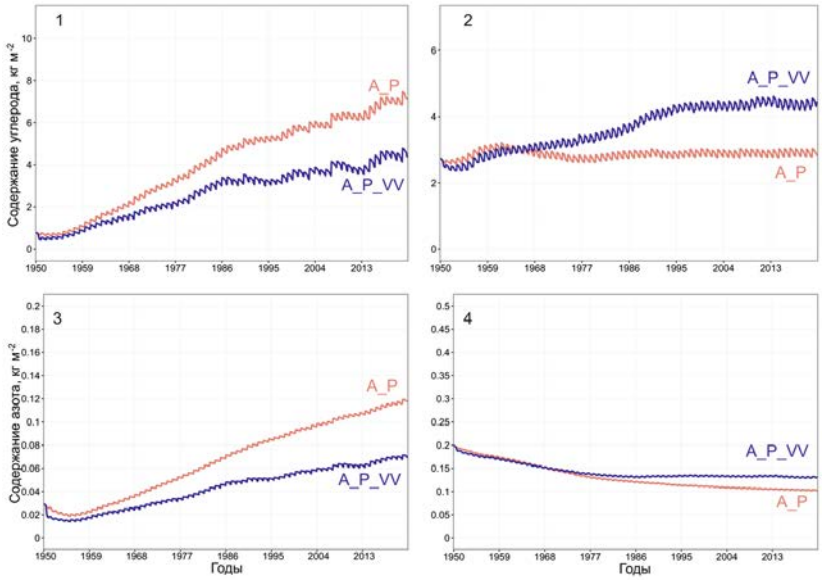


Рисунок 2 - Динамика запасов углерода в лесной подстилке (1) и минеральных горизонтах (2) и запасов азота в лесной подстилке (3) и минеральных горизонтах дерново-подзолистой оглеенной супесчаной почвы в сосняке зеленомошном (A_P) и кустарничково-зеленомошном (A_P_VV)

В заключение следует подчеркнуть, что данные результаты тестирования модели Romul_Hum носят пилотный характер и требуют дальнейшего анализа. В частности, необходимо уточнение влияния гидротермических условий (используемых в модели коэффициентов) на интенсивность минерализации растительных остатков в органических (лесная подстилка) и минеральных горизонтах почв.

Работа выполнена в рамках Госзадания ИФХиБПП РАН, тема №АААА-А18-118013190177-9.

Литература

Золотарева Б.Н., Скрипниченко И.И., Аблеев М.Х., Остроумов В.Е. и др. Тяжелые металлы в биогеоценозах Приокско-Террасного биосферного заповедника / Экологический мониторинг Приокско-Террасного биосферного заповедника. – Пущино, НЦБИ АН СССР, 1983. – С. 56-161.

Иванов И.В., Шадриков И.Г., Асаинова Ж.С., Дмитраков Л.М. Пространственно-временные соотношения почвенного и растительного покрова на границе южной тайги и смешанных лесов в условиях антропогенного воздействия / Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. – М., Наука, 2006. – С. 78-97.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. – М., Научный мир, 2000. – 196 с.

Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. – М., Лесная промышленность. 1965. – 324 с.

Фридланд В.М. Почвы Приокского террасного государственного заповедника // Труды Почвенного института АН СССР. – Т. 46. – 1955. – С. 136-190.

Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E., Shashkov M. Romul_Hum—A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // – Ecological Modelling. – 2017. – vol. 345. – P. 125-139. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024

Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Priputina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parametrization of earthworm activity // – Ecological Modelling. – 2017. – vol. 345. – P. 140-149. DOI:10.1016/j.ecolmodel.2016.06.013

Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // – Ecological Modelling. – 2017. vol. 345. – P. 113–124. DOI:10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007

ОРГАНИЗАЦИЯ И ДИНАМИКА ОРГАНОГЕННОГО РЕЛЬЕФА ВЕРХОВОГО БОЛОТА

Пузаченко М.Ю. [1], Широня И.И.[2]

[1]*Институт Географии РАН, Москва, РФ*
M.Yu.Puzachenko@igran.ru
[2]*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, РФ*
ivan.shironya@gmail.com

Аннотация: анализ измерений высот поверхности, приростов мха и уровня вод на верховом болоте по трансекту с регулярным шагом опробования за несколько лет показал, что структура и динамика рельефа практически полностью описывается от уровня воды и приростов мха и определяется тремя независимыми механизмами (процессами).

1. Введение

Работа посвящена исследованию рельефа верхового болота как динамической системы и факторов его формирования. Проводимые прецизионные измерения динамики рельефа являются уникальными и не имеют мировых аналогов.

2. Объекты и методы

Исследования проводилось на верховом болоте массива «Старосельский мох» расположенном в восточной части ЦЛГБЗ (Тверская обл.). В центральной части исследуемого болота мощность торфа достигает 420-430 см при возрасте около 10 тыс. лет, на краях при 40-50 см – 20-140 лет. Измерение поверхности болота по фиксированным точкам проводится с 2006 года, когда были проведены первые измерения высот участка верхового болота на трансекте с шагом 10 м и длиной около 600 м. После засухи 2010 года, в 2011 году, было проведено повторное измерение высот поверхности с шагом в 5 м. Получено, что уровень поверхности вырос относительно 2006 года на 14 см. Дальнейшие измерения проводились один-два раза в год с шагом опробования 5 м по фиксированным точкам и 1 м по поверхности болота. В 2015 году, с помощью цифрового тахеометра, были установлены снегомерные рейки с погрешностью позиционирования до 3 см на фиксированную глубину 30 см с шагом 5 м. Это позволило, дополнительно, помимо измерений горизонтального и вертикального смещения реек, измерять прирост мха и уровень болотных вод (УБВ) относительно реек. С середины 2017 года измерение положения реек проводится роботизированным тахеометром с привязкой по двум реперным точкам и корректировкой по третьему независимому реперу. В 2017-2019 годах проводятся полустационарные измерения координат оснований реек, прироста мха и УБВ в течение вегетационного периода.

Накопленные к настоящему моменту данные позволяют провести статистический анализ организации и динамики поверхности верхового болота и определить её связь с другими измеренными характеристиками. На первом этапе измерения для каждой из характеристик обобщаются методом главных компонент за различные сроки. Значимые факторы раскладываются на периодические составляющие с помощью вейвлет анализа, которые затем реконструируются. На основе мульти регрессионного анализа определяются уровень и характер связи исследуемых характеристик. Для оценки числа и характера механизмов организации характеристик болота использован показатель Хёрста. Чем выше его значения, тем более организована анализируемая характеристика. Значимые различия показателя Хёрста для частей спектра, может указывать на различия механизмов формирования исследуемой характеристики для разных пространственных масштабов. Общность или различия показателя Хёрста для характеристик может показывать общность и различия в механизмах их организации и динамики. Такой подход позволяет выделить как

общую составляющую для всех сроков измерений, так и различия между ними, а так же выделить возможные факторы наблюдаемой динамики.

3. Результаты

Факторный анализ 12-ти измерений высот рельефа с шагом в 1 м показал наличие двух значимых факторов описывающих более 99% варьирования исходных измерений. Первый фактор описывает 96.7 % варьирования и максимально положительно связан со всеми сроками наблюдений, второй - 2.4 % варьирования, имеет наибольшие положительные связи со сроками с высокими средними высотами (с июня 2013 года по май 2015 года) и наибольшую отрицательную со сроком с очень низкими значениями средних высот (в середине мая 2016 года). Наклон спектра первого фактора для высоких (показатель Хёрста - 0.94) и средних и низких частот (1.13) различается, что предполагает возможные различия механизмов формирования структур поверхности болота на периодах 2-36 м и более. Для второго фактора показатель Хёрста для высокочастотной части спектра (2-20 м) составил 0.83, для средне и низкочастотной - 1.15. Факторный анализ высоты мха по 12-ти измерениям показал наличие двух факторов, первый - положительно определяет 83 % варьирования высот мха за все сроки измерений, второй - 7% варьирования при положительной связи с поздними сроками измерений и отрицательной с ранними. Показатель Хёрста является общим для всего спектра обоих фактора высоты мха и составляет 0.83. Факторный анализ 8-ми измерений УБВ показал наличие двух факторов описывающих 65 % и 10% варьирования исходных измерений. Первый - имеет максимальные положительные связи со всеми сроками измерений. Второй положительно связан с поздними сроками измерений и отрицательно с ранними. Показатель Хёрста для первого фактора составил 0.83 для периодов менее 63 м и 0.87 для остальной части спектра. Показатель Хёрста для второго фактора УБВ однороден для всех периодов и составляет 0.81.

Первый фактор рельефа практически полностью (исправленный R^2=0.97) описывается от составляющих факторов УБВ и высоты мха. Наибольший вклад в описание дают тренд второго фактора УБВ и тренд и период 250-385 м второго фактора высоты мха. Второй фактор рельефа, так же описывается на высоком уровне (исправленный R^2=0.83) от составляющих факторов УБВ и высоты мха. Наибольший вклад в описание дают тренд первого фактора высоты мха, а так же с периоды 111-217 м и 217-385 м для первого фактора УБВ.

4. Выводы

В результате анализа выделены три независимых механизма (процесса) определяющих варьирование рассматриваемых характеристик в пространстве и времени: 1) для средне-низко частотных составляющих первого и второго фактора высот рельефа с показателем Хёрста 1.13-1.15; 2) для высокочастотной составляющей первого фактора рельефа с показателем Хёрста 0.94; 3) для высокочастотной составляющей второго фактора рельефа, факторов мха и УБВ с показателем Хёрста – 0.81-0.87.

Показано, что рельеф поверхности болота практически полностью описывается приростом мха и УБВ. Для малых периодов определяющим является соотношение скоростей роста сфагнумов и уровня болотных вод. На средних и больших периодах доминирует процесс с положительной обратной связью накопления торфа и подъема вслед за ним уровня болотных вод, что обеспечивает дальнейший прирост торфа.

Исследования проводятся при финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-05-00560 а.

АНАЛИЗ СВЯЗИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ И ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ

Путилова Т.В. , Жигарев И.А., Алпатов В.В.

Кафедра зоологии и экологии, Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
putilovat@gmail.com; i.zhigarev@gmail.com

Аннотация: Для анализа связей пространственного распределения мышевидных грызунов (рыжих полевок и малых лесных мышей) с факторами среды (243 параметра) использовали различные методы: корреляционный анализ, метод главных компонент, GLM. Большинство методов демонстрируют наличие ведущих факторов среды, определяющих распределение грызунов — фактор «защищенности», «характер растительности» и «степень нарушенности», однако детали демонстрации имеют противоречивый характер.

Выявление особенностей территориальных связей животных с факторами среды, в том числе нарушениями, представляет собой важный аспект в оценке характера их адаптаций, обеспечивающих существование в конкретных условиях и формирование межвидовых отношений экологически близких видов. Целью данной работы являлось выявление связей в распределении двух видов грызунов (рыжих полевок и малых лесных мышей) с факторами среды различными методами математического анализа.

Сбор материала проводили в Ногинском районе Московской области на 3 площадках, размером по 4 га каждая с 2000 г по 2012 г, методом повторных поимок в живоловки. Площадки находились в естественных и рекреационно-нарушенных лесах. Они были размечены на квадраты со стороной 10 м. Всего было использовано 22 учета по 12-17 дней каждый (Жигарев, 1993). Отловлено 9 видов грызунов и 4 вида мелких насекомоядных. Среди грызунов численно доминировали 2 вида - рыжая полевка (*Clethrionomys* (*Myodes*) *glareolus*; РП) и малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*; МЛМ). Всего поймано и помечено 1978 РП и 1642 МЛМ. Общее число поимок этих видов (включая повторные) составило более 5800. На площадках было проведена оценка 243 параметров (факторов) среды (характер растительности, структурные показатели среды (уровень освещенности, толщина подстилки и т.д), уровень рекреационного воздействия (площадь тропинок, стадии дигресии) и многие другие) в каждом квадрате 10х10 м всех исследуемых территорий.

Для анализ влияния факторов среды на модельные виды были использованы различные методы статистического анализа, такие как корреляционный анализ (корреляция Пирсона); многофакторный анализ (метод главных компонент); построение нелинейной регрессионные модели (GLM) с пуассоновским распределением, с использованием пакета программ Statistica 6.0. Сравнение полученных GLM моделей проводили с использованием критерия Акаики (Zuur at al, 2009). Перед построением была проведена редукция факторов среды методом факторного анализа. После редукции данных нами были получены два общих фактора, первый из которых описывает, преимущественно, рекреационное воздействие, второй можно объяснить, как «защищенность» местообитания.

Несмотря на разность применяемых методик к анализу и обработке данных для двух доминантных видов грызунов, полученные результаты носят схожий характер. Так, для рыжих полевок (вид — гемиантропофоб) «фактор защищенности» является одним из ключевых при выборе местообитания. Под «защищенностью» мы понимаем такие параметры как степень проективного покрытия кустарникового и травянистого ярусов, а также наличие валежника разной степени разложения, корневых лап и т.д. К примеру, анализ долевого распределения показывает, что на обитаемых участках проективное покрытие кустарников и подроста в два с половиной раза выше, чем на не занятых зверьками участках (8,8±0,63% и 3,3±0,55%, p=0,0004), проективное покрытие травянистого яруса также

достоверно выше на обитаемых участках (75,5±0,82 % против 67,7±2,7%, p= 0,0009), одновременно с этим, для них существенную роль играет обилие валежника средней стадии разложения (1,59 ±0,13% против 0,8±0,15%, p= 0,02). Построенная нами GLM модели также выделяет данные параметр, как значимый (для полевок *Estimate*= 0,23 ±0,05; p=0,000003). Схожую картину показывает анализ главных компонент, однако полученные данные носят слабовыраженную зависимость (Жигарев и др., 2010, 2016).

Данные корреляционного анализа показывают, что характер растительности также влияет на распределение РП. Как на контрольной, так и на рекреационно-нарушенной территории зверьки избегают участки с ценофобной (сорной) растительностью, особенно с господством мятликов. Полученные данный носят слабовыраженный, но достоверный характер ($p < 0,05$).

По мере увеличения площади тропинок, падает плотность заселении территории зверьками обоих видов, при этом у полевок эта связь более выраженная, чем у мышей. Схожая отрицательная зависимость отмечена и для степени рекреационной дигрессии. Однако, построенная нами линейная модель не обнаруживает достоверной связи между распределением РП и факторами нарушенности.

РП (гемиантропофобы) испытывают угнетение, начиная с умеренных стадий нарушенности, и практически не обитают на сильно нарушенных участках. В сравнении с ними МЛМ (вид — гемиантропофил) способны существовать, с разным успехом, на исследуемых участках от слабо до сильно нарушенных рекреационным пользованием. Как на контрольной так и на нарушенной территориях для мышей имеет значение характер растительности: они достоверно предпочитают территории с высоким обилием кустарников: малина, бузина, рябина ($p < 0,05$). Любопытно, что корреляционный анализ подтверждает, что лесные мыши имеют тенденцию к обитанию на территориях с ценофобной (сорной) растительностью на малонарушенной территории, в то время как на нарушенных, наоборот, лесные мыши, также как и рыжие полевки избегают территории с обилием ценофобной растительности (46,14±1,9% против 32±2%, p=0,000001), в том числе с короставником, мятликами и.т.д. и стараются придерживаться парцелл с исходной, лесной (ценофильной) растительностью (черника, ожика волосистая, брусника и т.д.)

Фактор защищенности также оказывает влияние на распределение лесных мышей, как и рыжих полевок. Корреляционный анализ показывает, что зверьки предпочитают территории с выраженными показателями защищенности. Построенная нами регрессионная модель (Жигарев и др., 2016) опять же демонстрирует связь между обилием мышей и фактором «защищенности», хотя эта связь слабее, чем у полевок (для полевок *Estimate*= 0,23±0,05; p=0,000003; для мышей *Estimate*= −0,13 ±0,06; p=0,019).

Таким образом, для двух доминантных видов лесных грызунов ведущими факторами среды, определяющим их распределение, является фактор «защищенности», «характер растительности» и «степень нарушенности», однако результаты разных методов анализа имеют противоречивый характер.

Литература

Жигарев И.А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья. // Зоол.журн. 1993. Т.72. Вып.12. С. 117-137.

Жигарев И.А., Путилова Т.В., Алпатов В.В. Параметры среды и распределение рыжих полевок (Clethrionomys (myodes) glareolus) в пространстве // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы V научно-практической конференции / отв. ред. Н.Н. Никитина. – Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова. 2010. Вып 5. С. 146-147.

Жигарев И.А., Путилова Т.В., Алпатов В.В. Анализ влияние факторов среды на распределение двух грызунов (Myodes glareolus) и малой лесной мыши (apodemus uralensis) // Териофауна россии и сопредельных территорий. Материалы международного совещания. М.- 2016.г с. 349

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. 2009:Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.- Springer, New York

БИСТАБИЛЬНОСТЬ И МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В МОДИФИЦИРОВАННОЙ МОДЕЛИ НИКОЛСОНА – БЕЙЛИ ПРИ УЧЕТЕ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЖЕРТВЫ

Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия
oksana-rev@mail.ru, k_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Аннотация: Исследуется динамика системы «хищник-жертва» с возрастной структурой жертвы. Изучаются условия устойчивого сосуществования взаимодействующих видов. Обнаружено, что в параметрическом пространстве модели возникают области бистабильности и мультистабильности. В результате даже небольшое изменение начальной численности усложняет поведение популяций и может привести к кардинальной смене, как наблюдаемого динамического режима, так и сценария сосуществования видов.

1. Описание модели

В данном сообщении приводятся результаты, полученные в ходе детального изучения динамики системы взаимодействующих видов по типу «хищник – жертва». Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона – Бейли, которая была расширена путем добавления возрастной структуры жертвы (Hassell, 2000; Hastings, 1984).

Предполагается, что динамика численности популяции жертвы может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Предположим, что популяция хищников атакует молодых особей жертвы. В отсутствие хищника рост плотности жертв регулируется только внутривидовой конкуренцией, вызванной ограниченностью ресурсов. Тогда модель может быть записана следующей системой рекуррентных уравнений:

$$\begin{cases} X_{n+1} = rY_n \exp(-bZ_n) \\ Y_{n+1} = \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) X_n + vY_n \\ Z_{n+1} = crY_n(1-\exp(-bZ_n)) \end{cases} \quad (1)$$

где n – номер сезона размножения, X и Y – численности младшего и старшего возрастного класса жертвы, Z – численность популяции хищника, r – репродуктивный потенциал популяции жертвы, v – коэффициент выживаемости взрослых особей жертвы. Функция выживаемости молоди жертв имеет вид: $s(X_n, Y_n) = \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n)$, где α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей, соответственно. Параметр b соответствует скорости потребления хищниками молодых особей жертвы. Коэффициент c характеризует скорость трансформации биомассы молоди жертв в хищников.

Замена переменных $\beta X \to x$, $\beta Y \to y$, $\beta Z \to z$ позволяет записать исследуемую модель (1) в новых переменных – «относительных» численностях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n) \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n) x_n + vy_n \\ z_{n+1} = cry_n(1-\exp(-\gamma z_n)) \end{cases}, \quad (2)$$

где $\rho = \alpha/\beta$, $\gamma = b/\beta$.

2. Результаты исследования модели

В ходе исследования показано, что устойчивое сосуществование взаимодействующих видов становится возможным, если произошла транскритическая или седло-узловая

(касательная) бифуркация. В результате первой нетривиальное равновесие становится устойчивым, а полутривиальное, наоборот, теряет устойчивость. Во втором случае в системе (2) появляется несколько состояний равновесий и наблюдается бистабильность динамики: в зависимости от начальных условий хищник либо сосуществует с жертвой, либо погибает.

Обнаружено, что вариация начальных численностей приводит к изменению режима динамики (особенно за пределами области устойчивости полутривиального или нетривиального состояния) (рисунок 1). Так, бистабильность приводит к тому, что после седло-узловой бифуркации одному набору начальных условий соответствует стационарная динамика с ненулевым числом хищников и жертв (1_3), а другому – квазипериодическая динамика Q_0 с нулевым числом хищников или один из резонансных циклов (4_0, 8_0 и др.). Или квазипериодическая динамика Q_0 (или резонансный цикл) наблюдается наряду с периодической или хаотической динамикой, формируемой как результат потери устойчивости нетривиальной точки. Кроме того, несколько периодических режимов (2_3, 4_3 и др.) перекрываются друг с другом и со сложными хаотическими режимами (C_3). В последнем случае можно говорить о мультистабильности, несвязанной с бистабильностью полутривиального и нетривиального решений.

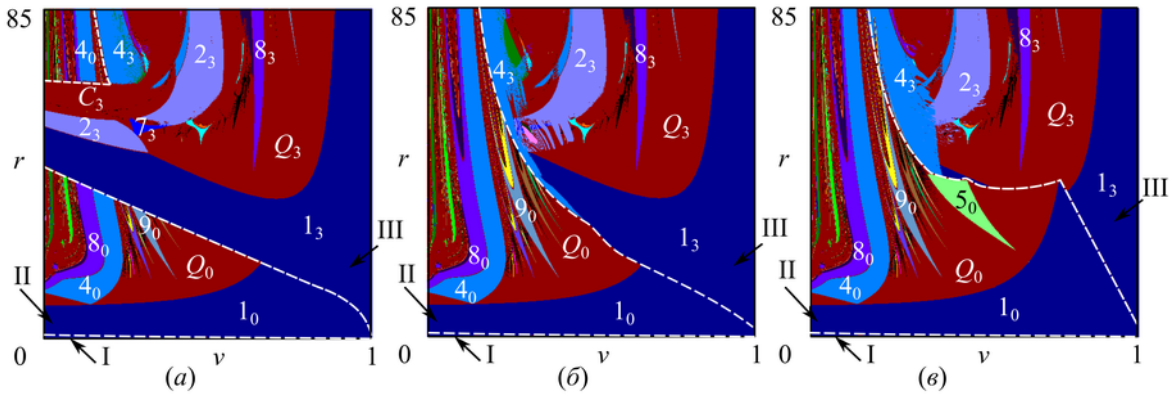


Рисунок 1 – Карты динамических режимов системы (2) при c = 0.9, ρ = 1.5, γ = 0.33 и ***а)*** x_0 = 0.4646, y_0 = 0.2075, z_0 = 9.7363, ***б)*** x_0 = 1.5, y_0 = 1.5, z_0 = 0.5, ***в)*** x_0 = 3.3546, y_0 = 0.0965, z_0 = 0.01. Сценарии сосуществования видов: I – полная гибель обоих видов; II – жертва существует в отсутствии хищника; III – жертва и хищник сосуществуют.

Таким образом, сосуществование взаимодействующих популяций или, наоборот, их несовместимость определяются не только характером взаимоотношений видов, выраженных в изменении популяционных параметров, но и зависят от их начальной численности. Такая зависимость, очевидно связанная с бистабильностью и мультистабильностью системы, приводит к тому, что даже небольшая вариация текущей численности усложняет поведение взаимодействующих популяций и может привести к кардинальной смене, как наблюдаемого динамического режима, так и сценария сосуществования видов (Ревуцкая и др., 2019).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (№ 18-51-45004 ИНД_а, №18-04-00073 а).

Литература

Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Бистабильность и бифуркации в модифицированной модели Николсона–Бейли при учете возрастной структуры жертвы // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. No 1. С.257–278. doi: 10.17537/2019.14.257.

Hassell M P. Host-parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. 2000. V. 69. P. 543–566.

Hastings A. Age-Dependent Predation Is Not a Simple Process. II. Wolves, Ungulates, and a Discrete Time Model for Predation on Juveniles with a Stabilizing Tail // Theoretical population biology. 1984. V. 26. P. 271–282.

РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ФОРМИРОВАНИИ СОВРЕМЕННОЙ ЗЕМЛИ

Ризниченко Г.Ю.

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова. Биологический факультет. кафедра биофизики. Москва, РФ
riznich46@mail.ru

Аннотация: Фотосинтез – единственный процесс, в ходе которого энергия солнечного света накапливается в виде богатых энергией соединений в живом веществе планеты Земля. Рассмотрены физико-химические механизмы фотосинтетических реакций и роль фотосинтеза в формировании горных пород и атмосферы Земли.

1.Введение

Фотосинтез – процесс, который обеспечивает существование жизни на Земле. В процессе фотосинтеза из неорганических веществ – углекислого газа и воды с использованием энергии солнечного света образуются сахара, а из них - белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты, образующие все многообразие органических соединений и живых существ, включая человека. Фотосинтез является источником энергии для всех процессов, протекающих в живых системах. Спектр поступающего на Землю солнечного излучения соответствует спектру излучения абсолютно черного тела, нагретого до 5900К. Полный поток солнечной энергии, приходящейся на единицу поверхности Земли, нормальной к направлению на Солнце, составляет около 1400 Вт/м^2. Из них 240 Вт/м^2 поглощается. Таким образом, около 17% энергии поглощается и расходуется на процессы испарения, таяния льдов, морские течения и фотосинтез. Значительная часть этого потока приходится на область видимого и ближнего инфракрасного излучения (0.3-1.0) мкм – фотосинтетически активную радиацию, поглощаемую фотосинтетическими пигментами растений и фотосинтезирующих бактерий. Эта энергия является энергетическим двигателем развития биосферы, поэтому можно говорить о фотоавтотрофии (о питании за счет света) всей биосферы и человечества в частности. Фотосинтез является источником формирования не только углеводородного топлива, обеспечивающего развитие цивилизации, но основным источником формирования горных пород и атмосферы планеты Земля.

2.Биофизика и фотохимия фотосинтеза

Первичное улавливание и запасание энергии происходит с участием молекул хлорофилла- пигмента, способного активно поглощать свет. Миллиметровый слой 1 мМ хлорофилла способен поглотить 90% падающего на него красного или синего света. Зеленый свет поглощается не так эффективно, поэтому растения зеленые. В возбужденном состоянии хлорофилл может оставаться довольно долго (10^{-8}с), и за это время молекула Хл способна потерять свой электрон, отдав его другому веществу - акцептору, а также может принять лишний электрон, отобрав его у вещества-донора. Эта элементарная система с разделенными зарядами лежит в основе электрон-транспортной цепи фотосинтеза (рис. 1). Разделенные заряды стабилизируются на противоположных сторонах фотосинтетической мембраны. Таким образом, липидная фотосинтетическая мембрана, входящая в состав хлоропластов, играет роль конденсатора. В бислойную липидную мембрану встроены пигмент-белковые комплексы – светособирающие комплексы, фотосинтетические реакционные центры, цитохромный комплекс, представляющие собой молекулярные машины, которые обеспечивают перенос электрона по фотосинтетической цепи. В результате переноса электронов от воды получаются восстановленные соединения НАДФ, необходимые для работы цикла фиксации CO_2. Перенос электронов по цепи фотосинтеза сопряжен с

трансмембранным переносом протонов, градиент которых обеспечивает работу молекулярной машины – АТФ-синтазы.

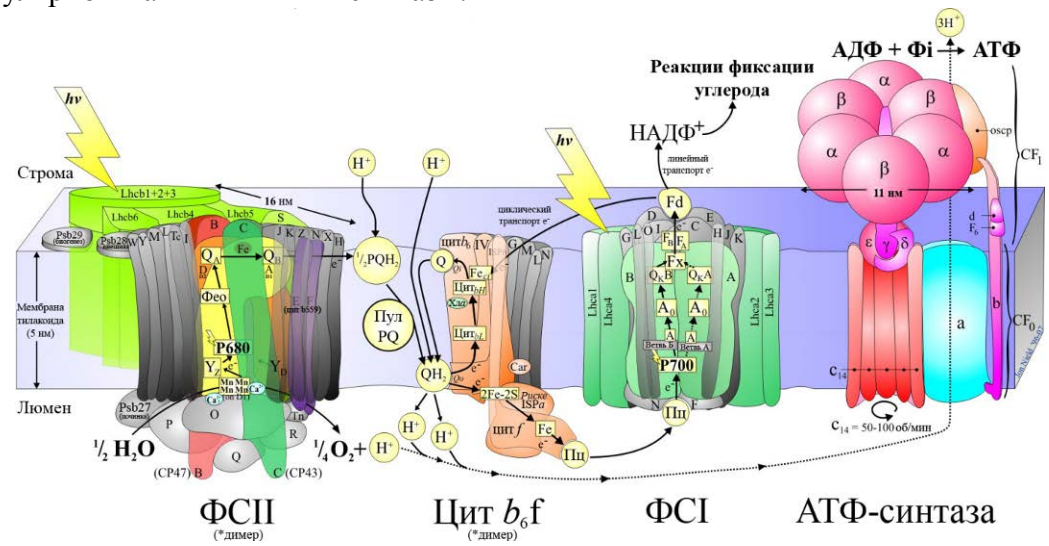


Рисунок 1 – ФСI, ФСII – фотосистемы 1 и 2, bf – цитохромный b_6f комплекс, Chl – хлорофилл антенны, P_{680} и P_{700} – пигменты реакционных центров фотосистем 2 и 1. Q_A – первичный хинонный акцептор электронов ФСII, b_L и b_H – низко- и высокопотенциальный гемы цитохрома b, FeS_R –железосерный центр Риске, f – цитохром f, FeS_I – акцепторный комплекс ФСI, PQ – пластохинон; PQH_2 – пластохинол; Fd – ферредоксин, Pc – пластоцианин. Стрелки обозначают потоки квантов падающего света. Тонкими стрелками показан перенос электронов и протонов после включения освещения.

3. Фотосинтез - система запасания энергии

Совокупность процессов поглощения квантов света, транспорта электронов, образования трансмембранного электрохимического потенциала и в результате приводит к образованию высоко восстановленных соединений NADP(H) – необходимых компонентов в цикле поглощения CO_2 и синтезу молекул АТФ – энергетической валюты клетки. В целом процесс фотосинтеза в растениях может быть описан в виде уравнения:

$H_2O + CO_2 \rightarrow O_2 + 1/6(C_6H_{12}O_6) + (114$ ккал/моль)

Процессы поглощения углерода и выделения кислорода за миллиарды лет сформировали ту Землю, на которой мы живем. В результате фотосинтеза поглощенная энергия запасается надолго – от минут и часов до миллионов лет, в удобной для биологического использования форме богатых энергией химических связей высокомолекулярных соединений. Ежегодно на Земле запасается около 200 млрд т биомассы, что эквивалентно энергии $3 \cdot 10^{21}$ Дж.

В ходе эволюции фотосинтезирующие организмы приобрели способность использовать воду в качестве источника электронов в фотосинтетической цепи, что привело к революционным изменениям на Земле. Резко возросли масштабы фотосинтеза. Продукт окисления воды – молекулярный кислород стал одним из основных атмосферных газов (содержание – 21 %). Кислород – сильный окислитель, стал причиной гибели существовавших тогда организмов и к возникновению новых организмов, научившихся дышать - включивших O_2 в свой метаболизм в качестве конечного акцептора дыхательной цепи. Атмосфера Земли до появления фотосинтезирующих организмов была разреженной. По мере того, как кислород окислял аммиак, увеличивалось содержание молекулярного азота в атмосфере. Разреженная атмосфера Земли, состоявшая из CO_2 и аммиака, превратилась в плотную азотно-кислородную оболочку, через которую фильтруются солнечная и другие виды космической радиации. Практически все процессы на поверхности Земли приобрели биогеохимический характер.

Литература

Современные проблемы фотосинтеза Т.1,2. Междисциплинарные вопросы биологии, математики, физики, Химии и медицины. М.-Ижевск, Институт компьютерных исследований. 2014.

Shevela, D., Bjorn, L.O. and Govindjee Photosynthesis: Solar Energy for Life. World Scientific. 2019.

СРАВНЕНИЕ КРИВЫХ ВЫЖИВАНИЯ БЕЛОПЛЕЧЕГО ОРЛАНА: СТАРЕЮТ ЛИ САМЦЫ БЫСТРЕЕ САМОК?

Романов М.С. [1], Мастеров В.Б.[2], Курилович Л.Я.[3]

[1]*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук, Пущино, Россия*
romanov.eagle@gmail.com
[2]*Московский Государственный университет, Москва, Россия*
haliaeetus@yandex.ru
[3]*Московский зоопарк, Москва, Россия*
kurilovich@moscowzoo.ru

Аннотация: Анализ выживаемости 433 особей белоплечего орлана в неволе показал, что ожидаемая продолжительность жизни самок почти на 8 лет больше, чем самцов. Параметризация кривых дожития в Вейбулловской модели старения позволяет предположить, что у самцов выше скорость старения, что приводит к более высокой смертности во второй половине жизни.

1. Введение

Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* по-прежнему остается одним из малоизученных видов российской орнитофауны. В частности, мало что известно о выживаемости и продолжительности жизни этого вида. Отчасти восполнить этот пробел можно, оценив выживаемость орланов, содержащихся в неволе.

Вольерная популяция белоплечего орлана ведет свое начало с 1994 г., когда специалистами ЕАРАЗА и МГУ имени М.В. Ломоносова был инициирован проект по ее созданию на базе зоопарков и питомников. Вначале она была укомплектована преимущественно молодыми орланами, взятыми из природы птенцами (Мастеров и др., 2016). На конец 2017 г. популяция насчитывала уже 333 особи, содержащихся в более чем 90 питомниках и зоопарках по всему Земному шару. Несмотря на то, что большую часть популяции составляют молодые птицы (средний возраст на конец 2017 г. составлял около 10 лет) в популяции имеются и более старые птицы: возраст 40 особей превысил 20 лет, а возраст самой старой птицы составлял 41 год. Кроме того, за эти годы зафиксировано 111 случаев смертности, т. е. можно надеяться, что накопились данные, позволяющие оценить смертность и выживаемость различных групп особей.

Эта оценка и является целью нашего исследования, предварительные результаты которого представлены здесь.

2. Методы и материалы

Исследование базируется на данных о развитии искусственной популяции белоплечего орлана, собираемых в рамках проекта ЕАРАЗА и публикуемых с периодичностью в 1–2 года в “Племенной книге” (последний выпуск: Kurilovich, 2017), которые мы инкорпорировали в базу данных PostgreSQL.

На основе этих данных построили демографическую таблицу, содержащую полный список орланов с указанием их возраста в днях, статуса (наступление события, т. е. смерти: 0 – событие не наступило, 1 – событие наступило), а также ряда признаков, которые были использованы в качестве независимых переменных: пол, происхождение (из природы, из неволи) и др. Из выборки были исключены особи, пол которых был не определен, а также особи, не дожившие до возраста 90 дней (примерный возраст вылета из гнезда, с которого в природе начинается самостоятельная жизнь птицы и ведется отсчет ее выживания). Затем

возраст разделили на 365.25, чтобы получить оценку в годах. В итоге размер выборки составил 428 особей, включая 212 самцов и 216 самок, и 58 событий.

Анализ данных выполнен в среде статистического программирования R (R Development Core Team, 2019) с использованием пакета survival. При подгонке моделей выживания демографическую таблицу преобразовывали в объект Surv, стандартный объект R для работы с демографическими данными.

Кривые выживания исследовали с помощью Вейбулловской модели старения, которая давно и с успехом применяется в изучении демографии птиц (Ricklefs, 2000). Эта модель позволяет разделить смертность на разные компоненты и параметризовать их отдельно:

$$m_x = m_0 + \alpha x^{\beta}, \quad (1)$$

где x – возраст, m_x – смертность в возрасте x, m_0 – "внешняя" (случайная) компонента смертности, αx^{β} – смертность, связанная со старением, причем α и β – коэффициенты, определяющие скорость старения. Кривая выживания в этой модели следует уравнению

$$l_x = \exp\left(-m_0 x - \frac{\alpha x^{\beta+1}}{\beta+1}\right), \quad (2)$$

где l_x – доля особей, доживших до возраста x, остальные обозначения те же, что в уравнении 1. Модель параметризовали отдельно для самцов и для самок. В дополнение к параметрам (m_0, α, β) рассчитывали интегральный параметр $w = \alpha^{1/\beta+1}$, предложенный Риклефсом (Ricklefs, 2000) как единая мера, характеризующая скорость старения и подходящая для сравнения между популяциями. Значимость различий в оценках параметров для разных полов рассчитывали рандомизационным методом.

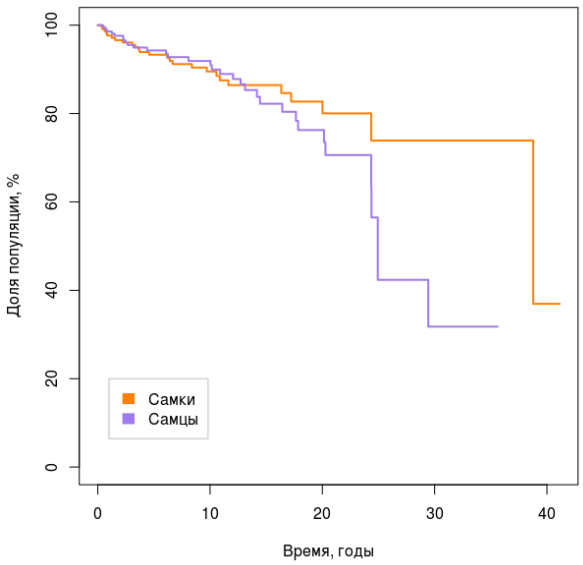


Рисунок 1 – Кривые выживания самцов и самок белоплечего орлана

3. Результаты

Сопоставление кривых выживания (рисунок 1) показывает, что в первой половине жизни в популяции несколько преобладают самцы, а во второй — самки. Ожидаемая продолжительность жизни орланов составила 29.7 ± 1.4 года, причем у самок (32.9 ± 1.6 года) она оказалась почти на 8 лет выше, чем у самцов (25.1 ± 1.5 года). Однако статистически значимой разницы между выживаемостью самцов и самок при данном объеме выборки обнаружить не удается (p = 0.2, G-rho тест (Harrington, Fleming, 1982)).

Параметризация кривых выживания с помощью Вейбулловской модели старения (рисунок 2) позволила оценить коэффициенты, связанные с различными компонентами смертности (таблица 1).

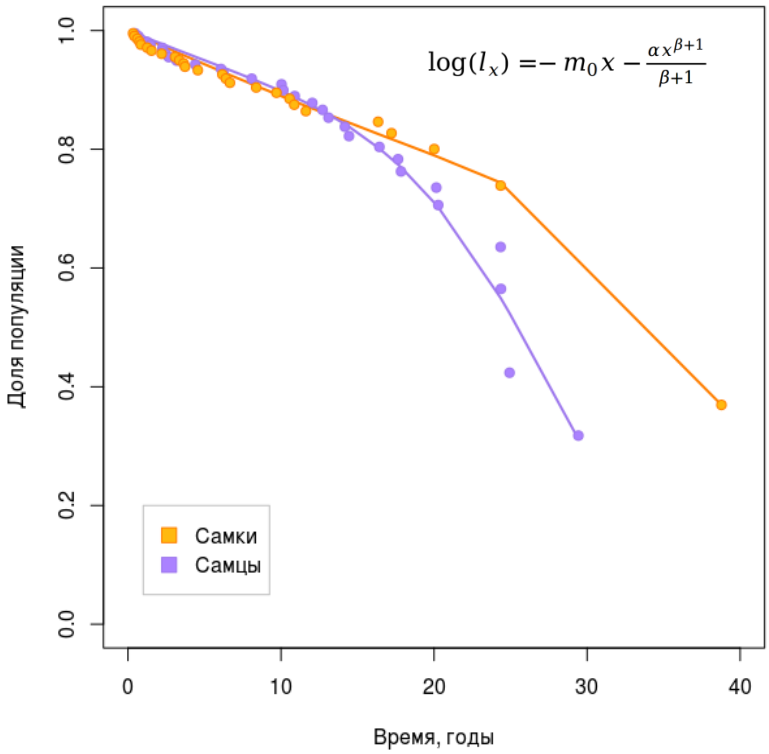


Рисунок 2 – Кривые выживания самцов и самок белоплечего орлана, параметризованные с помощью Вейбулловской модели старения

Таблица 1 – Значения параметров Вейбулловской модели старения у самцов и самок белоплечего орлана

Параметр	Описание[1]	Значение		Значимость различий
		Самцы	Самки	
m_0	“Внешняя”, “начальная” (случайная) смертность, не зависит от скорости старения	0.0102	0.0117	n. s.
α	Безразмерный коэффициент, характеризующий форму (shape) кривой выживания	3.95×10^{-7}	3.24×10^{-13}	n. s.
β	Безразмерный коэффициент, характеризующий масштаб (scale) кривой выживания	3.779	7.272	n. s.
w	Скорость старения, $w = \alpha^{1/\beta+1}$	0.0457	0.0309	$p = 0.02$

[1]Более подробное объяснение см. у Ricklefs (2000).

3. Обсуждение

Полученные результаты говорят о том, что у самцов и самок белоплечего орлана старение идет разными темпами. Подобная закономерность свойственна человеческим популяциям, где женщины, как правило, стареют медленнее мужчин и имеют бóльшую ожидаемую продолжительность жизни (напр., Warraich, Califf, 2019).

Однако более высокое значение коэффициента w, связанного со скоростью старения, еще автоматически не означает, что самцы белоплечего орлана физиологически стареют быстрее самок. Не исключено, что существуют иные механизмы, приводящие к повышенной смертности самцов во второй половине жизни, например поведенческие, такие как более высокая физическая активность, конфликтность и т. п., или какие-то другие. С другой стороны, у белоплечих орланов, как и у других хищных птиц, самки существенно крупнее самцов (Masterov et al., 2018), что не может не отражаться на скорости удельного метаболизма, а через нее – и на скорость старения. В частности, Риклефс (Ricklefs, 2000) показал связь массы тела птиц с различными компонентами смертности, включая как “внешнюю” смертность (m_0), так и “скорость старения” (w).

Так или иначе, наши результаты носят предварительный характер и детально разобраться в них еще предстоит.

Литература

Мастеров В.Б., Романов М.С., Курилович Л.Я., Рванцева О.Е. Некоторые итоги совместного проекта ЕАРАЗА и МГУ имени М. В. Ломоносова по созданию искусственной популяции белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*), 1994–2015 гг. // Хищные птицы в зоопарках и питомниках. 2016. №25. С. 10–22.

Harrington, D. P. and Fleming, T. R. (1982). A class of rank test procedures for censored survival data. Biometrika 69, 553-566.

Kurilovich, L. European Studbook for Steller’s Sea Eagle (*Haliaeetus pelagicus*). V. 19. Moscow Zoo, Moscow, Russia. 2017.

Masterov, V.B., Romanov, M.S., Sale, R.G. Steller’s Sea Eagle. Snowfinch Publishing, Coberley, UK. 2018.

R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

Ricklefs, R.E. Intrinsic aging-related mortality in birds // Journal of Avian Biology. 2000. V. 31. P. 103–111.

Warraich, H.J., Califf, R.M. Differences in Health Outcomes between Men and Women: Biological, Behavioral, and Societal Factors // Clinical Chemistry. 2019. V. 65. № 1. P. 19–23. doi:10.1373/clinchem.2018.287334

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ МЕТАНА В АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ: ВЛИЯНИЕ МЕХАНИЗМА ТРАНСПОРТА И ЧИСЛЕННОСТИ МЕТАНОТРОФОВ

Сабреков А.Ф.[1,2,3], Глаголев М.В.[1,3,4], Терентьева И.Е.[2]

[1]*Институт водных проблем РАН, Москва, Россия*
sabrekovaf@gmail.com
[2]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*
[3]*Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия*
[4]*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*
m_glagolev@mail.ru

Аннотация: рассмотрены некоторые пути развития современных моделей потребления метана в не насыщенных водой почвах. Анализ строился на сопоставлении предсказаний модели современного типа, параметризованной по полевым данным, и измеренного удельного потока метана в почву. Влияние обилия метанотрофов показано с помощью регрессионного анализа.

1. Введение

Метан (CH_4) – важный парниковый газ, концентрация которого в атмосфере Земли выросла более чем вдвое с начала индустриальной эпохи. Окисление метанотрофными бактериями в автоморфных почвах – единственный известный биологический механизм стока для атмосферного метана (Prather, Holmes, 2017). Для составления обоснованных прогнозов изменения содержания CH_4 в атмосфере с 90-ых годов XX в. строятся различные математические модели окисления метана в автоморфных почвах. Эти модели развивались от полностью статистических к частично имитационным, описывающим и диффузию CH_4 из атмосферы в профиле почвы, и влияние температуры, влажности и соединений азота на окисление CH_4 (обзор частично имитационных моделей см., например, в Murguia-Flores et al., 2018). При этом прогресс этих моделей существенно отстает от прогресса моделей эмиссии CH_4 как в части описания транспорта метана, так и в части учета динамики метанотрофов.

Целью настоящей работы было проверить, насколько важен учет некоторых физических (в частности, слипания частиц при засухе и конвекции) и биологических (обилия метанотрофных бактерий) закономерностей для увеличения точности существующих моделей потребления метана в автоморфных почвах.

2. Объекты и методы

Измерения и отбор проб проводились в мае (25-28), июле (10-15) и сентябре (9-12) 2018 года на одних и тех же точках в трех типичных лесных экосистемах (в кедровом, березово-осиновом и смешанном лесах) в зоне средней тайги Западной Сибири близ г. Ханты-Мансийск. Грунтовые воды залегали глубоко (>4 м).

В поле с помощью камерного метода измерялся удельный поток (УП) метана, а также профили концентрации CH_4, объемной влажности (θ, $м^3/м^3$), общей пористости (Φ, $м^3/м^3$), температуры и плотности почвы. В каждом исследовательском полигоне измерения УП велись на трех основаниях. Вблизи каждого основания каждый сезон отбирались пробы почвы с глубин 3, 10, 20 и 30 см. Для каждой пробы при температуре и влажности почвы *in situ* измерялось удельное потребление метана почвой (на грамм почвы в час) посредством инкубационного эксперимента. Затем из этих образцов была выделена бактериальная ДНК, и с помощью количественной полимеразной цепной реакции реального времени было определено количество копий генов метанотрофии (*pmoA*) на грамм почвы.

Современные модели потребления метана в автоморфных почвах основываются на стационарном уравнении диффузии-реакции и пренебрегают продукцией CH_4. Если $C_г$ – концентрация CH_4 в газовой фазе почвы ($мг/м^3$), z – глубина от поверхности (м), $D_г$ –

коэффициент диффузии CH_4 в порах почвы (м^3 воздуха м$^{-1}$ почвы ч$^{-1}$), вычисляемый согласно (Moldrup et al., 2013) с помощью измеренных значений Φ и θ, C_a – измеренная концентрация CH_4 в атмосфере (мг/м^3), k – измеренная в инкубационном эксперименте скорость потребления (т.е. $k < 0$) CH_4 при $C_г = C_a$ (м^3 воздуха м$^{-3}$ почвы ч$^{-1}$), то это уравнение и граничные условия на верхней (0) и нижней (Z) границах записываются таким образом:

$$\frac{\partial}{\partial z}\left(D_г(z)\frac{\partial C_г}{\partial z}\right)+k(z)C_г=0; \qquad C_г(0)=C_a; \qquad \frac{\partial C_г}{\partial z}(Z)=0$$

УП метана Q (мг/м^2 в час), прогнозируемый моделью, вычислялся по полученному решению $C_г(z)$:

$$Q=D_г(0.005)\cdot\frac{C_г(0.01)-C_г(0)}{0.01}$$

3. Результаты и обсуждение

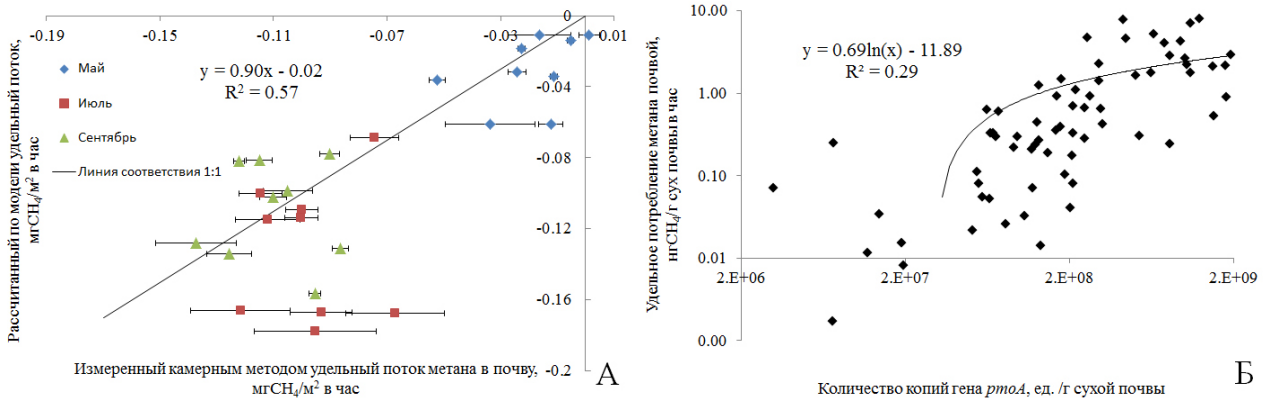


Рисунок 1 – (А) Сравнение УП, вычисленного по модели на основании измеренных величин удельного потребления, и УП, измеренного камерным методом; (Б) зависимость удельного потребления от обилия метанотрофов

На рисунке 1 приведены некоторые результаты исследования. Для нескольких точек модель явно переоценила величину потребления метана почвой. Это можно связать либо с влиянием эксудатов корней, ограничивающих диффузию метана в профиле почвы и не учитываемую в модели и при измерениях удельного потребления, либо с влиянием конвекции. Сопоставление знака разности между вычисленным и измеренным УП и знака изменения атмосферного давления в момент измерений подтверждает влияние понижения давления (p = 0.065 для одностороннего точного теста Фишера). Влияние обилия метанотрофов на удельное потребления не было определяющим: регрессионный анализ показал, что ряд других факторов на разных масштабах имеют большее значение.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00695. Анализ числа копий генов метанотрофии выполнен при поддержке гранта РНФ № 17-17-01204.

Литература

Moldrup P., Chamindu Deepagoda T.K.K., Hamamoto S., Komatsu T., Kawamoto K., Rolston D.E., de Jonge L.W. Structure-dependent water-induced linear reduction model for predicting gas diffusivity and tortuosity in repacked and intact soil // Vadose Zone Journal. 2013. V. 12. № 3.

Murguia-Flores F., Arndt S., Ganesan A.L., Murray-Tortarolo G., Hornibrook E.R.C. Soil Methanotrophy Model (MeMo v1.0): a process-based model to quantify global uptake of atmospheric methane by soil // Geosci. Model Dev. 2018. V. 11. P. 2009–2032.

Prather M.J., Holmes C.D. Overexplaining or underexplaining methane's role in climate change // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2017. V. 114. P. 5324–5326.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ УГОЛЬНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ ТУВЫ, ПОДВЕРЖЕННЫХ ТЕХНОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ

Самбуу А.Д.

Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Кызыл, Россия
Sambuuanna@sambuuanna.yaconnect.com

Аннотация: Результаты геохимического анализа растений на участках Каа-Хемского угольного разреза в Республике Тыва показали интенсивное накопление отдельными растениями Zn, Mn, Fe и Co. Наблюдается хорошая адаптивность злаковых растений как ковыль Крылова, колосняк китайский, пырей, типчак, а также полыней к высокому содержанию их в генеративных органах растений.

В связи с интенсификацией воздействия человека на среду обитания, все большее значение приобретают исследования флоры и растительности – важный этап в познании закономерностей современного состояния растительного покрова, которые необходимы для разработки научных основ охраны и рационального использования природных ресурсов.

Интенсивность загрязнения окружающей среды химическими веществами техногенной природы, как правило, носит локальный характер. Для оценки экологической опасности такого загрязнения необходима разработка принципов и методов экологического картографирования территорий, подверженных загрязнению.

Целью настоящей работы является индикация уровней загрязнения территорий угольных месторождений Республики Тыва. В качестве района исследования выбран Каа-Хемский угольный разрез в 17 км от столицы г. Кызыл. Оценку уровней загрязнения территории производили по содержанию в биоиндикаторах элементов группы тяжелых металлов (ТМ): Cd, Pb, Zn, Cr, Co, Ni, Cu, Fe, Mn. Принято считать, что ТМ являются наилучшим индикатором для диагностики техногенного загрязнения окружающей среды (Методические …, 1981). Исследования проводили по следующей схеме: 1. Выбор объектов исследования. На основании вариационного анализа и анализа достоверности различия концентраций ТМ в образцах из ближней зоны (0,1–3 км от угольного разреза) и дальней зоны (10–25 км) установили мониторное значение элементов для используемых объектов. 2. Определение базовых уровней концентрации в объектах. При этом использовали «фоновый» (background) и «базовый» (baseline) уровни концентрации элементов. Фон подразумевает представление о естественной или природной концентрации, которая в идеале исключает влияние человека. Базовый уровень концентрации элемента представляет собой совокупность рассеянных примесей в данном районе, для которых нет возможности разделить отдельные источники загрязнения. Данные о базовых концентрациях использованы при разработке оценочных шкал содержания загрязняющих веществ. 4. Выбор метода интерполяции применительно к исходным данным. В качестве метода пространственной интерполяции мы использовали «крикинг», который обеспечил хороший компромисс между скоростью вычисления и качеством интерполяции. Интерполяционные расчеты проводились с применением стандартного программного пакета SURFER 8.0, который позволяет по ключевым точкам рассчитывать их концентрацию в различных узлах. 5. Отображение пространственного распределения загрязнителей относительно источников загрязнения.

Результаты геохимического анализа растительного вещества на участках Каа-Хемского угольного разреза в Республике Тыва показали интенсивное накопление отдельными растениями Zn, Mn, Fe и Co. Наблюдается хорошая адаптивность злаковых растений как ковыль Крылова, колосняк китайский, пырей, типчак, а также полыней к высокому содержанию их в генеративных органах растений таких. Установлено, что на участках Т.6-3 и Т.6-2, которые близко расположены к угольному разрезу (в радиусе до 1–2

км) и по направлениям преобладающих ветров, высокое содержание Fe и Zn (IV класс бедствия), при удалении от угольного разреза концентрация почти всех элементов в растениях уменьшается. Наиболее загрязненные участки расположены в южном и юго-восточном частях от Каа-Хемского угольного разреза, то связано с формированием северо-запад ветровым переносом загрязняющих веществ. Необходимо отметить, что все растения относятся к кормовым, т.е. используются как корм для домашних животных. Таким образом, существует реальная возможность передачи тяжелых металлов по трофическим цепям человеку и отрицательного влияния на его здоровье.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ № 19-29-05208.

Литература

Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. М., 1981. 108 с.

ИНВАРИАНТЫ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИХ ПЕРЕМЕННЫХ СЕЗОННО-ВЛАЖНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ

Сандлерский Р.Б. , Широня И.И.

ИПЭЭ РАН, Москва, Россия
srobert_landy@mail.ru

Аннотация: Для территории национального парка Кат Тьен по временной серии из девятнадцати сцен мультиспектральной съемки спутников Landsat 5-7-8 за разные сезоны, рассчитаны основные характеристики преобразования солнечной энергии экосистемами. Для каждой переменной методом главных компонент рассчитаны инварианты, отражающие стационарное, неизменное во времени, состояние системы преобразующей энергию.

1. Введение

Мультиспектральные данные дистанционного зондирования позволяют оценить преобразование солнечной энергии экосистемами (термодинамические переменные): поглощение солнечной радиации, эксергию солнечной радиации (затраты энергии на эвапотранспирацию), связанная энергия (рассеяние энергии с теплом и энтропией), приращение внутренней энергии (накопление энергии), затраты энергии на производство биологической продукции. Спутниковые измерения фиксируют работу экосистем на момент съемки, то есть отражают наряду со стационарным состоянием экосистем так же и флуктуации, определяемые главным образом погодными условиями (смена воздушных масс) и различной инерционностью экосистем. Соответственно, временные серии термодинамических переменных, отображают набор конкретных состояний ландшафтного покрова как динамической системы. Серия измерений позволяет отследить смену состояний, то есть характеризовать само течение процесса в пространстве-времени. При этом на некотором, достаточно большом интервале времени, существует инвариантная составляющая пространственного варьирования термодинамической переменной, отражающая ее устойчивую структуру, соответствующую стационарному состоянию системы. В отечественной географической школе эта составляющая соответствует понятию ландшафтного инварианта, введенному В.Б. Сочавой (1975). Соответственно, анализ пространственной структуры инварианта термодинамической переменной или их набора в зависимости от состояния растительного покрова и рельефа позволит раскрыть механизмы их формирования. В синергетике инвариантам соответствуют параметры порядка, выделение которых можно осуществлять методом главных компонент. Используемая методология анализа была ранее верифицирована для серий термодинамических переменных, полученных для южно-таежного ландшафта (Сандлерский, 2012, Пузаченко и др. 2019) с использованием цифровой модели рельефа и обширного полевого материала. В настоящем сообщении рассматриваются инварианты, полученные для серии термодинамических переменных, рассчитанных по мультиспектральной съемке спутников семейства Landsat в период с 2001 по 2018 г. (19 сцен) для тропических муссонных сезонно-влажных лесов национального парка Кат Тиен (Южный Вьетнам).

2. Объекты и методы

Исследование выполнено в юго-восточной части в национальном парке Кат Тьен (11.44°с.ш., 107.4°в.д.). Рельеф территории представляет собой низкие, пологие холмы, с большим количеством каменистых гряд и низин, заливаемых в период влажного сезона. Растительность представлена нарушенными диптерокарповыми лесами, с участием *Lagerstroemia, Ebenaceae, Annonaceae, Sapindaceae, Myrtaceae*. С 2011 года на территории парка функционирует измерительный комплекс потоков тепла и углерода eddy-covariance, в

течение трех полевых сезонов (2017-2019) на территории парка автором ведутся работы по картографированию свойств экосистем на трансекте с регулярным шагом. Термодинамические переменные рассчитаны для следующих сроков: январь (2009), февраль (2007, 2008, 2011), март (2008, 2 сцены), апрель (2000, 2001, 2007), май (2007, 2010), сентябрь (2000), октябрь (2013, 2018), ноябрь (2006-2004), декабрь (2004, 2006, 2009). Из-за облачности практически не охвачен спутниковыми измерениями влажный сезон с мая по сентябрь, соответственно полученные оценки справедливы для сухого сезона.

3. Результаты

Для каждой термодинамической переменной за все 19 сроков были рассчитаны инварианты. В таблице 1 приведены проценты пространственного варьирования, определяемые первым инвариантом каждой переменной. Второй фактор, обобщающий пространственное варьирование каждой переменной, как правило, описывает на порядок меньший процент. Варьирование факторных нагрузок, описывающее вклад переменной каждого срока в инвариант позволяет оценить, на сколько измерения каждого срока отражают стационарное состояние системы. Соответственно в сообщении рассматривается варьирование факторных нагрузок переменных каждого срока в инвариант, влияние рельефа на значения инварианта и влияние растительности по данным полевых измерений на трансекте длинной 4 км с регулярным шагом 20 м.

Таблица 1 – Доля варьирования термодинамической переменной за 19 сроков, описываемая инвариантом.

Переменная	**%**
Поглощенная энергия, вт/м^2	58
Эксергия, вт/м^2	64
Связанная энергия, вт/м^2	69
Приращение внутренней энергии, вт/м^2	53
Температура, ^{o}C	65
Энтропия отраженной солнечной энергии, нат	69
Приращение информации по Кульбаку, нат	72
Вегетационный индекс, вт/м^2	63

Благодарности

Руководству и сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за содействие в полевых работах. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 19-05-00539.

Литература

Пузаченко Ю.Г., Байбар А.С., Варлагин А.В., Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б. Тепловое поле южно-таежного ландшафта Русской равнины Изв. РАН, серия Геогр. 2019 № 2 С. 51-68

Сандлерский Р.Б. Многомерный анализ термодинамических переменных южно-таежных биогеоценозов по данным дистанционного зондирования // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14 № 1(5), С. 1363-1366

Сочава В.Б. Учение о геосистемах// Наука: СО. 1975. 37 с.

МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОЛИ НЕОДНОРОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ПЯТНИСТОЙ ВЕТРОВОЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ АЛЬПИЙСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

Секретенко О. П., Им С.Т., Двинская М.Л., Харук В.И.

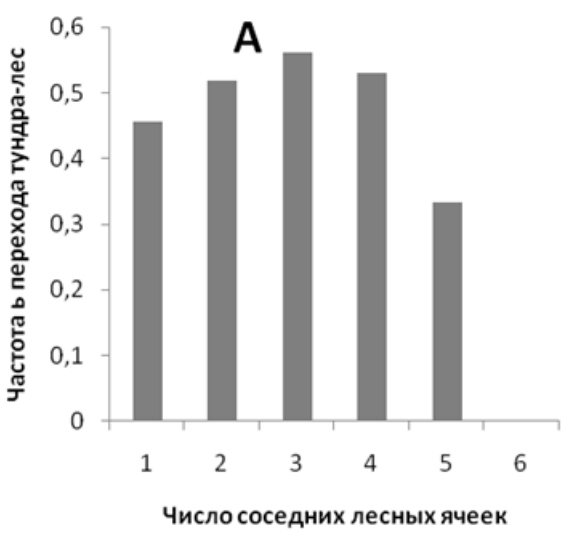
Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук - обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
sekretenko@ksc.krasn.ru

Аннотация: Модель динамики древесной растительности альпийского экотона применена для выяснения роли неоднородности местообитания в формировании пространственной структуры ветровой границы леса. Показано, что если деревья положительно влияют на выживаемость и скорость роста соседних древесных растений, то пятнистая пространственная организация границы леса может иметь место как при наличии, так и при отсутствии пространственной гетерогенности местообитаний.

Для моделирования растительности в зоне альпийского экотона лес-тундра применен подход, основанный на использовании вероятностного клеточного автомата, включающего функции обратной связи (Alftine, Malanson, 2004; Malanson, Fagre, 2013). Разработанная нами клеточно-автоматная модель динамики растительности в экотоне лес-тундра (Секретенко и др., 2017) содержит блоки, описывающие появление подроста древесных растений, рост и отмирание подроста и взрослых деревьев, изменение внешних условия роста. Основная концепция моделирования в условиях предела существования древесной растительности – учет положительного влияния близко расположенных деревьев или их групп на выживаемость и рост подроста и взрослых деревьев. Для имитации неоднородных условий некоторая часть ячеек рассматривалась в качестве естественных укрытий от ветра с повышенной выживаемостью в них древесных растений.

Параметры модели оценены на примере данных по изменению занятой лесом площади на участке Красная Гора (Алтай). Здесь сильные ветры постоянного направления (с юго-запада на северо-восток) существенно влияют на выживаемость древесной растительности, которая в процессе заселения территории образует специфические паттерны - полосы (Kharuk et al., 2017). Материалы представляют собой изображения одной и той же площадки в 1968, 2003, 2010 годах, с разрешением 0.68 м, а также данные по размерам и возрасту подроста. Результат классификации изображений - отнесение каждого пикселя (ячейки) к одному из двух классов: "древесная растительность" и "тундра" (второй включает непокрытую растительностью территорию, напочвенный растительный покров, кустарники, древесный подрост). Анализ изображений показал, что частоты переходов ячеек из класса "тундра" в класс "древесная растительность" за период 1968-2003 гг. на границах пятен леса зависят не только от доли соседних ячеек, занятых деревьями на предыдущем этапе, но и от их расположения по сторонам света (рис. 1).

В результате имитационных экспериментов с моделью определены области значений параметров модели (длина и ширина области влияния деревьев, интенсивность влияния деревьев, выживаемость древесной растительности в ячейке при отсутствии соседей), в которых с удовлетворительной точностью воспроизводятся основные характеристики динамики экотона по данным наблюдений (доля площади, занятой деревьями и средние размеры пятен леса в направлении ветра и перпендикулярно ему). Для характеристики размеров пятен использовались индикаторные направленные вариограммы (Diggle, Ribeiro, 2007), вычисления проводились в среде R (R Core Team, 2019). Показано, что области значений параметров, соответствующие наблюдаемым характеристикам, при гетерогенных условиях шире, чем при гомогенных. Однако образование пятнистой ветровой границы леса возможно и в однородных местообитаниях.



B

СЗ	С	СВ
0.46	0.53	0.65
З 0.44	Ячейка с переходом тундра-лес	0.52 В
0.60	0.56	0.52
ЮЗ	Ю	ЮВ

Рисунок 1. Частоты переходов тундра-лес по анализу изображений за 1968 2003 гг для ячеек тундры, имеющих хотя бы одну занятую лесом соседнюю ячейку, в зависимости от числа соседей (A) и направления, в котором имеется сосед (B).

Литература

Секретенко О.П., Им С.Т., Двинская М.Л., Двинский А.Л., Харук В.И. Моделирование пространственной структуры ветровой границы древесной растительности в экотоне альпийской лесотундры на примере роста кедра сибирского в горах Алтая // Математическое моделирование в экологии / Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием, 16–20 октября 2017 г. – Пущино, ИФХиБПП РАН, 2017, с. 194-196.

Alftine K.J., Malanson G.P. Directional positive feedback and pattern at alpine tree line // Journal of Vegetation Science. 2004.V. 15.P. 3–12.

Diggle P.J., Ribeiro Jr.P.J. Model-based geostatistics. N.Y.: Springer, 2007. 228 p.

Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Petrov I.A. Tree wave migration across an elevation gradient in the Altai Mountains, Siberia // Journal of Mountain Science. 2017. V. 14. № 3. P. 442–452.

Malanson G.P.; Fagre D.B. Spatial contexts for temporal variability in alpine vegetation under ongoing climate change // Plant Ecology. 2013. V. 214, № 11. P. 1309-1319.

R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing. 2019. http://www.r-project.org.

ЦИФРОВАЯ МОДЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОДЕРЖАНИЯ МЯСНОГО СКОТА

Сидорова В.Ю.

Институт механизации животноводства, филиал ВИМ, Подольск, Россия
gdi20071@yandex.ru

Аннотация: Источники и объемы загрязняющих веществ, выделяемых сельскохозяйственными животными в окружающую среду, могут быть использованы в качестве основных факторов эколого-технологической модели с изменяемыми параметрами для предприятия при планировании экологического содержания стад различной формой воспроизводства, с целью определения количества вредных биоотходов животноводческого производства и ТБО (человеческий фактор) для утилизации. Использование математических моделей как инструментов подходов и методов поддержки принятия решений по управлению биоотходами (при содержании животных) и ТБО (как результата антропогенной деятельности) показало, что при внедрении ИО отходов образуется в 1,4 раза меньше, чем при модели воспроизводства в форме естественного оплодотворения быками-производителями; форма их образования – ТБО. При поправке весовых коэффициентов на период времени, можно получить уточненные временные данные.

1. Введение

Ученые и специалисты полагают, что с интенсификацией мясного скотоводства живая масса молодняка при отъеме резко возрастает и составит 450-500 кг к 15-16-месячному возрасту в рамках годового цикла выращивания посредством перспективной системы воспроизводства говядины «корова-теленок». Такой живой массы можно достичь лишь при высокой молочной продуктивности мясных коров, тесно связанной с интенсивным ростом живой массы у подсосного молодняка. Выполнение этих условий позволит иметь в мясном скотоводстве замкнутую эколого-технологическую систему производства. В настоящее время молочность мясных коров не настолько высо¬ка, чтобы обходиться без подкормки молодняка в подсосный период. Для повышения молочности коров-кормилиц с целью их экологического содержания посредством технологической системы «корова-теленок», необходимо сбалансированное кормление, соответствующие развитию половозрастных групп скота содержание, устройство пунктов искусственного осеменения со всем необходимым оборудованием, использование быков-улчшателей для улучшения мясности потомков и т.д.

2. Объекты исследования

Объектом исследования явилась технология содержания мясного скота «корова-теленок».

3. Методы исследования

Методы имитационного моделирования эколого-технологических решений, статистического анализа литературных данных и собственных исследований, стохастического прогнозирования экологического состояния процессов, обеспечивающих производство мяса-говядины.

4. Результаты исследования

Целью и задачей цифровой трансформации отрасли мясного скотоводства является создание эффективной модели агрегации потоков данных для получения сквозных цепочек от экологического производства сельхозпродукции до ее глубокой интеграциии в смежные отрасли производства. Цифровая экономика выступает при этом как инструмент повышения производительности труда и максимизации прибыли. В таблице приведены основные производственные процессы эколого-технологической системы фермы «корова-теленок».

Система разведения крупного рогатого скота у нас в стране построена с учетом сложившегося породного районирования таким образом, что молочные и молочно-мясные породы размещаются в пределах районов интенсивного земледелия пригородной зоны крупных городов, а мясные и мясо-молочные – на удаленных от крупных городов отгонно-пастбищных территориях.

Таблица 1 – Основные производственные процессы эколого-технологической системы «корова-теленок»

Наименование эколого-технологического процесса	Основные затраты на организацию:		
	пунктов искусственного осеменения (ИО)	подсобного оборудования для пунктов ИО	основного содержания животных
Воспроизводство стада при естественном осеменении (Модель 1)	Исключаются затраты на содержание:		
	пунктов ИО	оборудования пунктов ИО	-
Воспроизводство стада при искусственном осеменении (Модель 2)	Исключаются затраты на содержание:		
	-	-	бычатников

Эколого-технологическая модель с изменяемыми параметрами позволяет собственнику стада организовать на своем производстве природоохранные мероприятия, балансируя ресурсы образования загрязнения окружающей среды и утилизации. Эколого-технологическая модель сельскохозяйственного предприятия принимает следующий вид: 0,25 g + 0,20 x + 0,15 y + 0,20 k + 0,20 w = 1, где g – методы и технологии утилизации вредных отходов, x – вредные биоотходы, образующиеся при кормлении животных, y – вредные биоотходы, образующиеся при содержании животных, k – вредные биоотходы, образующиеся при ветеринарных мероприятиях, w – вредные отходы ТБО, образующиеся при уходе за животными, за годовой (месячный) цикл, дней.

Известно, что количество образования ТБО (человеческий фактор) и биоотходов примерно одинаково при неизменяемых условиях функционирования сельхозпредприятий. Образование биоотходов и ТБО в данном случае налагается на основную деятельность:

1 модель : 0,25 g + 0,20 x + 0,15 y + 0,20 k + 0,20 w = 1,

*0 *2 *2 *2 *0 =1

0,4x + 0,3 y + 0.4 k =1; xyk (0,4+0,3+0,4) = 1 , или 1,1 xyk =1

2 модель: 0,25 g + 0,20 x + 0,15 y + 0,20 k + 0,20 w = 1,

*0 + * 0 + * 0 + *2 + *2 = 1; kw (0,4+0,4) =1, или 0,8 kw = 1.

Сравним показатели 1,1 xy = 1; 0,8 w = 1 и уберем подобные переменные

5. Вывод

При второй модели воспроизводства – искусственном осеменении, отходов образуется меньше в 1,4 раза; форма их образования – ТБО. Форма образования биоотходов первой модели более подходит по методам утилизации для пригородных зон городов, второй – для поддержания плодородия почв отгонных пастбищ. Таким образом, использование математических моделей как инструментов подходов и методов принятия решений по управлению биоотходами и ТБО показало, что при внедрении ИО отходов образуется меньше, чем при модели воспроизводства в форме естественного оплодотворения быками-

производителями в 1,4 раза; форма их образования – ТБО. При поправке весовых коэффициентов на период времени, можно получить уточненные временные данные.

Литература

Быков А. П. Инженерная экология: учебное пособие, Ч. 2. Основы экологии производства [Электронный ресурс] / Новосибирск: НГТУ, 2011. -156 с. Режим доступа: http://biblioclub.ru/index.php?page =boo k&id = 228952.

Сидорова В.Ю. Программы индивидуальной селекции в молочном скотоводстве/ В.Ю. Сидорова // Монография. изд-во Ламберт, 2015. – 180 с.

УЧИТЫВАНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ В МОДЕЛЯХ ДЫХАНИЯ ПОЧВЫ

Сморкалов И.А.[1], Бедин Д.А.[2]

[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*
ivan.a.smorkalov@gmail.com
[2]*Институт математики и механики УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*
bedin@imm.uran.ru

Аннотация: Учет уровня загрязнения улучшил качество аппроксимации дыхания почвы в районах действия металлургических предприятий. Приближение методами машинного обучения оказалось лучше аппроксимации модифицированной базовой моделью, но найденные зависимости имеют неявный характер и хуже интерпретируются.

1. Введение

Необходимость моделирования глобального цикла углерода уже ни у кого не вызывает сомнения. Для улучшения качества моделей важно определить ключевые факторы, влияющие на интенсивность основных компонентов цикла, одним из которых является дыхание почвы.

Вопросы математического моделирования дыхания почвы разрабатываются уже более 50 лет. В качестве предикторов, в основном, используют температуру почвы и/или её влажность. Однако модели, использующие только эти параметры, работают в очень ограниченных рамках масштаба и времени и не учитывают других значимых средовых факторов. Например, промышленное загрязнение. Ранее было установлено, что сильное загрязнение тяжелыми металлами может как снижать, так и почти не влиять на уровень почвенной эмиссии CO_2 (Ramsey et al., 2005; Kozlov et al., 2009; Копцик et al., 2015; Сморкалов, Воробейчик, 2016) даже при значительной дигрессии экосистем.

Цель работы – оценить качество аппроксимации дыхания почвы в районах действия металлургических предприятий с учетом фактора загрязнения и без него.

2. Объекты и методы

Использовали данные по дыханию, температуре, влажности почвы и воздуха в районах действия двух крупных металлургических предприятий: Среднеуральского и Карабашского медеплавильных заводов (СУМЗ и КМЗ, соответственно). В районе СУМЗ (подзона южной тайги) работы проведены в ельниках-пихтарниках, в районе КМЗ (предлесостепные сосново-березовые леса) – в производных березняках, образовавшихся на месте сосновых лесов. В обоих районах хорошо выражены фоновая (в районе СУМЗ на удалении 20–33 км от завода, КМЗ – 18–32 км), буферная (СУМЗ – 4–10 км, КМЗ – 9–18 км) и импактная (СУМЗ – 1–3 км, КМЗ – 1–5 км) зоны, характеризующие последовательные стадии техногенной дигрессии лесных экосистем.

Измерения были проведены в 2011–2013 гг. и в 2018 г. в разгар вегетационных сезонов (конец июня – начало августа) и по их завершении (конец сентября – конец октября) на 30 пробных площадях у каждого из заводов (по 3 площади на 10 удалениях от 1 до 33 км от источника загрязнения). Всего использовано 4110 измерений. Дыхание почвы определяли закрытым динамическим камерным методом полевыми респирометрами SR1LP (Qubit Systems, Канада) и Li-8100A (Li-Cor biosciences, США), температуру на глубине 5 см – термометром из комплекта респирометров, объемную влажность почвы – датчиком ThetaProbe ML2x (Delta-T Devices, Великобритания). В качестве оценки уровня загрязнения использовали кислото-растворимую концентрацию меди в лесной подстилке (Сморкалов, Воробейчик, 2016).

Полную выборку измерений разделили на тестовую (30%) и обучающую (70%) выборки со стратификацией по пробным площадям. Были обработаны пропуски в измерениях температуры и влажности.

В качестве базовой модели (БМ) была принята модель, введённая в работе (Алферов и др., 2017). В БМ скорость дыхания имеет экспоненциальную зависимость от температуры почвы и зависимость от влажности типа обратной параболы. Коэффициенты БМ подбирали нелинейным методом наименьших квадратов, используя метод оптимизации Левенберга – Марквардта. Вычисления проводили при помощи пакета научных вычислений scikit-learn (Pedregosa *et al., 2011*) для языка Python.

Была предпринята попытка улучшить приближение данных при помощи современных методов машинного обучения. В качестве признаков использовали температуру и влажность минеральных горизонтов, температуру, влажность и запас подстилки, температуру воздуха, концентрацию меди. Регрессию строили при помощи случайного леса («Random forest», Hastie et al., 2009). Параметры леса (количество деревьев, максимальное количество признаков, рассматриваемых для разделения, минимальное количество данных на листе) подобрали на обучающей выборке поиском по сетке, качество оценивали путём кросс-валидации с 5 фолдами. После чего, лес с наилучшими параметрами дообучали на полной обучающей выборке.

3. Результаты

При применении БМ на тестовой выборке был показан коэффициент R^2 = 0.2, среднеквадтатичное отклонение (СКО) между предсказанием и измерением равнялось 2.8 (в обучающей выборке значения характеристик приближения существенно не отличались). Для проверки БМ была применена к отдельной выборке в районе КМЗ для фонового уровня загрязнения. Значение коэффициента детерминации на тестовой подвыборке равнялось 0.32.

Для моделирования влияния загрязнения ввели дополнительный множитель в БМ, зависящий от концентрации загрязняющего вещества по типу сигмоиды: при малых концентрациях множитель близок к единице и имеет плато, при больших концентрациях почти равен нулю, наибольшая скорость изменения приходится на некоторую пороговую концентрацию. Добавление такого члена позволило улучшить приближение: на тесте был показан коэффициент R^2 = 0.39 и СКО = 2.5 (на обучении 0.36 и 2.5, соответственно). Улучшение по сравнению с БМ подтверждается изменением критерия Акаике с 7.91 до 6.36.

Однако, ещё более хорошее приближение было показано с использованием случайного леса. Так, для модели, использующей влажность почвы, её температуру и уровень Cu, на тестовой выборке было показано качество R^2 = 0.65 и СКО = 1.8. При дополнительном учёте воздушной температуры качество возросло: R^2 = 0.74 и СКО = 1.5 (на обучающей выборке 0.96 и 0.7, соответственно).

Таким образом, учет загрязнения улучшил качество приближения данных. По показателю «важности» («feature importances») при использовании случайного леса выделили четыре переменные: температура воздуха, температура почвы, «загрязнение», влажность почвы, которые следует использовать для попытки перевода результатов машинного обучения в формульную зависимость.

Работа выполнена при финансовой поддержке комплексной программы УрО РАН №18-4-4-44.

Литература

Алферов А.М., Блинов В.Г., Гитарский М.Л. и др. Мониторинг потоков парниковых газов в природных экосистемах. / Под ред. Д.Г. Замолодчикова, Д.В. Карелина, М.Л. Гитарского, В.Г. Блинова. Саратов: Амирит, 2017. 279 с.

Копцик Г.Н., Кадулин М.С., Захарова А.И. Влияние техногенного загрязнения на эмиссию диоксида углерода почвами в Кольской Субарктике // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 1. С. 48-62.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Механизм стабильности эмиссии CO_2 из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34-43.

Hastie T., Tibshirani R., Friedman J. The Elements of Statistical Learning. New York: Springer-Verlag, 2009. 745 p.

Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.

Pedregosa F., Varoquaux G., Gramfort A. et al. Scikit-learn: Machine Learning in Python // Journal of Machine Learning Research. 2011. V. 12, P. 2825-2830.

Ramsey P.W., Rillig M.C., Feris K.P. et al. Relationship between communities and processes: new insights from a field study of a contaminated ecosystem // Ecology Letters. 2005. V. 8. № 11. P. 1201-1210.

МЕТОД СБАЛАНСИРОВАННОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ: ВЫБОР МОДЕЛИ ОПТИМАЛЬНО ОПИСЫВАЮЩЕЙ ИЗМЕРЕНИЯ ТРАНСПИРАЦИИ И ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ

Соколов А.В. [1], Болондинский В.К.[2], Веселков Б.М.

[1] *Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН, Москва, Россия*
alexander.v.sokolov@gmail.com
[2] *Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия*
bolond@yandex.ru

Аннотация: предлагается формализация процесса построения математических моделей на основе использования метода сбалансированной идентификации (Соколов,2018), который состоит в поиске оптимального (в смысле минимизации среднеквадратичной ошибки кросс-валидации) соотношения между сложностью модели и количеством и качеством (погрешностью) экспериментальных данных. Применение метода иллюстрируется примером – рассматривается процесс построения ряда моделей, описывающих временные ряды транспирации и фотосинтеза сосны.

1. Введение

В настоящее время математическое моделирование является одним из основных инструментов научного познания. Математические модели используются практически при любом исследовании реальных объектов. Их широкое распространение приводит к проблеме выбора: один и тот же объект может описываться большим количеством моделей.

Выбор конкретной модели определяется целями исследования и наличием необходимой для ее построения информации. Очевидно, что чем больше количественной информации (измерений) и чем она точнее, чем больше качественной информации о поведении и свойствах объекта, тем более сложными, адекватными и точными могут быть построенные на их основе модели, тем шире может быть область их использования. Под качественной информацией подразумеваются различные “нецифровые” знания: соотношения (уравнения, связывающие переменные модели), свойства функций (область определения, монотонность, ограничения на максимальные и минимальные значения и т.д.), наличие точек равновесия, их устойчивость и др. Набор такой качественной информации определяет множество допустимых решений, которое с одной стороны должно быть достаточно широким, чтобы “повторять” экспериментальные данные, с другой – достаточно узким, чтобы свобода выбора не привела к моделям со свойствами, лишь отдаленно напоминающими свойства объекта.

2. Метод сбалансированной идентификации

Метод сбалансированной идентификации состоит в поиске компромисса между точностью воспроизведения набора измерений и некоторой мерой сложности (Тихонов,1980), выраженной (взвешенным) регуляризирующим слагаемым в критерии оптимизации. Вес регуляризирующего слагаемого определяется на основе минимизации среднеквадратичной ошибки перекрестного оценивания. Цель - выбор математической модели, сложность которой оптимально соответствует количеству и качеству (погрешности) измерений. Полученные таким образом оценки погрешности моделирования данных (численный критерий соответствия модели экспериментальным данным) предлагается использовать в качестве аргумента для выбора в пользу той или иной модели (Соколов, 2018).

При постепенном уточнении модели, состоящем в привлечении дополнительных гипотез (качественной информации) и дополнительных экспериментальных данных

(количественной информации) изменение погрешности моделирования данных можно рассматривать как меру значимости произведенных изменений. Если оценка погрешности моделирования измерений модифицированной модели уменьшилась - мы на верном пути.

3. Объект исследований и экспериментальные данные

Исследования проводились на базе полевого стационара Института леса КНЦ РАН, расположенного в 50 км к северу от г. Петрозаводска (62˚13′ с.ш. и 34˚10′ в.д.). Район исследований относится к средней подзоне европейской тайги. Изучение газообмена (CO_2 и H_2O) проводилось в сосняке черничном свежем, входящим в экологический ряд сосновых древостоев. Исследуемое 55-летнее дерево имело высоту 14 м, диаметр 16 см, хорошо развитую корневую систему с якорными корнями, достигающими водоносных слоев.

Результатом проведенного комплексного эксперимента являются ряды измерений с шагом 30 минут:

- E – транспирация в млмоль H_2O $м^{-2}$ $с^{-1}$
- P – CO_2-газообмен в мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$
- Q – полная солнечная радиация в мкмоль фотонов $м^{-2}$ $с^{-1}$
- T - температура воздуха, ˚C
- H – относительная влажность воздуха в %

Для моделирования использовался фрагмент данных с 20 июня по 23 июля. Всего 1632 точки.

4. Результаты

Были рассмотрены несколько моделей, описывающих процессы транспирации и фотосинтеза с различной степенью подробности. По единой методике для каждой модели было найдено оптимально сбалансированное решение (определены коэффициенты регуляризации α, неизвестные функции и параметры моделей) и рассчитана погрешность моделирования измерений. В качестве функционала, определяющего критерий выбора, использовалась сумма среднеквадратичного отклонения траектории от измерений и меры сложности модели, состоящей из суммы взвешенных мер сложности неизвестных функций, входящих постановку. Мерами сложности функций являлись интегралы квадратов вторых производных. Для оценки погрешности моделирования измерений использовалась процедура перекрестного оценивания с разбиением множества измерений на 34 подмножества (по 48 точек – одни сутки). Сначала выбор моделей осуществляется от “простого к сложному”: функциональные зависимости, модель устьичной проводимости и, наконец, динамическая модель воды в стволе. Направление усовершенствования (усложнения) модели выбиралось на основе изменения погрешности моделирования измерений – уменьшение погрешности рассматривалось как подтверждение правильности выбора. Наконец, когда для описания измерений было выбрано самое широкое семейство моделей – динамическая модель воды в стволе, начался обратный процесс – этап упрощения модели, состоящий в редукции входящих в постановку функций. Полученные в результате функции, соответствуют современным представлениям о физиологии изучаемых процессов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 18-07-01269а, 18-07-01175а, 17-04-01087а).

Литература

Соколов А.В., Волошинов В.В. Выбор математической модели: баланс между сложностью и близостью к измерениям // International Journal of Open Information Technologies — 2018. — Т. 6, № 9. — С. 33–41. URL: http://injoit.org/index.php/j1/article/view/612

Тихонов А.Н. О математических методах автоматизации обработки наблюдений - В сб. Проблемы вычислительной математики. М.: Из-во Московского университета, 1980. стр 3-17.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДЕЛИ DNDC ДЛЯ ОЦЕНКИ КОМПОНЕНТОВ БИОГЕОХИМИЧЕСКОГО ЦИКЛА УГЛЕРОДА В АГРОЛАНДШАФТАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Суховеева О.Э.[1], Карелин Д.В.[1,2], Курганова И.Н.[3], Лопес де Гереню В.О.[3], Сапронов Д.В.[3], Золотухин А.Н.[4], Насыров М.Г.[5]

[1] *Институт географии РАН, Москва, Россия*
olgasukhoveeva@gmail.com
[2] *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*
[3] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*
[4] *Курский государственный университет, Курск, Россия*
[5] *Самаркандский государственный университет, Самарканд, Узбекистан*

Аннотация. Модель DNDC (DeNitrification-DeComposition) параметризована для условий Европейской территории России и верифицирована по данным полевых опытов, разработана методика ее применения в стране. С помощью модельных экспериментов определены наиболее значимые факторы динамики компонентов цикла углерода, оценены дыхание почвы, чистый экосистемный обмен и запасы почвенного органического углерода за 1990-2017 гг., выполнен прогноз их отклика на повышение концентрации CO_2 в атмосфере.

1. Введение

В связи с необходимостью разработки стратегии снижения эмиссии парниковых газов в результате сельскохозяйственного землепользования возникает потребность в создании единого подхода, позволяющего учитывать влияние на нее комплекса природных и антропогенных факторов на региональном уровне. Решением этой проблемы может служить использование метода имитационного моделирования.

Цель исследования – оценить динамику компонентов биогеохимического цикла углерода и сравнить влияние на них внешних условий в различных по почвенно-климатическим условиям и типам землепользования агроландшафтах Европейской территории России на основе имитационного моделирования.

2. Объекты и методы

DNDC (DeNitrification-DeComposition) – процессно-ориентированная имитационная модель, созданная для оценки динамики основных компонентов биогеохимических циклов углерода (С) и азота в почвах сельскохозяйственного назначения (Li et al., 1992). Она рекомендуется РКИК ООН для оценки баланса С и эмиссии парниковых газов в секторе сельского хозяйства (Estimation of emissions…, 2004). Модель успешно апробирована в 14 странах мира, применялась в нескольких международных проектах (Giltrap et al., 2010).

Верификация DNDC проводилась на основе данных трех полевых опытов: Курской биосферной станции ИГ РАН (Курская обл.), Опытно-полевой станции ИФХиБПП РАН (Московская обл.), где измерялось дыхание пахотных почв, Опытного хозяйства СамГУ (Самаркандская обл.), где определялся чистый экосистемный обмен. Эффективность моделирования оценивалась с помощью набора из пяти компонентов: коэффициентов Нэша-Сатклиффа и Тэйла, коэффициента корреляции Пирсона, однофакторного дисперсионного анализа и F-теста дисперсий.

Вычислительные эксперименты реализовывались на примере Центрального Нечерноземья, как одного из ключевых сельскохозяйственных районов России. Входная информация о климатических и почвенных условиях, культурах и технологиях их возделывания подготавливалась на основе литературных и статистических данных. Были получены модельные оценки дыхания почвы, чистого экосистемного обмена, а также изменения запасов органического углерода ($C_{орг}$) в почве за 1990-2017 гг.

Для анализа воздействия элементов сельскохозяйственной практики были разработаны варианты агроландшафтов на основе принципа последовательного включения

антропогенных факторов по мере усложнения их воздействия на почвенные процессы.

3. Результаты

Была разработана методика применения имитационной модели DNDC для условий России и обоснованы принципы подготовки входной информации из сведений официальной статистики и литературных данных по природным и антропогенным факторам, а также скорректированы внутренние параметры модели для приведения их в соответствии с географическими условиями страны.

Верификация разработанного подхода по данным полевых опытов показала, что модель точно и качественно рассчитывает потоки диоксида углерода (CO_2) в агроландшафтах, что подтверждается высокими корреляциями между наблюдаемыми и расчетными величинами, равенством их средних значений и дисперсий.

Выявленным недостатком модели является возникающее в летнее время занижение интенсивности дыхания корней по сравнению с опытными данными, в связи с чем пики эмиссии CO_2 могут недооцениваться. Это связано со встроенной в модель функцией снижения роста растений при превышении оптимального температурного порога, отсутствии осадков в период активного роста и ограниченного содержания азота в почве.

Наиболее значимыми факторами, определяющими особенности биогеохимического цикла С, являются антропогенные, и прежде всего вносимые удобрения. В почве под культурами, в технологии возделывания которых предусмотрено внесение органических удобрений, наблюдается накопление $C_{орг}$, а в случае их отсутствия запасы $C_{орг}$ убывают. Среди природных факторов ключевое влияние оказывают гранулометрический состав почвы и погодно-климатические условия, а также биологические особенности культур.

По данным моделирования, агроландшафты Центрального Нечерноземья в течение вегетационного сезона являются стоком CO_2 из атмосферы. На основе географического положения и антропогенного воздействия их можно объединить в две группы: центральную (Калужская, Московская, Ярославская обл.) с интенсивным хозяйствованием и стабильной структурой посевных площадей, для которой характерно значительное дыхание почв и накопление в них $C_{орг}$, и периферийную (Костромская, Смоленская, Тверская обл.), отличающуюся потерей $C_{орг}$ и низкой интенсивностью дыхания.

DNDC прогнозирует увеличение абсолютных значений потоков CO_2 (фотосинтеза и дыхания почвы) в агроландшафтах при различных почвенно-климатических условиях и интенсивности сельскохозяйственного производства в ответ на современное повышение его концентрации в атмосфере, за счет чего станет возможным достижение нулевого баланса $C_{орг}$ в пахотных почвах Европейской территории России через 15-20 лет.

4. Выводы

Доказана обоснованность применения параметризованной модели DNDC для анализа и прогноза компонентов биогеохимического цикла углерода в основной зоне сельскохозяйственного использования земель Европейской территории России. Полученные результаты могут служить основой для организации и планирования производственной деятельности в сельском хозяйстве, направленной на уменьшение антропогенной нагрузки на экосистемы, в том числе на снижение эмиссии парниковых газов в результате землепользования, а также оптимизацию используемых принципов их инвентаризации.

Исследование выполнено в рамках ГЗ № 0148-2019-0009, при поддержке КП19-278.

Литература

Estimation of emissions from agriculture. United Nations framework convention on climate change. FCCC/SBSTA/2004/INF.4. GE.04–61454. – Bonn: UNFCCC, 28 May 2004. – 20 p. – URL: http://unfccc.int/resource/docs/2004/sbsta/inf04.pdf. (дата обращения 01.06.2019 г.)

Giltrap D.L., Li C., Saggar S. DNDC: a process-based model of greenhouse gas fluxes from agricultural soils //

Agriculture, Ecosystems & Environment. 2010. V. 136. No. 3-4. P. 292-300.
Li C., Frolking S., Frolking T.A. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity // Journal of geophysical research. 1992. V. 97. No. D9. P. 9759-9776.

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ RothC ДЛЯ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ЗАЛЕЖНЫХ ПОЧВАХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ПРИ ИХ ПОВТОРНОМ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ

Суховеева О.Э. [1], Курганова И.Н. [2], Личко В.И. [2]

[1] *Институт географии РАН, Москва, Россия*
olgasukhoveeva@gmail.com
[2] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*
ikurg@mail.ru

Аннотация: Модель RothC была параметризована и верифицирована для условий Московской области с целью оценки изменения запасов Сорг при повторном вовлечении залежей в сельскохозяйственное использование. Найдено, что при распашке залежных земель потери Сорг из почвы прямо пропорциональны возрасту залежи и интенсивности применяемых технологий и обратно пропорциональны количеству поступающих растительных остатков.

1. Введение

Любые изменения в землепользовании значительно влияют на запасы углерода в почвах, которые напрямую связаны с их плодородием и играют существенную роль в обеспечении продовольственной безопасности планеты. Сельскохозяйственное использование, особенно вовлечение в него целинных или залежных земель, сопровождается интенсивным выделением CO2 в атмосферу в результате усиления процессов минерализации органического вещества почв, что в свою очередь приводит к существенному сокращению в них запасов углерода. Цель настоящего исследования состояла в оценке изменения запасов органического углерода (Сорг) в залежных почвах Московской области при их повторном вовлечении в сельскохозяйственный оборот.

2. Объекты и методы

Для оценки динамики запасов Сорг в почвах использовали модель RothC (Rothamsted longterm field experiment Carbon model, версия 26.3), которая позволяет оценивать многие параметры круговорота Сорг (в том числе запасы Сорг и эмиссию CO2) с учетом влияния типа почвы, температуры, влажности и особенностей растительного покрова (Jenkinson et al., 1997). Шаг RothC составляет один месяц. Изменения запасов Сорг рассчитывали для слоя 0-20 см в залежах разных возрастов, которые представляют собой бывшие экспериментальные участки опытно-полевой станции ИФХиБПП РАН (серая лесная почва, Московская обл.). Поскольку ботанические, агрохимические и агрофизические исследования проводили в разные годы, то оценка была выполнена для двух групп залежей: «молодых» (возраст 6-15 лет) и «старых» (возраст > 20 лет).

Для определения климатических условий региона были рассчитаны среднемесячные значения температур и количество осадков за 1981-2010 гг. по усредненных данным трех метеостанций (ВДНХ, Коломна, Можайск) из базы ВНИИГМИ-МЦД (http://aisori-m.meteo.ru/waisori/select.xhtml). Эвапотранспирацию оценивали по методу Торнтвейта (Thornthwaite, 1948). Содержание разлагаемой растительной биомассы в почве, микробной биомассы и гумифицированного органического вещества определялось нами ранее (Kurganova et al., 2007; Курганова и др., 2018). Количество ежегодно поступающих растительных остатков определяли по методу Левина (1977). Информация о возделываемых культурах, их посевных площадях и количестве внесенных удобрений была взята из базы данных Росстата (https://fedstat.ru/). Содержание углерода в растительных остатках и вносимых удобрениях рассчитывали согласно коэффициентам, утвержденным в «Методических указаниях…» (2017). Культуры объединяли в наиболее характерные для

Нечерноземной зоны России севообороты: зерновой, пропашной, травопольный, почвозащитный и др. (Вьюгин, Вьюгина, 2014).

3. Результаты и обсуждение

Модель RothC была успешно верифицирована по данным измерений дыхания почвы под зернопаровым севооборотом на Полевой опытной станции ИФХиБПП РАН. Среди преобладающих в Московской области культур, посевные площади которых превышают 30 тыс. га, накопление Сорг отмечается только под многолетними травами (рис. 1а), поскольку они по биологическим особенностям своего развития и характеристикам технологического цикла возделывания близки к естественной луговой растительности. Наибольшие потери Сорг характерны для однолетних трав и ячменя, что объясняется более коротким периодом вегетации (3-4 месяца), малым количеством пожнивных остатков и вносимых удобрений. Аналогично, под севооборотами с преобладанием многолетних трав убыль Сорг минимальна, и наоборот, при возделывании пропашных культур под влиянием многократной обработки почвы, она может превышать 300 кг С га-1 год-1 (рис. 1б). Скорость потерь Сорг из старовозрастных залежей выше, чем из молодых, что объясняется меньшим содержанием в последних потенциально-минерализуемого углерода.

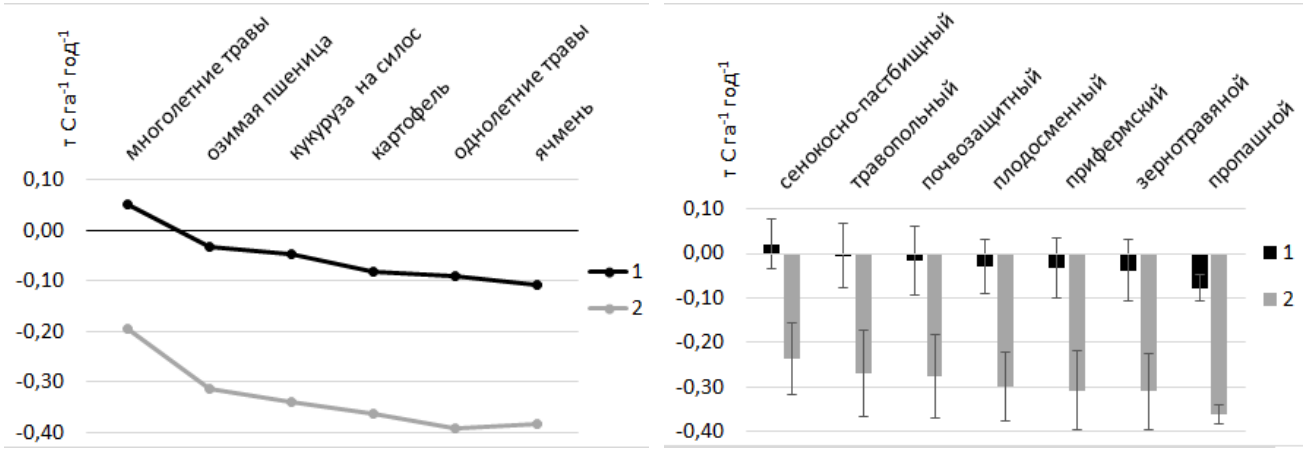


Рисунок – Потери $C_{орг}$ из серой лесной почвы при распашке залежей разного возраста (1 – молодые, 2 – старые) под разными культурами (А) и под типичными севооборотами (Б)

Работа выполнена в рамках ГЗ (рег. № 0191-2019-0045) при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-04-00773а).

Литература

Вьюгин С.М., Вьюгина Г.В. Севообороты в адаптивно-ландшафтном земледелии Центрального региона России. Смоленск, Смоленская ГСХА, 2014. – 133 с.

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мостовая А.С., Овсепян Л.А., Телеснина В.М., Личко В.И., Баева Ю.И. Влияние процессов естественного лесовосстановления на микробиологическую активность постагрогенных почв Европейской части России // Лесоведение. 2018. № 1. С. 3-23.

Левин Ф.И. Количество растительных остатков в посевах полевых культур и его определение по урожаю основной продукции // Агрохимия. 1977. № 8. С. 36-42.

Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов. Минприроды РФ, 2017. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_219634/a3bac553fbe6dbd70983b6ee5f809ea71d06cbb5/ (дата обращения 01.06.2019 г.)

Jenkinson D.S., Hart P.B.S., Rayner J.H., Parry L.C. Modelling the turnover of organic matter in long-term experiments at Rothamsted // INTECOL Bulletin. 1987. No. 15. P. 1-8.

Kurganova I.N., Yermolaev A.M., Lopes de Gerenyu V.O., Larionova A.A., Kuzyakov Ya., Keller T., Lange S. Carbon balance in the soils of abandoned lands in Moscow region // Eurasian soil science. 2007. V. 40 (1). P. 51-58.

Thornthwaite C.W. An approach toward a rational classification of climate. Geograph. Rev. 1948. V. 38 (1). P. 55-94.

ВЫЖИВАНИЕ НАИБОЛЕЕ ПРИСПОСОБЛЕННЫХ: МОЖНО ЛИ ИСПОЛЬЗОВАТЬ ПРИНЦИПЫ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ В ЭКОЛОГИИ?

Суховольский В.Г.

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
soukhovolsky@yandex.ru

Аннотация: Рассматривается возможность использования моделей теоретической физики для описания экологических систем. Предложены модели распределения деревьев в насаждении по таксономическим показателям и распределения свободного от деревьев пространства в лесу.

Одна из основных задач теоретической физики – расчет заселенности энергетических уровней квантовых систем (Ландау, Лифшиц, 1964). Базовый принцип, который используется при таких расчетах – принцип минимума свободной энергии системы. Согласно этому принципу, «выживают» такие системы, у которых свободная энергия минимальна. Для описания квантовых систем используют представление о гамильтониане, члены которого характеризуют собственную энергию компонентов изучаемой системы и их взаимодействие. Устойчивое состояние характеризуется такой энергией, при которой достигается минимум гамильтониана. Однако проблемы с использованием такого формализма заключаются в том, что для сложной системы трудно и записать гамильтониан, и найти его решение.

В эволюционной экологии существует введенный еще Ч.Дарвином принцип «выживания наиболее приспособленных». Иногда указывают на то, что этот принцип есть тавтология, ибо наиболее приспособленные есть те, кто выживает, и для оценки свойств биологической и экологической системы применять его неэффективно. Но все же, рассматривая этот принцип, возникает вопрос: существует ли возможность переноса представлений из физики в экологию? Принцип Дарвина можно переформулировать как принцип минимума риска гибели наиболее приспособленных систем. Нельзя ли для экологических систем записать функцию вероятности риска (Value at Risk) как аналог гамильтониана, найти ее решения и таких образом оценить устойчивость экологической системы?

В настоящей работе рассмотрены два подхода к использованию представлений теоретической физики к объектам лесной экологии. Первый из подходов основан на использовании введенной Ю.Вигнером идеи представления гамильтониана такой сложной системы, как ядро атомов, в виде случайной матрицы из нулей и единиц (Wigner, 1951; Вигнер, 1961; Дайсон, 1962; Мета, 2012). В этом случае распределение устойчивых энергетических уровней будут характеризоваться распределением собственных значений случайной матрицы. Формализм случайной матрицы используется при анализе распределения деревьев в насаждении по размерам.

Второй формализм основан на предложенной в 1947 г. Н.Н.Боголюбовым (Боголюбов, 2007) модели слабонеидеального конденсированного бозе-газа. Согласно этой модели, бозонной системе по энергетическим соображениям «выгоднее» находиться в таком состоянии, когда некоторое количество бозонов находится в возбужденном состоянии. Этот формализм используется при описании пустот (прогалин, лужаек, полян) в лесных насаждениях.

Лесной ценоз как сложную систему можно охарактеризовать через видовой состав и взаимодействия его компонентов - деревьев. Одним из способов выявления характера взаимоотношений деревьев в лесу является изучение текущих функций распределения деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола (Лебков, 1990). Однако теоретические модели для объяснения функций распределения деревьев не рассматриваются. Обычно

выбор функции распределения производится чисто эмпирически – по степени согласия выбранной теоретической функции с таксационными данными.

В качестве объектов исследований использовались данные различных авторов по сплошным перечетам деревьев в насаждениях по диаметрам и высотам. Однако вместо обычных линейных шкал размеров используются шкалы обратных значений высот и диаметров ствола. При расчетах использовалась предложенная Ю.Вигнером (Wigner, 1951) функция распределения собственных значений случайных матриц:

$$f(s) = A \cdot \frac{\pi s}{2B} \cdot \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) \qquad (1)$$

где s – нормированное значение таксационного показателя, A, B – константы.

Теория случайных матриц описывает взаимодействия в хаотической системе (Штокман, 2004). Используя этот статистический подход, можно получить полезную информацию относительно взаимодействий в сложной системе в ситуации, когда детальное изучение взаимодействий в экосистеме провести невозможно.

На рис.1 приведены типичная эмпирическая функция распределения деревьев в насаждении и аппроксимация (1).

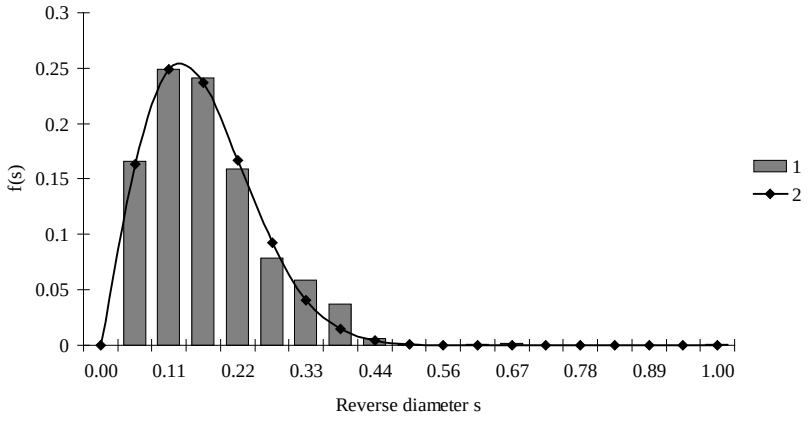


Рис.1. Типичная эмпирическая функция плотности распределения деревьев по обратному диаметру (1) и модель Вигнера (2)

Использование предложенной модели позволяет с высокой точностью охарактеризовать распределение деревьев в насаждении по высотам или диаметрам стволов. Применимость модели случайных матриц для описания распределения деревьев в насаждении по таксационным показателям связана, по всей видимости, с нерегулярностью пространственной структуры насаждения, что приводит к сильному разбросу расстояний между деревьями и, как следствие, к различию в характере типа взаимодействий (конкурентных, протокооперативных, аменсалистских или комменсалистских) между деревьями.

Литература

Боголюбов Н.Н. Статистическая механика. Т. 8. М.: Наука, 2007. 642 с.

Вигнер Ю. Теория групп и ее приложения к квантово-механической теории атомных спектров. М.: ИЛ, 1961. – 452 с.

Дайсон Ф. Статистическая теория энергетических уровней сложных систем. М.: ИЛ, 1963. – 121 с.

Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Статистическая физика. М.: Наука, 1964. 567 с.

Лебков В.Ф. Динамика распределения деревьев сосны по морфометрическим показателям ствола и кроны// Лесоведение, 1990. № 5. С. 57 – 68.

Мета М.Л. Случайные матрицы. М: Издательство МЦНМО, 2012. 648 с.

Штокман Х.-Ю. Квантовый хаос. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2004. 376 с.

Wigner E.P. On the statistical distribution of the widths and spacing of nuclear resonance levels // Proc. Camb. Philos. Soc., 1951, V.47, P. 790 – 798.

МОДЕЛЬ ФАЗОВЫХ ПЕРЕХОДОВ ВТОРОГО РОДА ПРИ ОПИСАНИИ СМЕРТНОСТИ ГУСЕНИЦ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Суховольский В.Г. [1], Черткова Е.А.[2], Тарасова О.В.[3]

[1]*Институт леса им.В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия*
soukhovolsky@yandex.ru
[2]*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия*
chertkaterina@yandex.ru
[3]*Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*
olvitarasova@yandex.ru

Аннотация: предложена математическая модель, описывающая смертность насекомых-филлофагов под воздействием таких факторов, как бакуловирусы, бактерии, грибы, химические соединения. Отмечается универсальность предложенной модели и возможность использовать полевые данные для верификации модели.

Вспышки массового размножения насекомых-вредителей наносят огромный экологический и хозяйственный ущерб лесным насаждениям (Исаев и др., 2001). В связи с этим разработка эффективных мер борьбы с насекомыми-вредителями крайне важна для сохранения лесных насаждений. Для подавления численности насекомых-вредителей используются различные химические и биологические средства борьбы. При этом анализ смертности лесных насекомых под влиянием различных болезнетворных факторов (химических веществ, бактерий, вирусов, грибов и т.п.) крайне важен для оценки влияния этих факторов на динамику численности популяции лесных насекомых-вредителей и разработки стратегий воздействия на популяции в ходе вспышек массового размножения вредителей (Бахвалов, 1995; Ильиных и др., 2005).

Для оценок смертности необходимы определенные теоретические представления о динамике смертности под воздействием внешних факторов. Однако существующие теоретические модели на основе систем дифференциальных уравнений малопригодны для практического применения в связи с большим числом переменных и свободных параметров (Saxena at.al., 2018; Shrestha et al., 2019).

В связи с этим в настоящей работе рассмотрена унифицированная и достаточно простая модель смертности насекомых под воздействием различных факторов, основанная на использовании аналога модели фазовых переходов второго рода (Ландау, 1937; Ландау, Лифшиц, 1964). Согласно этой модели, имеет место связь между квадратом доли q живых особей в популяции и временем T после заражения особей:

$$q^2 = \begin{cases} 1, & T \le T_0 \\ A - bT, & T_0 < T \le T_c \\ 0, & T > T_c \end{cases} \qquad (1)$$

Согласно модели (1), важными популяционными показателями восприимчивости насекомых-хозяев к воздействию внешних факторов являются такие характеристики, как латентное время T_0 заражения (интервал времени между началом воздействия вирусов и смертью первой особи), скорость гибели b особей в популяции, и критическое время T_c гибели 100% особей. Можно также оценить летальное время гибели 50% особей в популяции $LT_{50} = (A - 0.25)/b$.

Для проверки модели использовались данные о динамике смертности особей большой вощинной огневки *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera:Pyralidae), капустной совки *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera:Noctuidae), колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae), осеннего армейского червя *Spodoptera frugiperda* при заражении

штаммами энтомопатогенных грибов *Metarhizium robertsii*. бактериями *Bacillus thuringiensis* ssp.morrisoni и воздействия пиримифос-метила (ПМФМ), заражения бакуловирусом *Spodoptera frugiperda* (Shrestha et al., 2019).

На рисунке 1 приведена кривая смертности личинок *S. frugiperda* для генотипа кормового растения Braxton.

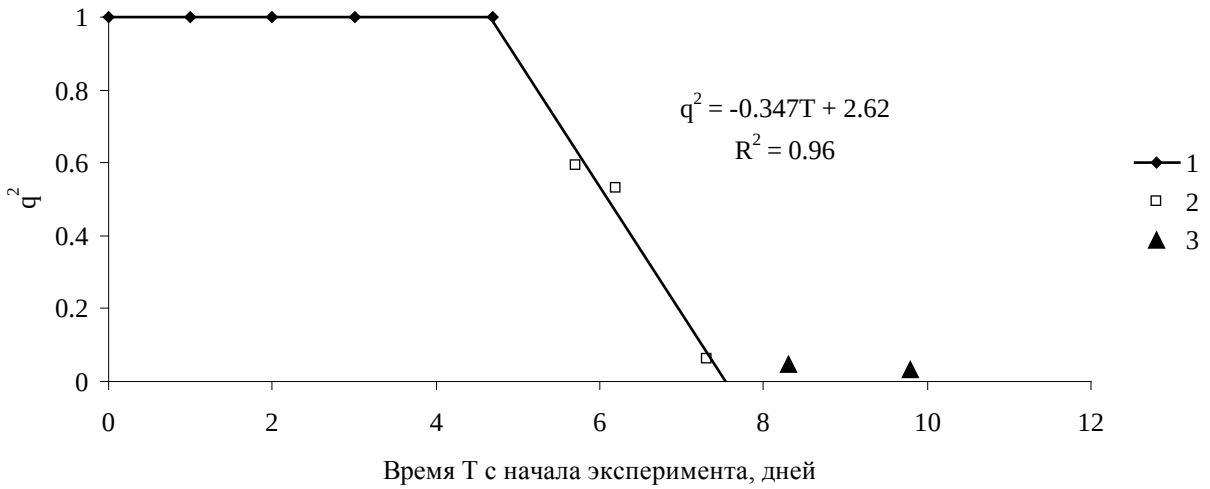


Рисунок 1 – Кривая смертности личинок насекомых после заражения бакуловирусом (1 – латентный период, 2 -период смертности особей, 3 – период после смерти всех особей в популяции

Как видно из рис. 1, данные экспериментов хорошо согласуются с моделью (1). Величины коэффициентов детерминации R^2 регрессионных уравнений для всех изученных объектов весьма близки к 1. При этом характеристики кривых смертности личинок для разных генотипов кормовых растений различались. Это указывает на то, что смертность особей в популяции под воздействием бакуловирусов может варьировать в зависимости от состояния кормового растения. Подобный эффект может объяснить различный уровень смертности гусениц при заражении бакуловирусами.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-00197-а.

Литература

Бахвалов С. А. Биологическое подавление популяции шелкопряда-монашенки в Западной Сибири: опыт применения и анализ результатов // Сиб. экол. ж. 1995. - Вып. 2. - № 5. - С. 466-473.

Ильиных А.В., Кузьминов С.В., Ульянова Е.Г., Ильиных Ф.А., Кожоев Ш.С. Влияние полиэдроза на популяцию непарного шелкопряда и шелкопряда монашенки // Защита и карантин растений. 2005. № 3. С. 53-54.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001, 374 с.

Ландау Л.Д. К теории фазовых переходов. //ЖЭТФ. 1937. Т.7. С. 19 - 32.

Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Статистическая физика. М.: Наука. 1964. 567 с.

Saxena A., Byram P. K., Singh S. K., Chakraborty J., Murhammer D., Giri L. A structured review of baculovirus infection process: integration of mathematical models and biomolecular information on cell–virus interaction// J. General Virology 2018. V. 99: p. 1151–1171.

Shrestha S., Elderd B. D., Dukic V. Bayesian-based survival analysis: inferring time to death in host-pathogen interactions //Environmental and Ecological Statistics.2019. V. 26. p. 17–45.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ГЛОБАЛЬНОГО БИОГЕОХИМИЧЕСКОГО ЦИКЛА УГЛЕРОДА В БИОСФЕРЕ И ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ

Тарко А.М.

Вычислительный центр им. А.А. Дородницына РАН Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» Российской академии наук, Москва, Россия
tarko328@mail.ru

Аннотация: Проанализирован путь развития математическом моделировании биогеохимического цикла углерода и азота в биосфере. Оценены перспективы выполнения Парижского климатического соглашения 2015 года.

Индикаторами протекания как локальных, так и глобальных экологических процессов на суше и в океане являются биогеохимические циклы углерода, азота и других элементов. Цикл углерода имеет особое значение при анализе глобальных процессов. Углерод является частью органического вещества и, следовательно, он индикатор процессов в живом и мертвом веществе биосферы. С другой стороны, углерод, находясь в атмосфере в основном в виде двуокиси углерода и метана определяет парниковый эффект и, следовательно, климат Земли. Следующим по значению идет цикл азота.

Математическое моделирование в данной области имеет значение для изучения и исследования фундаментальных свойств биосферы, тем более, что натуральные эксперименты на биосфере невозможны. Другое значение – прикладное, мы можем получать прогнозы развития глобального потепления и рассчитывать варианты его торможения.

Первой работой по математическому моделированию глобальных биогеохимических, геологических и климатических процессов является модель ученика и последователя В.И. Вернадского — В.А. Костицына (Kostizin, 1935). Его книга «Эволюция атмосферы», вышедшая в 1935 г., может быть отнесена к классическим работам в области анализа биосферных процессов. Более того, именно В.А. Костицын — один из инициаторов применения математических методов в биологии и других естественных науках, он предложил способы описания, которыми мы пользуемся и сейчас.

Современные модели глобального биогеохимического цикла двуокиси углерода появились в начале 50-х годов после обнаружения Г.Е. Зюссом (Suess, 1955) значительных выбросов двуокиси углерода в атмосферу на основе измерений отношения изотопов углерода C^{14}/C^{12} в годичных кольцах деревьев. Эти модели (Bolin, 1959; Eriksson, 1956; Welander, 1959) учитывали процессы в системе «атмосфера – экосистемы суши – океан». В дальнейшем число резервуаров-переменных в моделях было увеличено, стали использовать данные радиоизотопных измерений C^{13} и C^{14} для идентификации параметров цикла C^{12}.

Работа по моделированию глобальных биосферных процессов была начата в Вычислительном центре АН СССР в конце 70-х годов по инициативе Н.Н. Моисеева. В то время А.М. Тарко начал заниматься моделированием глобальных биосферных процессов, сосредоточив внимание на биогеохимических циклах, как наиболее точно описывающих глобальные экологические процессы на суше и в океане, отражающих воздействие на биосферу факторов экономической деятельности, ответственных за рост CO_2 в атмосфере.

Характерной особенностью моделей глобального цикла углерода является учет нелинейного характера зависимости годичной продукции растений суши от концентрации атмосферного CO_2. Исторически первым появилось уравнение зависимости годичной продукции, предложенное Ч.Д. Киллингом (Keeling, 1973). Годичная продукция зависит от массы растительности. В моделях глобального цикла углерода Тарко А.М. (Тарко, 1977; Тарко, 2005), применяется альтернативное выражение – зависимость годичной продукции растительности не зависит от массы растительности. Также нелинейными уравнениями описывается обмен между CO_2 атмосферы и неорганическим углеродом океана.

Исследование показало, что в некотором диапазоне параметров биосфера отвечает на антропогенные воздействия в соответствии с принципом Ле-Шателье – ослабляет результаты этих воздействий. При этом эффект воздействия компенсируется не полностью. Моделирование показывает, что лесные экосистемы поглощают быстрее и больше выросов CO2, чем травяные экосистемы. Это динамическое свойство глобальльной системы, оно не следствие разницы параметров двух систем.

Моделирование стало развиваться и в части учета других биогеохимических циклов. Наиболее интересные результаты были получены при моделировании совместнывх циклов углерода и азота. Азот ответственен за питание растений и формирование полноценного органического вещества. Так, было показано, что в ряде антропогенных воздействий воможно более быстрая и мощная компенсация антропогенных воздействии за счет подстилки, а не гумуса почвы, хотя ее масса на порядок меньше.

Вслед за точечными моделями, имеющими характерное время 1 год, в начале 80-х годов получили развитие пространственные модели, модели, учитывающие сезонную динамику растительных сообществ на суше и динамические процессы в океане (Франкфуртская модель, модель Потсдама, Московская модель биосферы и другие).

С помощью таких моделей были получены, в том числе и автором, прогнозы развития глобального потепления до 2100 г. Сделаны расчеты бюджета CO_2 в биосфере. Рассчитано поглощение выбросов CO_2 от сжигания ископаемых органических топлив, вырубки лесов и эрозии почв.

Перейдем к Парижскому соглашению 2015 года, приходящему на смену Киотскому протоколу. Участники Соглашения выдвигают новую амбициозную цель – предлагается стабилизация температуры атмосферы и, тем самым, прекращение развития глобального потепления. Это предполагается достичь за счет перехода стран на основе уменьшения выбросов CO_2 последующего и перехода на низкоуглеродную экономику и альтернативные источники энергии.

Автор положительно оценивает идею Парижского соглашения. Его значение, как и значение конференции Рио-де-Жанейро 1992 г. и Киотского протокола 1997 г., он видит в том, что сокращение выбросов CO_2, рациональное природопользование и сохранение окружающей среды по-прежнему будет поддерживаться и развиваться человечеством, и это в течение долгого времени будет положительным ориентиром для развития стран мира. Однако документ, в важных пунктах, по сути, протокол о намерениях. Главными его недостатками являются неверный учет экономических возможностей развивающихся стран.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 17-01-00693.

Литература

Тарко А.М. Глобальная роль системы атмосфера - растения - почва в компенсации воздействий на биосферу. // ДАН СССР. - 1977. - Т. 237. - № 1. - с. 234-237.

Тарко А. М. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. — М: Физматлит. 2005. 232 с.

Bolin B., Eriksson E. Changes in the carbon content of the atmosphere and the sea due to fossil fuel combustion. // The atmosphere and the sea in motion. Rossby Memorial Volume. Ed.: Bolin B., Rockfeller Inst. Press, N. Y. 1959. pp. 130-143.

Eriksson E., Welander P. On a mathematical model of the carbon cycle in nature. // Tellus. - 1956. - V. 8. - pp. 155-175.

Keeling C.D. The carbon dioxide cycle: reservoir models to depict the exchange of atmospheric carbon dioxide with the ocean and land plants. // Chemistry of the lower atmosphere. - N.Y.: Plenum-Press. - 1973. - pp. 251-329.

Kostizin V.A. Evolution de l'atmosphere: circulation organique, epoques glaciares. - Paris: Hermann. - 1935.

Suess H.E. Radiocarbon concentration in modern wood. // Science. - 1955. - V. 122. pp. 415-417.

Welander P. On the frequency response of some different models describing the transient exchange of mattter between the atmosphere and sea. // Tellus. - 1959. V. 11. pp. 348-354.

МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДОМЕНОВ ДВУОКИСИ УГЛЕРОДА В АТМОСФЕРЕ НА БАЗЕ ГЛОБАЛЬНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОДЕЛИ УГЛЕРОДА С СЕЗОННОЙ ДИНАМИКОЙ

Тарко А.М. [1], Усатюк В.В.[2]

[1]*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына РАН Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» Российской академии наук, Москва, Россия*
tarko328@mail.ru

[2]*Специализированный учебно-научный центр Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*
vladimir.usatyuk.314@gmail.com

Аннотация: С помощью математической модели глобального цикла углерода с пространственной структурой и сезонной динамикой показано, что в результате продукционного процесса растительности суши в атмосфере формируются домены, области пониженной концентрации двуокиси углерода. Домены постепенно занимают широкую переменного размера полосу. Моделирование показало, что домены формируются не только континентом, над которым формируются, но практически всеми континентами Земли.

Разработана пространственная математическая модель глобального биогеохимического цикла углерода с учетом сезонных колебаний (Тарко, Усатюк, 2013; Тарко, Усатюк, 2016). Модель имеет пространственное разрешение 4°x5° географических координат, по времени - один день. Моделируются биотические и физико-химические процессы транспорта углерода в наземных экосистемах и в океане, и перенос в атмосфере. Модель общей циркуляции атмосферы и океана используется в качестве внешнего источника наборов климатических данных.

Авторами выявлены и исследованы шесть пространственных доменов в атмосфере над Европой и Сибирью, Северной Америкой, Амазонией, Центральной Африкой, Индокитаем и Австралией–Индонезией. Домены проявляются как перемещающиеся области аномального понижения CO_2 на фоне ее общей динамики, они формируются в регионах высокопродуктивных лесных экосистем при взаимодействии с циркулирующей атмосферой. Они обладают определенной устойчивостью на фоне квазистохастической изменчивости направления и силы атмосферных ветров. Домены «затягивают» CO_2 с разных широт, в частности, в домены умеренных широт Северного полушария приходит CO_2 от более северных и от южных широт вплоть до от экватора и Южного полушария, что приводит там к локальным понижениям CO_2. Этим объясняется зарегистрированное на станциях мониторинга отставание на 2-3 месяца минимумов концентрации CO_2 от времени летнего максимума фотосинтеза растительных сообществ. Прекращение роста растительности в конце сезона вегетации сопровождается перерождением доменов в расширяющиеся и постепенно исчезающие зоны пониженного CO_2, которые перемещаются на сотни километров по направлению движения воздушных масс.

Величина понижения концентрации CO_2 в доменах составляет единицы млн$^{-1}$, и может быть измерена современными средствами мониторинга состава атмосферы. Размеры доменов составляют от нескольких сотен до тысяч километров.

Исследована чувствительность процессов формирования, динамики и разрушения доменов при варьировании годичного хода температуры атмосферы, осадков и скорости ветра. Величина понижения концентрации CO_2 в доменах и их размеры могут быть использованы в качестве интегрального индикатора крупномасштабных продукционных процессов в наземных растительных сообществах.

Проведена новая работа с пространственными «поверхностями», которые формируют значения концентрации CO_2. Сделаны серии вычислительных экспериментов при условии, что растительность занимает каждый раз только один из нескольких континентов. Для этого

применено разделение поверхности суши на четыре области по географическом типу: 1) Евразия, 2) Северная Америка, 3) Южная Америка, 4) Африка, 5) весь мир. Для каждой области моделирование проводилось до установления периодического стационарного режима при условии постоянства количества углерода в системе. Данные о динамике были выбраны за каждый день, в том числе значения концентрация CO_2 (в млн$^{-1}$), величина фотосинтеза и чистое потребление углерода (фотосинтез минус дыхание растений), дыхание почвы - для всех ячеек выбранной сетки. После этого для каждого дня строились карты с изолиниями атмосферной концентрации CO_2 и образуемые поверхности CO_2.

Было показано, что каждый из рассмотренных континентов приводит к формированию значительных территорий, участвующих в процессе транспорта CO_2 в атмосфере, превышающих половину поверхности планеты. Формирующиеся над континентами домены постепенно занимают широкую широтную полосу пониженной концентрации CO_2 от одного края карты Земли до другого. Эта полоса может занимать почти все полушарие и заходить в другое. При этом в течение года направление снижения CO_2 может сменяться – от преимущественно направленного до Северного полушария и начинающегося в Южном до обратной картины. Также возможно состояние, когда спад концентрации происходит от экваториальной области с понижением одновременно к Северному полюсу и к Южному (Африка).

Из результатов моделирования стало ясно, что зарегистрированные на станциях мониторинга кривые динамики CO_2 в атмосфере формируются не только соседним континентом, а практически всеми континентами Земли. Исследование характерных времен протекания процессов показало, что полученные из данных измерений на станциях мониторинга значения и исследованные в модели минимумы CO_2 на широтах практически совпадают. Формирование значений минимумов сильно зависит не только от растительности ближайшего континента, но сразу от нескольких.

Известно, что за время вегетационного процесса воздушные массы несколько раз обходят Землю по широте. Это значит, что моделируемые кривые хода CO_2 являются результатом сложного геофизического процесса динамики CO_2. Однако, какова связь выявленных здесь свойств динамики доменов и факта многократного «кругосветного путешествия» воздушных масс за год предстоит определить.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 17-01-00693.

Литература

Тарко А.М., Усатюк В.В. Моделирование глобального биогеохимического цикла углерода с учётом сезонной динамики и анализ динамики концентрации CO2 в атмосфере. // Доклады РАН. 2013, т. 448, № 6, с. 711-714

Тарко А.М., Усатюк В.В. Исследование региональных пространственных структур в модели глобального биогеохимического цикла углерода с сезонной динамикой. // Вестник экологического образования в России. 2016, № 1, с. 6-9.

ПОСТУПЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПОЧВУ ИЗ ТРАВЯНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ПОЛОЖЕНИЯ НА ГРАДИЕНТЕ (КАТЕННОМ, ШИРОТНО-ЗОНАЛЬНОМ И КОНТИНЕНТАЛЬНОСТИ)

Титлянова А.А., Шибарева С.В.

ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия
atitlyanova@mail.ru

Аннотация: Рассматривается величина чистой первичной продукции (NPP) различных экосистем (болота, луга, степи) и доля подземной продукции в общей. На катене продукция фитоценозов возрастает сверху вниз и максимальна в болоте. При движении с севера на юг и с запада на восток величина продукции меняется неравномерно, в то же время доля подземной продукции в общей закономерно возрастает. Величина NPP изменяется от 9 до 53 т/га·год.

Любая автотрофная система создает за определенный промежуток времени определенное количество органического вещества. Общее количество органического вещества, синтезированного за некоторый отрезок времени, называется чистой первичной продукцией, NPP, ее надземная часть – ANP, подземная – BNP Единица измерения (масса/площадь·время), обычно т/га·год или г/м2·год.

Вновь возникший интерес к величинам NPP проявляет сельское хозяйство в связи с тем, что постоянно используемые почвы постепенно деградируют и теряют свою структурированность.

В докладе рассматриваются величины NPP и BNP в травяных экосистемах, изменяющихся в пространстве по трем градиентам: катенном, широтно-зональном и континентальности.

Изученный пример катенного градиента – невысокая грива с рядом экосистем от солонцеватой степи до кочковатого болота (Структура, функционирование …, 1974, 1976). Экосистемы отличаются по влажности, засоленности почв и типам фитоценозов.

Определено, что средняя величина NPP в степных экосистемах 26, в луговых 27 и болотных 53 т/га·год. Общее обсыхание Барабинской низменности приводит к изменению почв и типов экосистем. Солонцеватые степи рассолонцовываются и переходят в луговые степи. Нижележащие луговые экосистемы верхней части катены эволюционируют в остепненные луга. Влажные луга нижней части катены при обсыхании идут в сторону дальнейшего олуговения, активизации засоления и осолонцевания почв. Болота сменяются влажными лугами с торфянисто болотными почвами. Не прогнозируется резкое изменение величины NPP в процессе эволюции экосистем. Вероятно, NPP будет колебаться в пределах 25-30 т/га·год. Катенный градиент служит одним из примеров сопряженной эволюции почв, фитоценозов и продуктивности последних.

Влияние широтно-зонального градиента проявляется достаточно четко в изменении величины NPP и распределении продукции между надземными и подземными органами растений. Экосистем, где в эксперименте определялась NPP и ее распределение между надземными и подземными органами растений немного. На площади в пределах 56°-50° с.ш. и 70°-95° в.д. подробно изучено всего девять разных травяных экосистем, представляющих ряд от остепненного луга до опустыненной степи включительно. В ряду экосистем NPP возрастает с севера на юг от 15 до 28 т/га·год и падает при дальнейшем продвижении на юг до 10 т/га·год. Однако при движении на юг изменяются доли ANP и BNP в общей продукции. Доля BNP возрастает от 59 до 86%. Следовательно, чем меньше влаги и выше температура воздуха и почв, тем больше фотосинтетатов поступает из листьев растений в корни.

По градиенту с запада на восток мы не находим закономерных изменений величины NPP и ее распределения между надземными и подземными органами растений. Выделяются

некоторые особенности, связанные с типом экосистемы: луга, луговые степи, настоящие степи (табл.).

Таблица – Пределы величины NPP и доли BNP в NPP

Тип экосистемы	Отрезок долготы	NPP, т/га·год	Доля BNP в NPP, %
Луга	30° — 80° в.д.	9 — 28	49-71
Луговые степи	36° — 90° в.д.	15 — 37	51-84
Настоящие степи	70° — 116° в.д.	15 — 23	76-87

Величина NPP максимальна в луговых степях (Базилевич, 1993; Снытко и др., 1988). Доля BNP в NPP закономерно меняется, повышаясь с запада на восток.

В травяных экосистемах величина NPP меняется от 9 до 53 т/га·год и максимальна в болотных экосистемах. Высока продукция в луговых степях, с координатами 51° с.ш. и 36° в.д. Доля BNP в NPP закономерно возрастает с севера на юг и с запада на восток, что объясняется ухудшением водного и температурного режимов почв. Именно корни обеспечивают выживание растений летом в безводный, зимой – в длительный мерзлотный периоды (Титлянова, Самбуу, 2016). Для этого им необходимы достаточные поступления энергии и вещества.

Литература

Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 294с.

Снытко В.А., Нефедьева Н.Г., Дубынина С.С. Травяные экосистемы Назаровской впадины //Биологическая продуктивность травяных экосистем: Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 88-98.

Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1974 –т. 1. 308 с.; 1976 – т. 2. 496с.

Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191с.

ДВАДЦАТЬ ЛЕТ СПУСТЯ. ОПРАВДАЛСЯ ЛИ ДОЛГОСРОЧНЫЙ ПРОГНОЗ РИСКА ВЫМИРАНИЯ АЗОВСКОГО СУДАКА?

Титова Л.И. [1], Тютюнов Ю.В. [2,1], Сенина И.Н. [3], Дашкевич Л.В. [2]

[1] *Южный федеральный университет (ЮФУ), г. Ростов-на-Дону, Россия*
ltitova@sfedu.ru
[2] *Южный научный центр РАН (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону, Россия*
yuri.tyutyunov@yandex.ru
[3] *CLS, Space Oceanography Division, Ramonville Saint-Agne, France*
malayscc@gmail.com

Аннотация: В конце 1990-х гг. модель популяционной динамики азовского судака предсказала высокую вероятность квази-вымирания этой популяции, обусловленного осолонением моря. Ретроспективная верификация модели выявила хорошее соответствие прогноза данным наблюдений за 1982–2008 гг. Также показано, что в настоящее время негативное воздействие потепления моря превосходит влияние роста солёности.

1. Модель долгосрочного прогноза динамики промысловой рыбной популяции

Имитационная модель динамики популяции судака Азовского моря представляет собой систему разностных уравнений, описывающих динамику трёх возрастных групп: сеголеток, годовиков и взрослых особей с годовым шагом (Тютюнов и др., 2000; Tyutyunov et al., 2002). Параметры модели идентифицировались по данным наблюдений за период 1950–1981 гг., включавших численности возрастных групп, уловы, а также среднегодовые значения определяющих успех воспроизводства судака внешних факторов — солёности и температуры моря. Влияние на выживаемость мальков факторов среды учтено в виде множителей, имеющих вид функции Гаусса. Воспроизводство описано функцией Риккера.

2. Оценка риска квази-вымирания популяции азовского судака

С моделью проводились имитационные эксперименты по методу Монте–Карло. При разыгрывании случайных значений рядов солёности моря использовался алгоритм Бронфмана и Суркова (1976). Ряды значений температуры моря генерировались методом рандомизации наблюдённых данных. Для различных комбинаций промыслового изъятия годовиков и взрослых особей судака, рассчитывались пучки 50 независимых стохастических траекторий модельного прогноза. Результаты имитации анализировались статистическими методами и интерпретировались в терминах оптимизируемых критериев: среднегодового улова и риска чрезмерного падения запаса судака (квази-вымирания). Так был сделан пессимистично звучащий для 1990-х гг., но полностью подтвердившийся сегодня вывод о высокой вероятности (86%) деградации популяции судака в течение следующих 35 лет, обусловленной осолонением моря (Тютюнов и др., 2000; Tyutyunov et al., 2002). При этом даже гипотетическое прекращение промысла лишь незначительно (до 70%) снижает риск квази-вымирания популяции. Заметим, что с 2018 г. промысел азовского судака запрещён.

3. Верификация модели и дополнительные имитационные эксперименты

Используя обновлённые данные о многолетней динамике популяционных запасов и уловов азовского судака, а также ряды фактических значений солёности и температуры моря, нами выполнена верификация работы модели (см. рисунок 1), показавшая хорошее (качественное и количественное) соответствие прогноза модели данным наблюдений 1982–2008 гг. (Белоусов, 2004; Цунникова и др., 2008). Дополнительные вычисления с очищенным от тренда температурным рядом позволяют предположить, что падение запасов судака в последние десятилетия обусловлено, наряду с ростом солёности, увеличением температуры моря, эффект которого даже превосходит влияние осолонения.

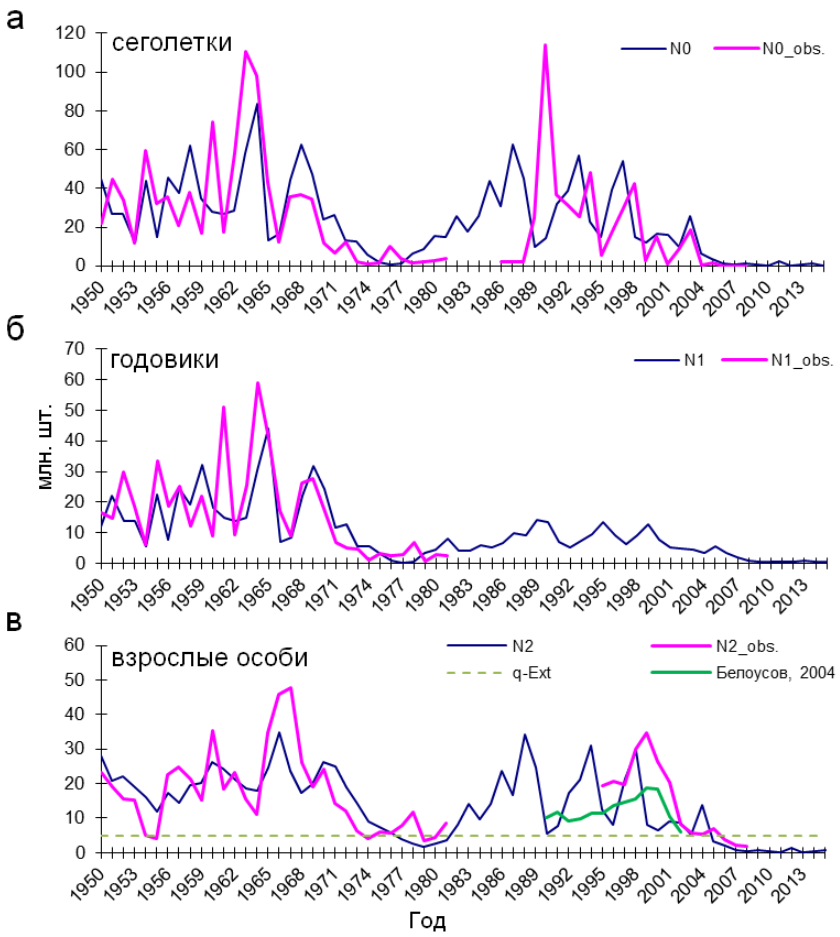


Рисунок 1 – Модельная и наблюдаемая динамика численности возрастных групп азовского судака: 1950–1981 гг. — идентификация, с 1982 г. — верификация модели.

Результаты получены в ходе реализации ГЗ ЮНЦ РАН, тема № 01201363188 «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем» (Ю.В. Тютюнов, Л.В. Дашкевич); БЧ ГЗ ЮФУ, тема № 1.5169.2017/8.9 «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» (Л.И. Титова); проекта РФФИ № 18-01-00453 А «Мультистабильные пространственно-временные сценарии в популяционных системах» (Ю.В. Тютюнов).

Литература

Белоусов В.Н. Формирование и использование запаса полупроходного судака Stizostedion lucioperca L. В условиях изменяющегося режима Азовского моря. Автореф. дис. канд. биол. наук. Краснодар: КубГА, 2004. 24 с.

Бронфман А.М., Сурков Ф.А. Статистическая модель формирования солёности Азовского моря // Труды ВНИРО, 1976. Т. 118. С. 62–69.

Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н., Титова Л.И. Экономический и экологический критерии оптимизации промысла Азовского судака. Опыт имитационного моделирования // Компьютерное моделирование. Экология: учебное пособие / под ред. Г.А. Угольницкого. М.: Вузовская книга, 2000. С. 58–78.

Цуникова Е.П., Попова Т.М., Порошина Е.А., Нефедова Е.А. Обеспеченность нерестово-выростных площадей Азово-Кубанского района производителями полупроходных рыб, их рыбоводно-биологическое состояние и масштабы воспроизводства судака и тарани в 2006–2007 гг. / Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (2006–2007 гг.). Ростов н/Д: Изд. Диапазон, 2008. С. 270–293.

Tyutyunov Yu., Senina I., Jost C., Arditi R. Risk assessment of the harvested pike-perch population of the Azov Sea // Ecological Modelling. 2002. Vol. 149. P. 297–311.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛЮЧЕВЫХ ЛЕСНЫХ БИОТОПОВ В НП «СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ» С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА «СЛУЧАЙНЫЙ ЛЕС» И ДВУХ СЕМЕЙСТВ АРХИТЕКТУР НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ

Тихонов Г.Н.[1], Гаврилюк Е.А.[2], Ершов Д.В.[2], Бавшин И.М.[3], Тихонова Е.В[2].

[1]*Университет Аалто, Эспоо, Финляндия*
belg92@gmail.com
[2]*ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, Москва, Россия*
cepfras@cepl.rssi.ru
[3]*ФГБУ «Национальный парк «Смоленское Поозерье», п. Пржевальское, Россия*
bim2010@mail.ru

Аннотация: Представлены результаты моделирования пространственного распределения ключевых лесных биотопов в НП «Смоленское Поозерье» методами «Случайный лес» и нейронных сетей.

Единая европейская классификация всех типов наземных и водных местообитаний EUNIS была разработана для обеспечения требований международных процессов, связанных с мониторингом биоразнообразия. Под биотопом понимается «природный объект с однородными экологическими условиями, являющийся местом обитания сообщества тех или иных видов диких животных и произрастания дикорастущих растений» (Редкие биотопы Беларуси, 2013). Ключевые биотопы обладают какими-либо уникальными свойствами, благодаря которым они имеют повышенное значение для сохранения биоразнообразия на данной территории. Цель данной работы – изучение возможности вероятностной оценки пространственного распространения ключевых лесных биотопов на основе комбинации спутниковых изображений, топографических характеристик местности и данных лесоустройства. Исследовалась также степень достоверности модели относительно данных наземных обследований растительности.

Объект исследования – Национальный парк (НП) «Смоленское Поозерье» (общая площадь 146237 га) – расположен на северо-западе Смоленской области.

На основе классификации EUNIS (EUNIS habitat…, 2019), был составлен список типов биотопов территории НП, включающий 19 лесных, 2 кустарниковых, 8 болотных и 10 травяных. Для исследований выбраны четыре типа ключевых лесных биотопов: бореально-неморальные черничные еловые таежные леса (код EUNIS – T3-F14), сосновые и елово-сосновые брусничные таежные леса (T3-G2), дубово-липовые леса на севере широколиственной и в подтаежной зоне (T1-E16A) и подтаежные заболоченные ольховые леса (T1-5114).

В работе использовались мультиспектральные спутниковые изображения Sentinel-2 (шесть безоблачных разносезонных изображений) и базовые топографические показатели, рассчитанные по цифровой модели рельефа и гидрографической сети местности. Выборка эталонных участков ключевых и всех прочих лесных биотопов НП была сформирована на основе пространственного пересечения сети лесоустроительных выделов (лесоустройство 2015 г.) с результатами автоматической сегментации спутниковых изображений Sentinel-2 алгоритмом Full Lambda Schedule (Redding et al., 1999).

Мы использовали два метода для моделирования пространственного распределения ключевых биотопов. Первый метод основывался на применении алгоритма «Случайный лес» (Breiman, 2001). В качестве переменных при обучении классификационной модели использовались медианные значения спектральных и топографических признаков, рассчитанные в пределах частично стратифицированного набора сегментов из отобранных эталонных участков. Оптимальный состав признаков в итоговой модели был получен в

процессе автоматизированной процедуры рекурсивного исключения признаков на основе критерия MDA – Mean Decrease in Accuracy (Liaw, Wiener, 2002).

Второй метод основывался на применении алгоритмов искусственных нейронных сетей, были рассмотрены два семейства архитектур – многослойный перцептрон и его свёрточная модификация (Krizhevsky, 2017). В качестве целевого функционала была использована категорийная кросс-энтропия, минимизированная при помощи метода стохастического градиентного спуска Adam. Обучение моделей происходило на основании пикселей из 80% отобранных эталонных участков, а оптимизация параметров архитектуры (число слоёв и число нейронов в слое, размер пакетов и степень регуляризации) – на основании значения целевого функционала на пикселях из 20% эталонных участков.

В обоих методах вероятностные оценки рассчитывались попиксельно на основе применения итоговой обученной модели к геопространственным признакам с пространственным разрешением 10 м. Для сравнения результатов классификации с 208 наземными геоботаническими описаниями на площадках 400 м^2 (Методические подходы…, 2010), вычислялись средние значения вероятностей отнесения пикселей к тому или иному биотопу в радиусе 15 метров от центра пробной площадки. Оптимальные пороговые значения вероятностей для однозначного отнесения пикселей изображения к ключевым биотопам определялись по критерию минимизации суммарного числа ошибок распознавания I и II рода относительно наземных описаний.

По результатам классификации были получены тематические картосхемы территории НП, отображающие вероятность отнесения каждого пикселя к одному из четырех типов ключевых лесных биотопов. Согласно нашим оценкам, суммарно эти биотопы занимают около 10% от общей площади НП.

Сравнение полученных вероятностных оценок с данными наземных обследований дало неоднозначные результаты. Наиболее точные предсказания были получены для дубово-липовых и брусничных сосновых лесов – для них площадь области под ROC-кривой находилась в пределах 0.97–0.99. В то же время, для бореально-неморальных черничных еловых и заболоченных ольховых лесов обученные модели продемонстрировали существенно более низкую предсказательную способность (AUROC 0.86–0.87 и 0.88–0.91 соответственно). Достоверное распознавание фоновых типов растительности относительно рассмотренных ключевых биотопов оказалось более сложной задачей (AUROC 0.73–0.75). В сравнении друг с другом, рассмотренные методы машинного обучения продемонстрировали весьма сходное поведение.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ №18-54-00029 (сбор наземных и топографических данных, комплексная тематическая обработка и анализ результатов) и ГЗ ЦЭПЛ РАН №АААА-А18-118052400130-7 (сбор и обработка спутниковых данных).

Литература

Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. Отв. ред. Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 383 с.

Редкие биотопы Беларуси / Пугачевский А.В. и др. Минск: Альтиора–Живые краски. 2013. 236 с.

Breiman L. Random forests // Machine Learning. 2001. V. 45. № 1. P. 5–32.

Brier G.W. Verification of forecasts expressed in terms of probability // Monthly Weather Review. 1950. V. 78. № 1. P. 1–3.

EUNIS habitat type hierarchical view. URL: http://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser.jsp (дата обращения 05.09.2019).

Krizhevsky A., Sutskever I., Hinton G.E. ImageNet Classification with Deep Convolutional Neural Networks // Communications of the ACM. 2017. V. 60. № 6. P. 84–90.

Liaw A., Wiener M. Classification and Regression by random forest // R News. 2002. V. 2. № 3. P. 18–22.

Redding N.J., Crisp D.J., Tang D., Newsam G.N. An efficient algorithm for Mumford-Shah segmentation and its application to SAR imagery // Proc. Conf. “Digital Image Computing: Techniques & Applications” (DICTA-99), Perth, Australia. 1999. P. 35–41.

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ КООПЕРАТИВНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕТОДАМИ АГЕНТНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИГР

Топаж А.Г. [1], Абрамова А.В.[2]

[1]*ООО «Бюро Гиперборея», Санкт-Петербург, Россия*
aleksandr.topazh@bureauhyperborea.ru
[2]*Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия*
abramova.math@gmail.com

Аннотация: Рассмотрено несколько моделей кооперативного внутривидового и межвидового сотрудничества в эволюционной постановке, характеризующихся определенным порядком величин выигрышей для сочетания кооперативной и «паразитической» линий поведения. Показано, что в рамках данных постановок принципы группового отбора естественным образом препятствуют внедрению и эволюционному успеху «мошеннических» стратегий и проявлению «трагедии общин».

В последнее время пристальное внимание специалистов в математической теории эволюции привлекает проблема устойчивости внутривидовых и межвидовых симбиотических взаимодействий к проявлению возможных мошеннических или паразитических стратегий поведения (Maynard Smith, 1982). При этом, в общем случае, приспособленность каждой стратегии социального взаимодействия зависит не только от сложившихся условий внешней среды, но и от того, каким поведением обладают другие особи, с которыми данный организм вступает в партнерские отношения. Таким образом, задача исследования устойчивости стратегий кооперативного поведения допускает постановку в терминах теории игр. При выполнении ряда условий динамика непрерывного распределения изучаемого признака в популяции под прессом естественного отбора подчиняется известному репликаторному уравнению (Page, Nowak, 2002):

$$\dot{f}(x) = f(x)\cdot(\varphi_x - \bar{\varphi});\ \bar{\varphi} = \int_X f(x)\cdot\varphi_x \cdot dx\,. \qquad (1)$$

При этом в общем случае приспособленность конкретного клона определяется всем текущим распределением, то есть $\varphi_x = \varphi\left(x, f(t)\right), t \in X$. Аналитическое решение интегро-дифференциального уравнения (1) определяет эволюционную динамику структуры рассматриваемого сообщества. В частности, устойчивые неподвижные точки отвечают предельным стационарным распределениям, к которым стремится распределение исследуемого признака в популяции на больших временах.

Альтернативным подходом для исследования устойчивости кооперативных взаимодействий может служить агентное имитационное моделирование (Adami et al., 2016). Использование этого метода позволяет изучить путем обработки результатов компьютерного эксперимента влияние факторов, которыми вынужденно пренебрегается при аналитическом подходе, связанном с интегрированием теоретического репликаторного уравнения (1).

Широко известно, что стратегии, направленные на взаимовыгодное сотрудничество, зачастую оказываются неустойчивыми в эволюционном смысле, так как не обладают механизмами защиты от внедрения эгоистических, паразитических шаблонов поведения. В математической социологии этот факт находит свое отражение в феномене «трагедии общин» (Березовская и др., 2012), а также в известных игровых постановках типа «дилеммы заключенного» или игры в «общественное благо» (public goods game). Вместе с тем, существует целый класс постановок, для которых в достаточно широком спектре параметров предельные устойчивые решения соответствуют кооперативным шаблонам поведения, то есть «трагедия общин» преодолевается естественным образом. Их общность заключается в конкретной последовательности величин выигрышей для условных «кооперативной» и «эгоистичной» стратегий с точки зрения отдельного игрока. Пояснение приводится в

таблице 1, где приведены соответствующие последовательности выигрышей для стратегий условного «кооператора» (C–cooperator) и «отказника» (D–defector) и порождаемые ими устойчивые решения (ЭСС) для нескольких известных и исследованных авторами оригинальных эволюционных игр. Общей чертой всех рассмотренных авторами моделей (строки 4-7) является то, что наибольший выигрыш дает именно сочетание CC. При этом у динамической системы существуют по крайней мере два устойчивых решения: популяция одних эгоистов и гармоничное общество кооператоров. Устойчивость последней конфигурации обуславливается действием группового отбора. Действительно, отказ от взаимодействия, безусловно, приносит эгоисту сравнительный выигрыш по сравнению с теми, кто вступит с ним во взаимодействие (DC>CD), но зато в отношении всех других индивидуумов, объединяющихся в агломерации между собой и повсеместно практикующими взаимовыгодное сотрудничество, он оказывается в проигрыше (DC<CC).

Таблица 1. Эволюционные игры (описание и вид решений)

№	Вид игры	Порядок выигрышей	ЭСС		
1	Дилемма заключенного	DC>CC>**DD**>CD	D		
2	«Общественное благо»	DC>CC>**DD**>CD	D		
3	«Ястребы-голуби»	DC>CC>CD>DD	смешанная		
4	Бобово-ризобиальный симбиоз	**CC**>DC>DD>CD	C		
5	«Реновация общего ресурса» (дискретная постановка)	**CC**>DC=**DD**>CD	D		C
6	«Реновация общего ресурса» (непрерывная постановка)	**CC**>DC=**DD**>CD	D	C	набор смешанных стратегий
7	«Социальные амебы»	**CC**>DC>**DD**>CD			

В докладе представлены результаты аналитического (с помощью численного решения интегро-дифференциального репликаторного уравнения (1)) и имитационного (с помощью специально построенных в высокоуровневой среде моделирования AnyLogic агентных моделей) исследования нескольких примеров подобного кооперативного взаимодействия:

- Модель биологической азотфиксации, представляющая собой пример симбиотического партнерства бобовых растений и клубеньковых бактерий – ризобий (Абрамова, Топаж, 2018)
- Модели группового использования и реновации неразделяемого общего ресурса в дискретной и непрерывной постановках
- Модификация модели жизненного цикла «социальных амеб» (Matsuda, Harada, 1990)

Наиболее интересным результатом, полученным для двух последних примеров, является наличие в спектре устойчивых стационарных решений бесконечного множества смешанных стратегий (Evolutionary Stable Set).

Литература

Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1982.

Page K., Nowak M. Unifying Evolutionary Dynamics // Journal of Theoretical Biology, 2002, (219), P. 93-98.

Adami C., Schossau J., Hintze A. Evolutionary game theory using agent-based methods // Physics of Life Reviews, 2016, (19), P. 1-26.

Березовская Ф.С., Карева И.Г., Карев Г.П. Возможно ли предотвратить «трагедию общего ресурса»? // Математическая биология и биоинформатика, 2012, Т.7, № 1, С. 30–44.

Абрамова А.В., Топаж А.Г. Исследование модели растительно-микробного симбиотического взаимодействия методами теории эволюционных игр // Математическая биология и биоинформатика, 2018, Т. 13, №1, С. 130-158

Matsuda H., Harada Y. Evolutionary stable stalk to spore ratio in cel-lular slime molds and the law of equalization in net incomes // Journal of Theoretical Biology, 1990, (147), P. 329-344.

ПРЕСЛЕДУЮЩИЕ ЖЕРТВ ХИЩНИКИ ПРЕОДОЛЕВАЮТ ЭФФЕКТ ОЛЛИ

Тютюнов Ю.В. [1,2], Титова Л.И. [2], Сен Д. [3], Банержи М. [3]

[1] *Южный научный центр РАН (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону, Россия*
yuri.tyutyunov@yandex.ru
[2] *Южный федеральный университет (ЮФУ), г. Ростов-на-Дону, Россия*
ltitova@sfedu.ru
[3] *Индийский технологический институт (IITK), г. Каннур, Индия*
malayb@iitk.ac.in

Аннотация: Исследована пространственная модель системы хищник–жертва с опосредованным трофотаксисом и эффектом Олли в популяции хищника. Показано, что увеличение коэффициента таксиса дестабилизирует пространственно-однородные режимы и ведёт к установлению неоднородной динамики. Формирующиеся при этом плотные локальные скопления активно преследующих жертв хищников позволяют им преодолеть негативные последствия эффекта Олли, предотвращая вымирание популяции.

1. Математическая модель

Изучена математическая модель пространственно-временной динамики системы хищник–жертва, представляющая собой систему дифференциальных уравнений с частными производными типа таксис–диффузия–реакция (Tyutyunov et al., 2019):

$$\begin{cases} \dfrac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \dfrac{NP}{\beta+N} + \delta_N \dfrac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \dfrac{\partial P}{\partial t} = \dfrac{\alpha NP}{\beta+N} \cdot \dfrac{P}{P+\theta} - \mu P - \dfrac{\partial}{\partial x}\left(P \dfrac{\partial S}{\partial x}\right) + \delta_P \dfrac{\partial^2 P}{\partial x^2}; \\ \dfrac{\partial S}{\partial t} = \kappa N - \eta S + \delta_S \dfrac{\partial^2 S}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (1)$$

где N и P – плотности популяций жертв и хищников. Локальная кинетика системы соответствует модели Розенцвейга – МакАртура (Rosenzweig, MacArthur, 1963), в которой дополнительно учтён эффект Олли (Allee, 1931; Stephens, Sutherland, 1999) в популяции хищника. Множитель $P/(P+\theta)$ обеспечивает снижение эффективности воспроизводства хищников при уменьшении их численности (Zhou et al., 2005; Petrovskii et al., 2008). Преследование хищниками жертв реализовано как опосредованный трофотаксис (Tyutyunov et al., 2017), стимулом которого является некоторая выделяемая жертвами с интенсивностью κ субстанция S (запах, феромон, экзометаболит), диффузионно распространяющаяся и распадающаяся с интенсивностью η. Потоки популяционных плотностей и стимула таксиса через границы местообитания отсутствуют:

$$\partial N/\partial x\big|_{x=0,1} = \partial P/\partial x\big|_{x=0,1} = \partial S/\partial x\big|_{x=0,1} = 0. \quad (2)$$

2. Результаты исследования

При отсутствии пространственных эффектов, в случае локальной устойчивости однородного стационарного состояния системы, соответствующего сосуществованию хищников и их жертв, возрастание параметра α, характеризующего прожорливость и/или плодовитость хищника, ведёт к возникновению и дальнейшему увеличению амплитуды однородного по пространству колебательного режима C (см. рисунок 1а), а затем — к вымиранию популяции хищников, обусловленному эффектом Олли. Однако достаточно интенсивный таксис хищника дестабилизирует, как нетривиальное равновесие модели, так и периодический однородный по пространству режим, при установлении пространственно-

неоднородных (периодических, квазипериодических и хаотических) аттракторов (см. рисунок 1б). Более того, индуцированные трофотаксисом пространственно-неоднородные режимы могут быть продолжены по параметру Олли θ до значений, при которых в точечной версии модели (1)–(2) внутреннее равновесие вообще отсутствует.

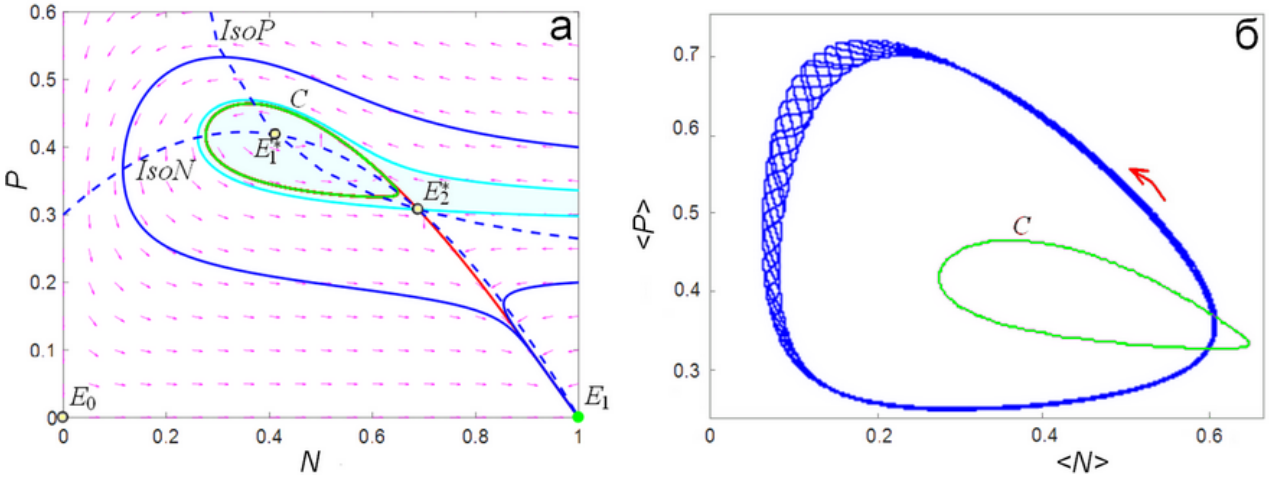


Рисунок 1 – В отличие от точечной модели (а), где выход за пределы отмеченного светлым фоном бассейна притяжения однородного цикла *C* означает вымирание хищника, область сосуществования видов в пространственной модели (б) значительно больше

3. Выводы

В отличие от модели Розенцвега – МакАртура, пространственная модель (1)–(2), учитывающая опосредованный трофотаксис и эффект Олли в популяции хищника, демонстрирует реалистичные динамические режимы. Трофотаксис позволяет хищникам преодолеть негативные последствия эффекта Олли, значительно расширяя область значений параметров, при которых возможно сосуществование видов.

Результаты получены в ходе реализации ГЗ ЮНЦ РАН, тема № 01201363188 «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем» (Ю.В. Тютюнов); БЧ ГЗ ЮФУ, тема № 1.5169.2017/8.9 «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» (Л.И. Титова); проекта РФФИ № 18-01-00453 А «Мультистабильные пространственно-временные сценарии в популяционных системах» (Ю.В. Тютюнов).

Литература

Allee W.C. Animal Aggregations: A Study in General Sociology. Chicago: Chicago Univ. Press, 1931. 431 p.

Petrovskii S., Blackshaw R., Li B.L. Consequences of the Allee effect and intraspecific competition on population persistence under adverse environmental conditions // Bulletin of Mathematical Biology. 2008. Vol. 70. No. 2. P. 412–437.

Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions // American Naturalist. 1963. Vol. 97. No. 895. P. 217–223.

Stephens P.A., Sutherland W.J. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation // Trends in Ecology and Evolution. 1999. Vol. 14. No. 10. P. 401–405.

Tyutyunov Yu.V., Sen D., Titova L.I.. Banerjee M. Predator overcomes the Allee effect due to indirect prey–taxis // Ecological Complexity. 2019. (in press)

Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey–taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov–type model for predator–prey system // Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P. 170–180.

Zhou S.-R., Liu Y.-F., Wang G. The stability of predator–prey systems subject to the Allee effects // Theoretical Population Biology. 2005. Vol. 67. P. 23–31.

ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ БОЛЕЕ ИЗМЕНЧИВИЙ ВИД СИЛЬНЕЙШИМ КОНКУРЕНТОМ?

Ухманьски Я.

Институт Экологии и Биоэтики, Факультет Христианской Философии, Университет Кардинала Стефана Вышиньского, Варшава, Польша
j.uchmanski@uksw.edu.pl

Будем рассматривать динамику популяции двух видов, которые конкурируют за общие ресурсы. В модели описывается рост особи, скорость которого зависит от количества ресурсов. Количество потомков зависит от веса достигнутого в конце периода роста. Особи в популяции различные: одни получают больше ресурсов, другие меньше. Две версии с различной индивидуальной изменчивостью будут анализироваться. В первой изменчивость случайная – распределение особей по количеству получаемых ресурсов симметричное. Во второй изменчивость является результатом внутривидовой конкуренции – для каждого вида распределение особей по количеству получаемых ресурсов асимметричное (в популяции больше тех особей, которые получают меньше ресурсов). В первом варианте модели два вида будут сосуществовать, если их изменчивость, которую измеряем шириной распределения получаемых ресурсов, идентична или немного различается. Если изменчивость одного вида гораздо больше другого, сильнейшим конкурентом является более изменчивый вид, но это утверждение имеет статистический характер. При повторных симуляциях более изменчивый вид оказывается сильнейшим конкурентом более часто, но появляются также симуляции, в которых менее изменчивый вид вытесняет более изменчивый. Во втором варианте модели виды будут сосуществовать, если их изменчивости равны. Если их изменчивости различные, результат зависит от того, каким способом эти различия были введены. Если большая изменчивость означает больше особей с высокой консумпцией ресурсов, тогда такой вид является сильнейшим конкурентом. И наоборот, если большая изменчивость означает больше особей с низкой консумпцией ресурсов, тогда будем наблюдать сосуществование видов, или даже сильнейшим конкурентом будет менее изменчивый вид.

ДИФФУЗИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ ВЕРТИКАЛЬНОЙ МИГРАЦИИ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ПОЧВАХ ЗОН ТЕХНОГЕННОГО И АГРОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Фрид А.С., Борисочкина Т.И.

Почвенный институт имени В.В.Докучаева, Москва, Россия
asfrid@mail.ru

Аннотация. Сделана попытка обобщения накопленных авторами оценок диффузионных параметров моделей миграции 7 тяжёлых металлов и фтора в зонах загрязнения разных регионов и почв. Изучена структура имеющейся выборки, взаимосвязи между факторами и диффузионными параметрами.

1. Введение

Экспериментальные исследования вертикальной миграции тяжёлых металлов (ТМ) в почвах в полевых условиях при загрязнении немногочисленны. А оценки параметров моделей миграции ТМ в этих условиях вообще единичны (если не учитывать загрязнение техногенными радионуклидами). Цель работы – попытка обобщения накопленных авторами оценок параметров моделей миграции ТМ при разных условиях загрязнения в почвах различных регионов. Наличие таких оценок позволят делать долгосрочные прогнозы.

2. Объекты и методы

Для оценки параметров моделей миграции в основном использованы литературные данные по профильному загрязнению почв ТМ (Zn, Pb, Cu, Cd, Ni, Fe, Mn) и фтора, которые позволяли конкретизировать начальные и граничные условия, сроки загрязнения и давали возможность применить к ним сравнительно простые точные решения уравнений диффузии и/или конвективной диффузии с малым числом искомых параметров. Всего на данный момент оценено 73 концентрационных профиля. В большинстве случаев имели дело с многолетними (десятки лет) сроками загрязнения, что позволяло не учитывать дифференциацию параметров моделей по глубине и времени (т.е. оценённые параметры являются усреднёнными, «кажущимися»).

Полученный массив значений привязки объектов, коэффициентов диффузии (D) и конвективной диффузии (Dk) анализировали путём одномерных и многомерных группировок по 4 факторам (загрязняющие элементы - 8, регионы – 6, почвы – 10, виды орошения – 3), а также дисперсионным анализом.

3. Результаты

Изучение связей между 4 факторами в номинальной шкале (таблицы сопряжённости) осуществляли по двум разным алгоритмам – критерию χ^2 и мере связи Гудмена-Краскала. Найдено, что в данной выборке были значимы связи регионов с почвами и орошением, почв с орошением. Другие парные связи были неопределённы.

Многомерная группировка объектов по всем 4 факторам проведена в номинальной шкале методом главных компонент. Выборка разбилась на 2 большие группы, различающиеся в основном наличием (группа 1) или отсутствием (группа 2) почв Египта. Эти группы показали резкие различия и по статистическим характеристикам значений D и Dk (таблица). Видно, что за счёт орошаемых почв Египта диффузионные параметры в группе 1 на 2 порядка выше, чем в группе 2. Предварительно мы это связываем с засолённостью этих почв и оросительных вод.

Проведён 4-факторный дисперсионный анализ для значений D и Dk, который подтвердил очень высокую корреляцию между регионами и почвами уже по влиянию на эти

диффузионные параметры; Эти же 2 фактора показали наибольший вклад в варьирование D и Dk, меньший вклад показали орошение и загрязняющие элементы.

Таблица. Статистические характеристики значений D и Dk ($см^2/с$) для двух групп объектов

Группа	$D \cdot 10^8$		$Dk \cdot 10^8$	
	медиана	квартили	медиана	квартили
1	185	95-386	190	53-280
2	1.55	0.76-3.5	1.1	0.5-3.55

Оценены также медианы и квартили D и Dk по отдельным загрязняющим элементам, регионам, почвам и видам орошения. По загрязняющим элементам наибольшие значения (без почв Египта) найдены для Cd, наименьшие – для Fe (для почв Египта наибольшие – Cd, наименьшие – Ni, Zn). По регионам наибольшие значения найдены, естественно, для Египта, наименьшие – для Испании. По почвам наибольшие значения найдены для пустынной засолённой почвы (Египет), наименьшие – для карбонатно-песчаной почвы (Испания). По видам орошения наибольшие значения найдены при орошении сточными водами, наименьшие – в почвах без орошения (промежуточный вариант – орошение природными водами).

4. Заключение

Малопараметрические модели миграции (диффузионная и конвективно-диффузионная) в большинстве случаев оказываются адекватными для описания вертикальных распределений концентраций загрязняющих веществ (тяжёлых металлов и фтора) в почвах. Это позволяет делать долгосрочные прогнозы профильного загрязнения почв в изученных условиях. Для экстраполяции на другие условия имеющаяся выборка недостаточна, требуется её расширение.

ПРОСТЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ СО СЛОЖНЫМИ ДИНАМИЧЕСКИМИ РЕЖИМАМИ

Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Шлюфман К.В.

Институт комплексного анализа региональных проблем, Биробиджан, Россия
frisman@mail.ru

Аннотация: Приводится обзор основных результатов, полученных при разработке, анализе и верификации популяционных моделей, основанных на рекуррентных уравнениях. Обсуждается фазовая мультистабильность предельных циклов, характерных для этих моделей. Особое внимание уделяется квазипериодическим колебаниям, мультистабильности и мультирежимности, обнаруженным в моделях популяций, обладающих возрастной структурой и развивающихся при изменяющихся факторах внешней среды.

В начале 70-х годов прошлого века математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффектными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях. С одной стороны эти модели представлялись достаточно адекватными при описании динамики видов, характеризующихся сезонным периодом размножения. С другой – рекуррентные уравнения легко анализировались численно, благодаря использованию быстро развивающейся вычислительной техники. Неожиданно оказалось, что эти «простенькие» модели, обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов, весьма сложно эволюционирующих при изменении параметров модели.

Наиболее яркая особенность этих моделей заключалась в том, что при увеличении репродуктивного потенциала моделируемой популяции (обозначим его a) происходила бифуркационная потеря устойчивости равновесия, которая сопровождается возникновением предельного цикла длины 2 (2-цикла), т.е. возникновением колебаний с периодом в два года.

Фактически при этой бифуркации возникает не один, а два 2-цикла, отличающиеся фазой колебаний. Соответственно, такая система оказывается бистабильной: из одних начальных условий решения сходятся к одному 2-циклу, из других - к другому. Потерявшая устойчивость стационарная точка лежит на границе областей (бассейнов) притяжения двух устойчивых 2-циклов.

При дальнейшем увеличении репродуктивного потенциала решения уравнения сходятся к устойчивым предельным циклам длины 4, затем к предельным циклам длины 8 и т.д. Описанные изменения характера динамики численности, заключающиеся в возникновении серии устойчивых циклических траекторий с длинами циклов, равными целым степеням числа 2, принято называть первой серией бифуркаций. Сценарий образования этих циклов принято называть сценарием Фейгенбаума. Естественно он приводит и к соответствующему усложнению фазовой мультистабильности.

При дальнейшем росте a поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим. Однако зоны хаотического поведения численности перемежаются с «окнами» периодического, т.е. регулярного поведения.

Следует отметить, что весьма часто попытки применения данной модели к описанию и прогнозу динамики конкретных природных популяций оказывались малопродуктивными: модельные кривые, отлавливая тенденции изменения численности, статистически плохо описывали наблюдаемую динамику реальных популяций.

Ситуация существенно меняется, если анализировать динамику численности популяций с учетом возрастной структуры. В ряде случаев применение модели с учетом возрастной структуры к описанию реальной динамики позволяет существенно улучшить качество аппроксимации. На наш взгляд, это связано с тем, что здесь помимо хаотических колебаний возникают квазипериодические. Дело в том, что нетривиальное равновесие, даже весьма

простой системы с возрастной структурой может потерять устойчивость как по сценарию Фейгенбаума (через каскад бифуркаций удвоения периода), так и по сценарию Неймарка-Сакера, который является аналогом бифуркации Хопфа (точнее Пуанкаре-Андронова-Хопфа) и приводит к квазипериодической динамике. Как правило, точечные оценки параметров модели, полученные на основе данных о динамике реальных популяций, попадают в область именно квазипериодической динамики.

Примечателен тот факт, что в ходе исследования моделей с возрастной структурой была обнаружена еще одна форма мультистабильности динамических режимов, которая выражается в сосуществовании устойчивой нетривиальной неподвижной точки и устойчивых циклов, в частности, 3- или 4-цикла при одних и тех же значениях популяционных параметров (Фрисман и др., 2015). Тип предельного (окончательно установившегося) динамического режима определяется в этом случае начальными условиями (значениями численности): при одних численностях популяция стремится к равновесию, при других - устанавливаются колебания численности. Обнаруженная мультистабильность позволяет объяснить, как возникновение колебаний с периодом 3 и 4 года, так и исчезновение флуктуаций. Это означает, что динамика реальных популяций, описываемых такими моделями, может демонстрировать режимы, сопровождающиеся сменой таких типов динамики.

Следующим этапом улучшения адекватности рассматриваемых моделей является учет влияния внешних факторов. Это связано с тем, что коэффициенты, характеризующие репродуктивные потенциалы особей, теперь не являются постоянными величинами, а принимают значения в зависимости от степени воздействия внешних факторов.

Проведенные исследования позволяет заключить, что действие внешнего случайного фактора на системы, описываемые дискретными моделями, в которых наблюдается мультистабильность (зависимость предельных режимов динамики от начальных условий), приводит к качественно новому явлению – мультирежимности. Это явление заключается в перманентных сменах динамического режима, обусловленных блужданием популяционных параметров в параметрическом пространстве и значительными трансформациями фазового пространства (областей притяжения).

Особый интерес представляет наличие периодических изменений факторов внешней среды. В частности, они могут приводить к периодическому изменению репродуктивного потенциала (мальтузианского параметра) рассматриваемых популяций. В популяциях с постоянным мальтузианским параметром его рост приводит к потере устойчивости ненулевого равновесия и бифуркационному возникновению устойчивых колебаний. При периодическом мальтузианском параметре двухгодичные колебания формируются в процессе возбуждения внешним периодическим воздействием, а так же в результате параметрического резонанса, который приводит к формированию 2-цикла с большой амплитудой. При этом “внутри” сформированного цикла рождаются новые циклы, что приводит к существенному усложнению динамики и возникновению мультистабильности (точнее бистабильности). Таким образом, обнаружено, что периодическое изменение факторов внешней среды может привести к синхронным изменениям численности популяций. Однако, возможны и асинхронные собственные колебаний численности. В параметрическом пространстве рассматриваемой модели выявлены обширные области мультистабильности, в которых при одних и тех же значениях параметров могут сосуществовать нескольких устойчивых режимов: разных циклов конечной длины или цикла конечной длины и хаоса. Это указывает на возможность, наблюдать в сообществе, находящемся под воздействием периодически меняющихся средовых факторов, как регулярную, так и нерегулярную популяционную динамику.

АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО ПОДМОСКОВЬЯ

Фролова Г.Г. [1], Фролов П.В. [1], Шанин В.Н. [1,2,3], Иванова Н.В.[3]

[1] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Пущинский научный центр биологических исследований РАН», Пущино, Россия*
gulfina.frolova@gmail.com
[2] *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*
shaninvn@gmail.com
[3] *Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*
natalya.dryomys@gmail.com

Аннотация: Проведен количественный анализ зависимости выживаемости и видового состава древесного подроста в сухих, бедных сосновых лесах южного Подмосковья от комплекса экологических факторов. Результаты исследования показали, что основными факторами, влияющими на естественное лесовозобновление, являются характеристики почвы и освещенность, в том время как зависимости возобновления деревьев от доминантов живого напочвенного покрова выявлено не было.

Важность изучения функционирования лесных экосистем определяется их глобальным значением для биосферы (Демаков, 2000; Сеннов, 2005; Луганский и др., 2010). Важнейшим показателем устойчивого развития лесов, особенно в условиях, далеких от экологического оптимума, является успешное естественное возобновление древостоя (Денисов и др., 2009). Процессы, регулирующие динамику возобновления, и их взаимодействие, по своей сути сложны, и определить вклад конкретного фактора в общий процесс возобновления древостоя без комплексного мониторинга экологических условий на микроуровне не представляется возможным. Целью данного исследования является выявление взаимосвязи выживаемости и видового состава древесного подроста в сухих и бедных сосновых лесах с комплексом факторов на микроуровне. Были рассмотрены следующие факторы: абиотические (влажность почвы, освещенность под пологом), биотические (структура живого напочвенного покрова (ЖНП)) и эдафические (мощность подстилки и верхнего минерального горизонтов почвы, концентрация биофильных элементов в них).

Полевые исследования были проведены в весенне-летний период в сосняках Серпуховского района Московской области. Было заложено 13 временных пробных площадей (ПП), каждая из которых состояла из двух смежных участков: на одном участке подрост присутствовал, а на прилегающем участке подроста не было. На каждом участке были определены абсолютная полнота и формула древостоя с помощью цепного реласкопа, доминанты травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, измерена мощность подстилки и ее влажность, произведен отбор образцов органогенного (подстилка) и органо-минерального горизонтов почвы для определения концентрации углерода и азота: по одной смешанной пробе (метод конверта) с каждого участка. Для определения освещенности (выраженной через средневзвешенный показатель пропускания излучения GLI) на каждом участке была произведена съемка в зенит при помощи фотоаппарата с циркулярным объективом, угол обзора которого равен 180 градусам. На участках с подростом был произведен обмер высот и диаметров каждой особи подроста (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) H.Karst., *Quercus robur* L., *Betula* spp.), определена их жизненность. При обработке данных использовался анализ главных компонент, попарное сравнение экологических факторов на участках с подростом и без него, а также многомерный многофакторный корреляционный анализ.

По доминантам ЖНП исследованные ПП относились к шести типам: зеленомошный, черничный, кустарничково-зеленомошный, вейниковый, кустарничково-осоковый сфагновый и мертвопокровный. Видовой состав подроста различался между типами исследованных сообществ. Анализ зависимости обилия древесного подроста от типа сообщества не выявил взаимосвязь данных параметров как на участках с подростом и без него в пределах одной ПП, так и между отдельными ПП. Это можно объяснить тем, что в условиях бедных местообитаний экологические условия и конкуренция с растениями верхнего яруса оказывают более существенное влияние на выживание древесного подроста, чем конкуренция с растениями ЖНП, что соотносится с имеющимися литературными данными (Jagodziński et al., 2017). Проведенный анализ главных компонент показал, что первые две оси объясняют 76.5% вариации между площадками с присутствием подроста и без него. Наибольший вклад в 1-ю ось вносят факторы, определяющие почвенное богатство (соотношение C:N в органогенных и органоминеральных горизонтах почвы, а также мощность подстилки), во 2-ю ось – освещенность под пологом и влажность почвы в слое 0–6 см. Участки с подростом расположены в области более высоких значений освещенности и меньшей влажности. Зависимость обилия подроста от рассматриваемых факторов видоспецифична, так, для сосны определяющими являются освещенность и влажность, подрост ели был наиболее обилен на участках с высокими показателями почвенного богатства. Основными факторами, влияющими на жизненность подроста, были освещенность и влажность. Подрост всех рассматриваемых видов характеризовался более высокой жизненностью при более высоких значениях GLI и низкой влажности. Средние значения GLI, мощности подстилки, а также соотношения C:N органо-минерального горизонта были выше на площадках с подростом, а средние значения объемной влажности почвы в слое 0–6 см и соотношения C:N подстилки на них были ниже. При этом попарное сравнение экологических условий на участках с подростом и без него показало наличие статистически значимых различий только для объемной влажности почвы в слое 0–6 см ($p < 0.005$). Взаимосвязь между значениями GLI и различными характеристиками почвы не была установлена, однако наблюдалась обратная линейная зависимость разности влажности от разности GLI в пределах одной ПП на участках с подростом и без него. Наличие зависимости разности объемной влажности почвы в слое 0–6 см от разности GLI в парах участков с подростом и без него при отсутствии зависимости между абсолютными значениями этих факторов можно объяснить тем, что на влажность почвы, помимо инсоляции, оказывают влияние другие факторы, такие как микрорельеф, близость грунтовых вод и другие. При сравнении участков одной площадки с подростом и без него, измерения на которых проводились одновременно, влияние этих факторов было минимальным, и основным действующим фактором, влияющим на испарение влаги с поверхности почвы, и, как следствие, изменение объемной влажности в слое 0–6 см, являлась инсоляция. Это позволяет сказать, что, несмотря на статистическую значимость различий объемной влажности в парах с подростом и без него, ключевую роль в наличии или отсутствии подроста среди абиотических факторов играет именно освещенность под пологом.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 18-34-00556).

Литература

Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл. – 2000. – 416 с.

Денисов С.А., Демичева Н.В., Егоров В.М. Теория и практика естественного возобновления леса. Режим доступа: http://csfm.volgatech.net/elearning/vozobnovlenie/text/ (Дата обращения 15.07.2019).

Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н. Лесоведение: учебн. пособие / Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н.: Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. – 2010. – 432 с.

Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство. Учебник для студентов вузов. – М.: Академия, 2005. – 256 с.

Jagodziński A.M., Horodecki P., Rawlik K., Dyderski M.K. Do understorey or overstorey traits drive tree encroachment on a drained raised bog? // Plant Biology. – 2017. – Vol. 19. – No. 4. – P. 571–583.

МЕТОДИКА ВЫЧИСЛЕНИЯ ИНДЕКСА ПРОПУСКАНИЯ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ ПОЛОГОМ ПО ПОЛУСФЕРИЧЕСКОЙ ФОТОГРАФИИ

Фролов П.В. [1], Фролова Г.Г. [1], Шанин В.Н. [1,2], Быховец С.С.[1]

[1] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Пущинский научный центр биологических исследований РАН», Пущино, Россия*
gulfina.frolova@gmail.com
[2] *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*
shaninvn@gmail.com

Аннотация: Приведена методика получения и обработки полусферических фотографий для вычисления индекса пропускания солнечной радиации пологом.

Изучение пропускания солнечной радиации пологом леса необходимо для решения широкого круга задач, включая выявление условий естественного лесовозобновления, анализ круговорота биофильных элементов и анализ влияния глобальных изменений климата (Chen et al., 1997; Macfarlane et al., 2007), мониторинга состояния лесных экосистем (Macfarlane, 2011), а также определения индекса листовой поверхности, необходимого для калибровки данных дистанционного зондирования, полученных при аэро- и космосъемке (Wang et al. 2004). Проведение прямых измерений пропускания света пологом леса затруднено в связи с высоким уровнем пространственной и временной изменчивости измеряемых параметров (Chen et al., 1997). Следовательно, для оценки пропускания солнечной радиации пологом леса необходимо применение косвенных методов, одним из которых является полусферическая фотография.

Для оценки пропускания солнечной радиации пологом леса нами использовались фотографии, сделанные с помощью фотоаппарата Canon D600 с циркулярным полусферическим объективом Sigma AF 4.5/2.8 EX DC HSM Fisheye Canon, угол обзора которого равен 180 градусов. Фотографирование проводилось в зенит (выравнивание фотоаппарата проводилось при помощи карданова подвеса), верх кадра ориентировался на истинный север с учетом магнитного склонения, которое вычислялось для конкретной точки съемки по всемирной магнитной модели геомагнитного поля Земли WMM (Chulliat et al., 2015).

Фотографическая экспозиция существенно влияет на долю просветов в пологе (Zhang et al., 2005) и, как следствие, на результат выявления порога бинаризации изображения (Macfarlane et al., 2007; Zhang et al., 2005). Изображения, сделанные с автоматической экспозицией, недооценивают долю просветов в пологах с низкой плотностью, в то же время переоценивают долю просветов в пологах со средней и высокой плотностью (Zhang et al., 2005). Следовательно, экспозиция устанавливалось вручную в 2 этапа:

- эталонная экспозиция измерялась на участках с открытым небом, диафрагма устанавливалась для обеспечения достаточной глубины резкости;
- выдержка увеличивалась на 2 ступени относительно открытого неба (Zhang et al., 2005; Macfarlane et al., 2007), диафрагма не изменялась.

Такой метод настройки экспозиции высвечивает небо, обеспечивая достаточный контраст между пологом и просветами, при этом на него не влияет плотность полога (Zhang et al., 2005).

Для выявления порогового значения для разделения пикселей, относящихся к небу и к пологу, и, таким образом, получения бинарного изображения использовался синий канал RGB. Это связано с тем, что элементы листвы имеют гораздо меньшую отражающую способность и коэффициент пропускания в синей области видимого электромагнитного спектра (Leblanc et al., 2005; Zhang et al., 2005; Macfarlane, 2011), в то время, как различие

яркости облаков и голубого неба в данной области спектра минимально. В связи с тем, что пороговое значение, подобранное вручную, может являться источником ошибок из-за его субъективности (Cescatti, 2007; Jarčuška et al., 2010), был применен автоматический метод вычисления порога бинаризации Нобиса-Хунцикера (Nobis, Hunziker, 2005), не зависящий от оператора.

Полученное черно-белое изображение затем используется в качестве маски для расчета того, какая доля поступающего света пропускается через эту маску, то есть определяет пропускание диффузного и прямого излучения. Световой режим под пологом определяется не только количеством и размером просветов в пологе, но и тем, насколько расположение их проекций совпадает с траекторией Солнца на небосклоне. Падающее на полог излучение варьирует в соответствии с дневным и годовым циклом, а также зависит от облачности. Для вычисления надпологовой прямой и рассеянной радиации используются климатические данные, полученные из радиационной модели PVGIS (Šúri et al., 2005), предназначенной для прогнозирования мощности, которая может быть получена от солнечных батарей. Объединение этой модели с маской пропускания излучения (бинаризованным полусферическим изображением) позволяет прогнозировать мощность излучения, доступную растениям живого напочвенного покрова на конкретной территории за вегетационный период и средневзвешенный показатель пропускания излучения global light index (GLI).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 18-34-00556).

Литература

Cescatti A. Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques //Agricultural and Forest Meteorology. – 2007. – Vol. 143. – No. 1–2. – pp. 1–12.

Chen J.M., Rich P.M., Gower, S.T., Norman J.M., Plummer S. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements //Journal of Geophysical Research: Atmospheres. – 1997. – Vol. 102. – No. D24. – pp. 29429–29443.

Chulliat A., Macmillan S., Alken P., Beggan C., Nair M., Hamilton B., Woods A., Ridley V., Maus S., Thomson A., 2015, The World Magnetic Model for 2015–2020: Technical Report, National Geophysical Data Center.

Jarčuška B., Kucbel S., Jaloviar P. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy //J. of Forest Science. – 2010. – Vol. 56. – No. 4. – pp. 147–153.

Leblanc S.G., Chen J.M., Fernandes R., Deering D. W., Conley A. Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests //Agricultural and Forest Meteorology. – 2005. – Vol. 129. – No. 3–4. – pp. 187–207.

Macfarlane C. Classification method of mixed pixels does not affect canopy metrics from digital images of forest overstorey //Agricultural and Forest Meteorology. – 2011. – Vol. 151. – No. 7. – pp. 833–840.

Macfarlane C., Hoffman M., Eamus, D., Kerp N., Higginson S., McMurtrie R., Adams M. Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography //Agricultural and forest meteorology. – 2007. – Vol. 143. – No. 3. – pp. 176–188.

Nobis M., Hunziker U. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection //Agricultural and forest meteorology. – 2005. – Vol. 128. – No. 3–4. – pp. 243–250.

Šúri M., Huld T. A., Dunlop E. D. PV-GIS: a web-based solar radiation database for the calculation of PV potential in Europe //International Journal of Sustainable Energy. – 2005. – Vol. 24. – No. 2. – pp. 55–67.

Wang Y., Woodcock C.E., Buermann W., Stenberg P., Voipio P., Smolander H., Häme T., Tian Y., Hu J., Knyazikhin Y., Myneni R.B. Evaluation of the MODIS LAI algorithm at a coniferous forest site in Finland //Remote sensing of Environment. – 2004. – Vol. 91. – No. 1. – pp. 114–127.

Zhang Y., Chen J.M., Miller J.R. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation //Agricultural and Forest Meteorology. – 2005. – Vol. 133. – No. 1–4. – pp. 166–181.

МОДЕЛЬ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В КЛЕТКАХ МИКРОВОДОРОСЛИ CHLORELLA VULGARIS ДЛЯ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ АТФ И ОПТИМИЗАЦИИ НАКОПЛЕНИЯ ПОЛИФОСФАТОВ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Фурсова П.В. , Плюснина Т.Ю., Хрущев С.С., Соловченко А.Е.

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия
fursova@biophys.msu.ru

Аннотация: Предложена гибридная модель поглощения фосфатов из среды клетками *Chlorella vulgaris*. Модель связывает разные физиологические уровни клеточных процессов и состоит из двух блоков: системы дифференциальных и линейных уравнений. Выделена стадия роста культуры с максимальным накоплением полифосфатов. Продемонстрировано перераспределение потоков центрального метаболизма клетки и соответствующее изменение уровня синтезируемых АТФ при разной доступности неорганического фосфора.

1. Введение

Одним из важнейших элементов, необходимых для существования живых организмов является фосфор. Клетки микроводорослей способны накапливать фосфор в виде полифосфатов, которые выполняют в клетке многочисленные функции, в частности, участвуют в энергетическом обмене.

Способность микроводорослей накапливать фосфаты может быть использована для решения комплексной биотехнологической задачи. На первом этапе происходит очистка сточных вод от фосфатов. На втором этапе клетки, обогащенные фосфатами, служат эффективным удобрением для выращивания злаковых культур. Понимание механизмов регуляции и возможность управления процессами накопления полифосфатов могут быть использованы для разработки оптимальных технологических режимов.

В работе предложена гибридная модель поглощения фосфатов из среды клетками *Chlorella vulgaris* в условиях избытка и недостатка фосфора. Модель связывает разные физиологические уровни клеточных процессов и состоит из двух соответствующих блоков. Первый блок представляет собой систему 5-ти дифференциальных уравнений, описывающих поглощение фосфора из среды, включение неорганического фосфата в биомолекулы, формирование и рост пула полифосфатов, а также увеличение биомассы в процессе роста культуры. Второй блок модели построен на основе балансовых (потоковых) уравнений, описывающих центральные метаболические пути, электротранспортные цепи дыхания и фотосинтеза. В схеме реакций учтены затраты и синтез АТФ, а также вовлечение и высвобождение неорганического фосфора.

2. Результаты и обсуждение

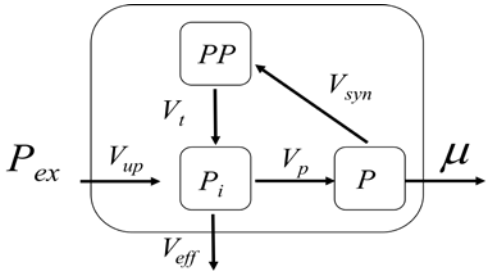
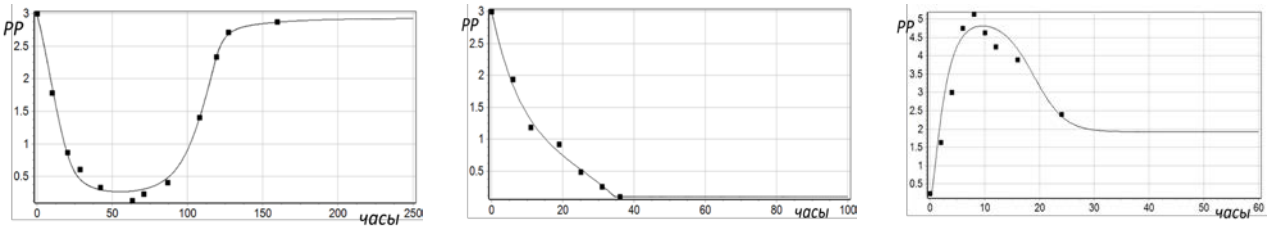


Рисунок 1 – Схема модели

Схема модели дифференциальных уравнений приведена на рисунке 1. Переменными являются количество клеток в культуре (C), концентрация фосфатов в среде (P_{ex}), концентрации неорганического (P_i) и органического (P) фосфора в клетке (АТФ, ДНК, РНК, фосфолипиды и т.д.), а также внутриклеточная концентрация полифосфатов (PP). Скорость изменения каждой переменной представляет собой сумму скоростей фосфорного обмена, представленных на рисунке 1. Соответствующие скорости реакция описывали с учетом минимальной квоты по

содержанию в клетке неорганического фосфора и максимально возможного содержания фосфора в органической форме.

Параметризацию модели проводили по данным экспериментов (Aitchison, Butt, 1973). Культуру клеток зеленых микроводорослей *Chlorella vulgaris* выращивали в нормальных условиях, затем пересаживали в среду, не содержащую фосфора, а после периода голодания его вновь добавляли в среду. Экспериментальные данные и модельные предсказания содержания полифосфатов в клетке представлены на рисунке 2. Максимальное содержание полифосфатов в расчёте на одну клетку наблюдается через 10 часов после добавления фосфора. Однако, как показывает модель, максимальная суммарная концентрация полифосфатов в культуре клеток достигается на 16-й час после отмены фосфорного лимитирования.



Культура в нормальных условиях | Культура в условиях голодания по фосфору | После добавления фосфора к голодающей культуре

Рисунок 2 – Концентрация полифосфатов в клетке (*PP*, мкмоль/10^{10}кл) при различном содержании фосфатов в среде в процессе роста культуры

Центральный метаболизм клетки моделировали с помощью стехиометрической (потоковой) модели (*flux balance analysis – FBA*), которые рассматриваются как квазистационарные по отношению к скорости роста и скорости изменения условий среды (Varma, Palsson, 1994). Скорости потоков для 21 метаболита рассчитывали, решая задачу линейного программирования. В качестве ограничений использовали данные о скоростях перехода фосфора в органическую форму, полученных из дифференциальных уравнений первого блока модели.

Согласно полученным результатам направление потоков центрального метаболизма в состоянии стресса, вызванном фосфорным голоданием, совпадало с направлением катаболических процессов. Через 30 часов после добавления фосфора в среду наблюдается перераспределение метаболических потоков с преобладанием анаболических реакций. В модели уровень синтеза АТФ в условиях фосфорного голодания в клетке существенно снижается, что согласуется с экспериментальными данными (Beardall et al., 2005). Было показано, что максимальный уровень синтеза АТФ, в несколько раз превышающий показатели в норме, наблюдается сразу после добавления фосфора в среду к голодающей культуре.

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (проект 14.616.21.0081/RFMEFI61617X0080).

Литература

Aitchison P. A., Butt V. S., The relation between the synthesis of inorganic polyphosphate and phosphate uptake by Chlorella vulgaris // Journal of Experimental Botany. 1973. V. 24. № 3. P. 497–510.

Beardall J., Roberts S., Raven J. A. Regulation of inorganic carbon acquisition by phosphorus limitation in the green alga Chlorella emersonii // Canadian Journal of Botany. 2005. V. 83. P. 859–864.

Varma A., Palsson B. O. Metabolic flux balancing: basic concepts, scientific and practical use // Nat. Biotechnol. 1994. V. 12. № 10. P. 994–998.

ПРИМЕНЕНИЕ НЕЙРОСЕТЕВОЙ МОДЕЛИ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ СТРЕССА ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ФОТОБИОРЕАКТОРЕ

Хрущев С.С., Плюснина Т.Ю., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Российская Федерация
styx@biophys.msu.ru

Аннотация: разработана нейросетевая модель со спонтанным обучением, предназначенная для идентификации параметров отдельных фаз индукции флуоресценции хлорофилла *a*. С помощью модели были проанализированы данные, полученные при выращивании культуры микроводорослей в условиях минерального голодания. Обсуждаются происходящие при действии стресса изменения фотосинтетического аппарата микроводорослей.

Фотосинтез является энергетической основой функционирования большинства экосистем. Одним из ключевых компонентов фотосинтетической электрон-транспортной цепи является фотосистема 2 – крупный трансмембранный пигмент-белковый комплекс, улавливающий солнечную энергию и восстанавливающий мобильный переносчик электронов пластохинон до пластохинола. В состав фотосистемы 2 входит кислород-выделяющий комплекс, окисляющий воду с высвобождением молекулярного кислорода. Фотосистема 2 присутствует в тилакоидных мембранах всех высших растений, зелёных водорослей и цианобактерий. В комплекс фотосистемы 2 входит несколько сотен молекул хлорофиллов и каротиноидов, поглощающих кванты света и безызлучательно переносящих их к реакционному центру – димеру хлорофилла P680. В реакционном центре несколько десятков раз в секунду происходит первичное разделение зарядов, образующиеся радикальные продукты стабилизируются за счёт донирования электронами от воды и переноса электрона по цепочке акцепторов на пластохинон. К настоящему времени структура и механизм функционирования фотосистемы 2 достаточно подробно изучены, созданы детальные математические модели, описывающие процессы переноса электрона.

Фотосистема 2 весьма чувствительна к неблагоприятным условиям среды. Практически все виды стрессовых воздействий оказывают влияние на характер протекания первичных фотосинтетических процессов, поэтому определение активности фотосистемы 2 является важной составляющей экологического мониторинга. Для оценки активности первичных процессов фотосинтеза широко используются методы, основанные на анализе параметров флуоресценции хлорофилла *a*. Изменение интенсивности флуоресценции при освещении адаптированного к темноте объекта представляет собой сложную многофазную кривую, быстро достигающую максимума, за которым следует медленное снижение интенсивности. Современное флуорометрическое оборудование позволяет регистрировать кривые индукции флуоресценции с временным разрешением порядка единиц микросекунд. Общепринято, что отдельные фазы нарастающего участка индукционной кривой соответствуют различным стадиям переноса электрона в электрон-транспортной цепи, однако взаимное соответствие конкретных фаз и процессов все еще обсуждается. Для зеленых водорослей и высших растений кинетика быстрого нарастания флуоресценции обычно описывается как трехступенчатая (O-J-I-P), однако применение разностного метода позволило выявить гораздо большее число временны́х зон («полос») O-L-K-J-I-H-G-P (Strasser et al., 2007), изменения в которых характерны для условий недостатка минерального питания и действия других стрессовых факторов.

Для корректного сопоставления отдельных фаз индукционной кривой физическим процессам и идентификации параметров этих процессов необходимо получить количественное описание наблюдаемого переходного процесса в терминах характерных времён и амплитуд фаз. Происходящие в фотосистеме 2 окислительно-восстановительные реакции могут быть описаны в терминах Марковской модели, в таком случае фазы,

соответствующие отдельным процессам (или группам процессов), следует рассматривать как экспоненциальные функции. Характерные времена экспонент, соответствующих различным процессам, могут быть довольно близки друг к другу, и они изменяются в зависимости от температуры, интенсивности света и физиологического состояния организма, что делает однозначное определение числовых параметров по экспериментальным данным сложной задачей. Чтобы справиться с этой неоднозначностью, мы предлагаем проводить совместный анализ больших наборов кривых индукции флуоресценции, зарегистрированных при постепенном изменении внешних условий или в процессе адаптации фотосинтетического аппарата к изменившимся условиям. Мы полагаем, что постепенное изменение формы индукционных кривых обусловлено соответствующим изменением параметров фотосинтетического аппарата. Для получения таких наборов данных удобно использовать автоматизированные флуорометры, проводящие измерения через заданный промежуток времени (Antal et al., 2019).

Нами предложен основанный на нейросетевой модели со спонтанным обучением алгоритм, позволяющий определить параметры минимального набора экспоненциальных функций. Предполагаемое число экспоненциальных функций является фиксированным параметром модели. Для оценки характерных времён фаз используется нейронная сеть, обучаемая на полном наборе полученных в эксперименте данных, а амплитуды определяются методом наименьших квадратов. В качестве функции потерь при обучении используется суммарное отклонение аппроксимированных суммой экспонент кривых от экспериментальных. Данная модель была использована для обработки экспериментальных данных, полученных при выращивании микроводорослей *Chlorella* и *Chlamydomonas* в фотобиореакторе (Antal et al., 2019; Плюснина и др., 2019). Было исследовано действие недостатка азота, фосфора и серы в культуральной среде. Показано, что действие стресса наиболее заметно проявляется в изменении амплитуды компонента с характерным временем около 50–100 мкс. Для адаптированных к темноте образцов вклад этого компонента в нарастание флуоресценции отрицателен (и проявляется в «сигмоидности» начального участка индукционной кривой) на стадии экспоненциального роста культуры. При истощении среды, а также при измерении индукции флуоресценции от образцов, выдержанных на слабом свету, амплитуда этого компонента меняет знак. Мы полагаем, что изменение амплитуды этого компонента связано с дисбалансом скорости поступления квантов в реакционный центр фотосистемы 2 и скорости его восстановления кислород-выделяющим комплексом. На более поздних стадиях стресса (через несколько часов после истощения минерального питания) наблюдаются изменения амплитуд и характерных времён медленных (10 мс и более) компонентов индукционной кривой, что может свидетельствовать об изменении соотношения количества отдельных компонентов электрон-транспортной цепи вследствие нарушения процессов биосинтеза.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект №17-04-00676.

Литература

Плюснина Т.Ю., Хрущев С.С., Фролов А.Е., Дегтерева Н.С., Конюхов И.В., Погосян С.И., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Мониторинг фотосинтетической активности культуры микроводорослей Chlorella при истощении азота в среде. // Биофизика. 2019. Т. 64. №3. С. 468–477.

Antal T., Konyukhov I., Volgusheva A., Plyusnina T., Khruschev S., Kukarskikh G., Goryachev S., Rubin A. Chlorophyll fluorescence induction and relaxation system for the continuous monitoring of photosynthetic capacity in photobioreactiors. // Physiologia Plantarum. 2019. V. 165. №3. P. 476–486.

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Dangre D., Rai M. Biophysical phenomics reveals functional building blocks of plants systems biology: a case study for the evaluation of the impact of mycorrhization with *Piriformospora indica* / Advanced Techniques in Soil Microbiology. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. P. 319–341.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО АРЕАЛА ИНВАЗИВНОГО ВИДА БОРЩЕВИК СОСНОВСКОГО (HERACLEUM SOSNOWSKYI MANDEN)

Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Маслова С.П., Кириллов Д.В.
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия
chadin@ib.komisc.ru

Аннотация: Установлено, что сумма активных температур и классификация почвенного покрова объясняют более 80 % результатов моделирования потенциального ареала борщевика Сосновского. Установлено, что северная граница потенциального ареала вида располагается между изолиниями суммы активных температур от 800 до 1000 °С. Расширенный отчет о процедуре моделирования доступен в Zenodo: https://zenodo.org/record/3245742#.XQMq3aVS9hE.

1. Введение

Выявление теоретических границ вторичного ареала инвазионных видов представляют интерес, как для фундаментальной науки, так и для практического управления чужеродными видами. Целью настоящей работы было построение модели распространения *H. sosnowskyi* и определение теоретических границ северной части его ареала на основе корреляции между данными о фактическом распространении растений этого вида, биологическими и климатическими предикторами и предикторами, отражающими освоение окружающей среды человеком.

2. Объекты и методы

Для манипуляций с переменными, представленными в виде географически привязанных растров использовали пакет raster для среды статистических вычислений R. Визуальная обработка растровых и векторых данных осуществлялась с помощью программы QGIS. Корреляционное моделирование распространения *H. sosnowskyi* выполняли с помощью программы Maxent (Phillips and Dudík 2008), для серийного запуска этой программы использовали пакет dismo для среды R. Для оценки качества модели и оптимизации уровня ее сложности использовали R-пакет ENMeval. Район исследований был ограничена областью прямоугольной формы (в проекции широта/долгота) со следующими координатами: Xmin = 42 ° в.д., Ymin = 57 ° с. ш., Xmax = 68 ° в. д., Ymax = 72 ° с. ш. Площадь района составила около 2 066 267 км^2. Южная граница участка находилась в пределах подзоны южной тайги, северная – в тундровой зоне.

Использован набор из десяти предикторных переменных, которые можно разделить на три группы: 1) биоклиматические переменные, 2) переменные, характеризующие почвенно-растительный покров, 3) переменные расстояния (дистанции до ближайшей дороги, населенного пункта, водотока). Все предикторы имели относительно низкие (< 0,70) попарные коэффициенты корреляции Пирсона. Все предикторные переменные были стандартизированы по проекциям (проекция широты / долготы с датумом WGS84, EPSG:4326) и размеру ячейки сетки (30 угловых секунд, ок. 1 × 1 км) и обрезаны по единым границам, описанным выше.

Данные о находках *H. sosnowskyi* были собраны с помощью информационной системы РИВР (https://ib.komisc.ru/add/rivr). Из исходного массива 11241 географических точек мы отобрали по одной точке на пиксел, в соответствии с пространственным разрешением растровых слоев предикторных переменных. Фильтрацию проводили с помощью функции «gridSample» R-пакета dismo. После фильтрации осталось 982 точек, которые были использованы для моделирования. Для уменьшения возможного влияния смещения выборки

мы использовали растр вероятности смещения выборки. Значения пикселов растра смещения обратно пропорциональны расстоянию до ближайшей дороги.

3. Результаты

С помощь пакета ENMeval установили оптимальные значения параметров RM (0.5) и feature class («L») программы Maxent для двух наборов предикторов. Первый набор (далее по тексту Набор 1) включал в себя биоклиматические переменные и характеристики почвенного покрова. Второй набор (далее по тексту Набор 2) помимо переменных, включенных в первый набор, включал переменные дистанций и данные о лесопокрытии. Результаты запуска программы Maxent с указанными параметрами для обоих наборов предикторов представлены на расширенной версии настоящих материалов, доступных в репозитории Zenodo: https://zenodo.org/record/3245742#.XQMq3aVS9hE (Моделирование…, 2019). Оценку качества предсказаний модели оценили с помощью ROC-кривой параметра AUC (площадь под ROC-кривой). Для обоих наборов данных были получены приемлемые значения как для тренировочной (AUC 0.94; 0.97), так и для тестовой выборки (AUC 0.84; 0.93).

Для модели, полученной с помощью предикторов, входящих в Набор 1 наиболее значительное влияние оказали переменные «Сумма активных температур» (46 %) и «Характеристики почвенного покрова» (35 %). Для модели, полученной с помощью предикторов, входящих в Набор 2 наиболее значительное влияние оказали переменные, связанные с антропогенными факторами: расстояние до ближайшего населенного пункта – 40 %, и расстояние до ближайшей дороги – 38 % (таблица 3). Характеристики почвенного покрова – 8.4 % и сумма активных температур – 6.1 % также внесли заметный вклад в установление параметров Maxent модели.

Результаты моделирования показывают, что северная граница местообитаний, пригодных для произрастания H. sosnowskyi хорошо совпадает с изолиниями суммы активных температур от 800 до 1000 ° С.

4. Выводы

Таким образом, на основе собранного массива данных о географическом распространении борщевика Сосновского и набора предикторов (биоклиматические переменные, переменные, характеризующих почвенно-растительный покров и переменных расстояния) выполнено моделирование потенциального пространственного распространения инвазивного вида растения в таёжной и тундровой зоне европейской части России. При исключении антропогенного фактора две переменные – сумма активных температур и характеристика почвенного покрова объясняют 81% результатов корреляционного моделирования расселения борщевика Сосновского на территории, охватывающей южные границы Республики Коми, и побережье Северного Ледовитого океана в секторе восточных и западных границ Республики Коми. Установлено, что теоретическая северная граница вторичного ареала вида располагается между изолиниями суммы активных температур от 800 до 1000 °С.

Литература

Моделирование пространственного распространения и определение северной границы потенциального ареала инвазивного вида борщевик Сосновского (Heracleum sosnowskyi Manden.)
URL: https://zenodo.org/record/3245742#.XQMq3aVS9hE

ВОЗМОЖНОСТИ ВКЛЮЧЕНИЯ ПРАЙМИНГ ЭФФЕКТА В МОДЕЛИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Чертов О.Г.[1], Кузяков Я.В.[2,3], Припутина И.В.[2], Шанин В.Н.[2], Фролов П.В.[2], Грабарник П.Я.[2]

[1]*Бингенский политехнический университет, Бинген, Германия*
oleg_chertov@hotmail.com
[2]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*
irina.priputina@gmail.com, shaninvn@gmail.com, ximikadze@gmail.com
[3]*Геттингенский университет, Геттинген, Германия*
kuzyakov@gwdg.de

Аннотация: анализ данных по количественной оценке изменения скорости минерализации органического вещества почв (ОрВП) при добавлении быстро минерализуемого субстрата (priming effect, PE) позволил скомпилировать алгоритм и прототип модуля PE для его включения в модели наземных экосистем.

"Прайминг эффект" (PE) – это понятие, описывающие изменение скорости минерализации ОрВП (например, в ризосфере) при поступлении в почву быстро разлагаемого органического вещества, в основном корневых экссудатов (root exudates, RE) (Kuzyakov, 2002, 2010; Na Quao et al., 2016). PE может быть позитивным с ускорением минерализации ОрВП и негативным с ее замедлением. Поскольку RE представляют собою весьма значительный поток углерода, то влияние PE на скорость минерализации ОрВП может быть достаточно весомым (Pausch, 2013). Изучение PE проводится преимущественно лабораторными методами с фиксированными параметрами почв и поступления легкоразлагаемого органического вещества (глюкозы) и детальным учетом эмиссии CO_2 и микроорганизмов (МО) (Blagodatskaya et al., 2008).

В настоящее время появились имитационные модели PE (см. обзор Blagodatsky et al., 2010), в которых балансовые расчеты выполнены с использованием изотопной метки (Pausch et al., 2013). С экологической точки зрения представляется необходимой компиляция модели позитивного PE за счет поступления RE из корней растений в ризосферу. В этой задаче просматриваются две части: 1) оценка масштабов RE, что может быть выполнено на основе экофизиологической модели дерева, и 2) собственно почвенно-биотическая модель PE. Поэтому полный модуль RE+PE должен встраиваться в полную модель наземной экосистемы, а не только почвы.

Поступление RE вычисляется по функциям фотосинтеза и дыхания растения:

$$GPP = \mathrm{f}(Sun, CO_2, T, W), \qquad NPP_{\mathrm{full}} = GPP - R_{\mathrm{plant}}$$
$$NPP_{\mathrm{act}} = N_{\mathrm{avail}}/N_{\mathrm{p}} \qquad RE = NPP_{\mathrm{full}} - NPP_{\mathrm{act}}$$

где: GPP – брутто первичная продуктивность; R_{plant} – дыхание растения; NPP_{full} – полная величина NPP; NPP_{act} – реализованная часть NPP с учетом дефицита азота (N); N_{avail} – доступный для роста N почвы; N_{p} – удельное видо- и эдафо-специфичное потребление N на единицу NPP. То есть при нехватке доступного N для продукции биомассы ($NPP_{\mathrm{full}} > NPP_{\mathrm{act}}$), избыток первичных ассимилятов выделяется в почву в виде RE (Шанин и др., 2019).

В модели PE все RE расходуются на рост МО, используя 15% аминокислот в составе RE (Kuzyakov et al., 2007), что создает стартовый эффект для ускорения минерализации ОрВП и получении азота для роста МО (N mining). Благодаря наличию в RE 25% карбоновых кислот, в ризосфере снижается pH и растворение ОрВП идет быстрее. Более того, возрастает темп выветривания минералов (Van Breemen et al., 2000; Calvaruso et al. 2009), что на молекулярном уровне приводит к отслаиванию закрепленного ОрВП от поверхности минералов и переводу его в доступное для МО растворимое состояние с ускорением минерализации ОрВП.

В модели РЕ прирост биомассы МО служит базовым уровнем в пищевых цепях (food webs) с выеданием этой биомассы и формированием быстро разлагаемого ОрВП экскрементов и некромассы почвенной фауны, возвращаемых в почву. Прототип этой модели РЕ (рисунок) был реализован в среде Powersim 2005. Тестовые прогоны показали соответствие порядка величин экспериментальным данным из цитированных выше работ.

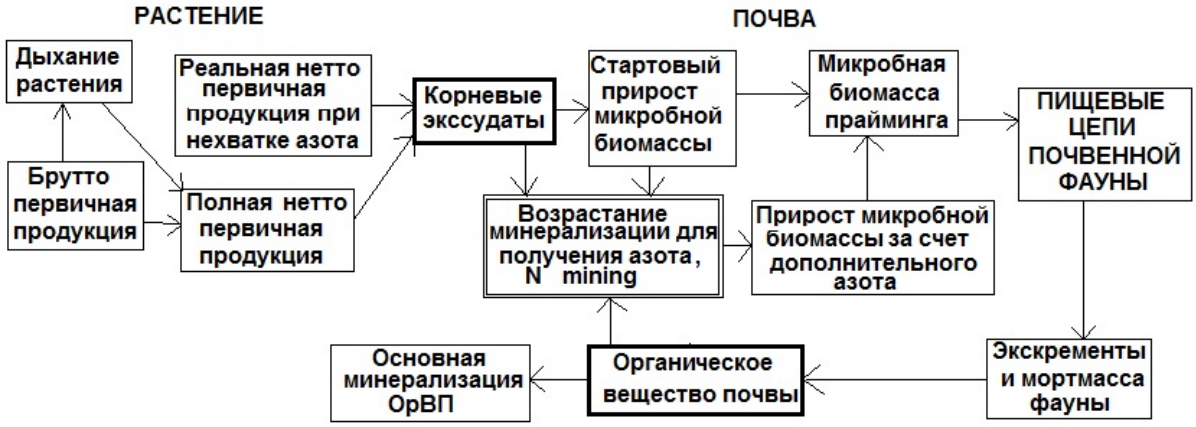


Рисунок – Концептуальная схема модели прайминг-эффекта. Указаны потоки CO_2 из всех блоков (кроме общего дыхания растения и эмиссии из почвы)

В заключение следует подчеркнуть, что это только первый вариант модели. Требуется значительное количество новых данных, особенно по механизму “N mining“, для детальной параметризации всех процессов, отраженных в структуре модели.

Работа поддержана проектом РНФ номер 18-14-00362.

Литература

Шанин В.Н. и др. Параметризация модели продукционного процесса для доминирующих видов деревьев Европейской части РФ в задачах моделирования динамики лесных экосистем // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 1. С. 54–76.

Blagodatskaya E. , Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review // Biol Fertil Soils. 2008. V. 45. P. 115–131.

Blagodatsky S. et al. Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42.1275-1283.

Calvaruso Ch. et al. Rapid clay weathering in the rhizosphere of Norway spruce and oak in an acid Forest Ecosystem // Soil Sci. Soc. Am. J. 2009. V. 73. P. 331-338

Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effect // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2002. V. 165. P. 392-396.

Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 1363-1371

Kuzyakov Y., Domanski G. Model for rhizodeposition and CO_2 efflux from planted soil and its validation by ^{14}C pulse labelling of ryegrass // Plant Soil. 2002. V. 239. P. 87–102.

Kuzyakov Y., et al. Root exudate components change litter decomposition // Plant Soil. 2007. V. 290. P. 293–305.

Na Qiao et al. Carbon and nitrogen additions induce distinct priming effects along an organic-matter decay continuum // Scientific Reports. 2016. V. 6. Article number: 19865. DOI: 10.1038/srep19865.

Pausch J. et al. Estimation of rhizodeposition at field scale: upscaling of a ^{14}C labeling study // Plant Soil. 2013. V. 364. P. 273–285.

Van Breemen et al. Mycorrhizal weathering: A true case of mineral plant nutrition // Biogeochemistry. 2000. V. 49. No 1. P. 53-67.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ВОДОЕМАХ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

Шабас И.Н., Мартынова Т.С.

Институт математики, механики и компьютерных наук им. И.И. Воровича Южного федерального университета, Ростов-на-Дону, Россия
shabas@sfedu.ru, martynova@sfedu.ru

Аннотация: Рассматривается математическое моделирование изменения кислородного режима и переноса многокомпонентных загрязнений в водах Азовского моря, Керченского пролива. Ухудшение кислородного режима, а также опасное распространение несвойственных рассматриваемым водоемам веществ наносит существенный урон экологии рассматриваемого региона. Наличие инструментария для оперативного прогнозирования опасных природных явлений и антропогенных воздействий позволит снизить их негативные последствия.

Необходимость прогнозирования поведения загрязнений, попавших в акваторию водоемов, является актуальной и востребованной задачей. Нарушения в экологическом состоянии региона могут наступать как в результате хозяйственной деятельности человека, так и в следствии природных аномалий. Так в ноябре 2007 года, в Керченском проливе наблюдался сильнейший шторм с аномально большими волнами, повлекшими гибель нескольких судов, в результате чего в воды пролива попало большое количество нефти. В октябре 2009 г. в Цимлянском водохранилище наблюдалась экстремальная вспышка численности микроводорослей и привела к прекращению подачи воды жителям г. Волгодонска. Математическое моделирование процессов распространения загрязнений на поверхности водоема, в его толще и на его границах, может стать одним из путей прогнозирования их негативных воздействий на экологию региона. На основе такого моделирования был создан программный комплекс «GFAM», который объединяет модели расчета поведения солености, распределения однородных консервативных загрязнений, распространения радиоактивных и нефтяных загрязнений, изменения кислородного режима водоема.

Для моделирования процессов переноса в многокомпонентной среде в области $\bar{\Omega} \times T, \bar{\Omega} = \Omega \cup \Gamma$ в программном комплексе рассматривается система трехмерных уравнений:

$$\frac{\partial \bar{S}}{\partial t} - \sum_{\alpha=1}^{3}\left(\frac{\partial}{\partial x_\alpha}\left(M_\propto \frac{\partial \bar{S}}{\partial x_\alpha}\right)\right) + \sum_{\alpha=1}^{3} V_\propto \frac{\partial \bar{S}}{\partial x_\alpha} + B(\bar{S})\bar{S} = \bar{f}(x,y,z), \quad div\ \bar{v}_i = 0, \qquad (1)$$

где $\bar{S} = \{S_1, S_2, \dots, S_k\}$ – вектор концентраций i-х веществ, M_1, M_2, M_3 – диагональные матрицы размера $k \times k$ с элементами $\{\mu_i^\alpha\}_{i=1}^k$, – коэффициентами турбулентной диффузии i - го вещества ($\alpha = 1,2,3$), V_1, V_2, V_3 – диагональные матрицы размера $k \times k$, элементами которых являются скорости движения каждой компоненты примеси по направлениям x, y и z соответственно, $\bar{\boldsymbol{v}}_i = \{u_i, v_i, w_i\}$ – вектор скорости движения i -го вещества. В общем случае нелинейный оператор вида $B(\bar{S})$ – описывает взаимодействие веществ в среде. Система (1) замыкается начальными $\bar{S}|_{t=0} = \bar{S}_0(x,y,z)$ и смешанными краевыми условиями на границе Γ области Ω: $G\frac{\partial \bar{S}}{\partial n} + R\bar{S}\Big|_{\partial\Omega} = P$, здесь G, P, R – диагональные матрицы размера $k \times k$, $\frac{\partial \bar{S}}{\partial \bar{n}}$ – производная по нормали $\bar{n}$ к границе Γ.

Для каждой из подмоделей комплекса исходная система уравнений (1) претерпевает соответствующие изменения и уточнения. В случае рассмотрения радионуклидного загрязнения, вектор концентраций в системе (1) примет вид $\bar{S}$={S,C,C_s,C_b}, где C – растворенная фаза радионуклида, C_s – взвешенная фаза (часть радионуклида, вступившая во взаимодействие с частицами взвеси S), C_b – донная фаза (осевшие на дно радионуклиды).

При описании процесса распространения радионуклидов в Азовском море была взята за основу модель, предложенная киевскими учеными под руководством М.И.Железняка (Zheleznyak, 1997). При рассмотрении нефтяного загрязнения водоема в программном комплексе моделируется распространение нефтяного пятна на поверхности водоема (его растекание, перемещение по течению, испарение нефти с поверхности пятна) и распределение в толще водоема эмульсии «нефть-вода», которое описывается системой (1), а вектор концентраций в этом случае имеет вид $\bar{S} = \{C_d, C_{em}\}$, где C_{em} – концентрация капель нефти в воде, C_d – концентрация растворенной нефти (Шабас, Чикина, 2015). При моделировании концентрации растворённого кислорода (РК) в водоеме за основу берется уравнение (Селютин, 2017; Шабас, Селютин 2017):

$$\frac{\partial q}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z}\left(D(t,z)\frac{\partial q}{\partial z}\right) + p(t,z) - k(\theta,q)Y, \; 0 < z < H, \qquad (2)$$

где $q(t, z)$ – концентрация РК, $Y(t,z)$ – концентрация лабильного органического вещества (ЛОВ), выраженная в единицах кислорода, $p(t,z)$ – вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза; $D(t, z)$ – коэффициент вертикальной диффузии; $k(\theta, q)$ – скорость окисления ЛОВ, зависящая от температуры $\theta(t)$ и концентрации кислорода $q(t, z)$, H – глубина рассматриваемого участка водоёма. При этом дополнительные уравнения к модели (2), описывающие динамику первичной продукции, биогенных элементов, растворённого и взвешенного органического вещества, а также соответствующие граничные условия, могут задаваться различными способами в зависимости от целей исследования.

При моделировании гидродинамики использовалась двухслойная математическая модель (Чикин и др., 2007). Полученные системы уравнений решаются конечно-разностными методами с использованием неявных схем. Визуализация расчетов проведена с использованием свободно распространяемого пакета Gnuplot (Шабас, 2011).

Результаты моделирования хорошо согласуются с наблюдаемыми значениями, а также не противоречат результатам, полученными другими авторами. Можно утверждать, что при правильном подборе коэффициентов и методов решения предлагаемые математические модели достаточно точно описывают процессы распространения и переноса веществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ, Базовая часть государственного задания, тема: «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования», №1.5169.2017/8.9.

Литература

Zheleznyak M.J. The mathematical modelling of radionuclide transport by surface water flow from the vicinity of the Chornobyl Nuclear Power Plant. Condensed Matter Physics, №12, 1997, pp.37-50.

Селютин В.В., Шабас И.Н., Кулыгин В.В. Математическое моделирование риска заморных явлений в водоёмах, подвергающихся эвтрофированию // Математическое моделирование в экологии / Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием, 16–20 октября 2017 г. – Пущино, ИФХиБПП РАН, 2017. С. 197-198.

А.Л. Чикин, И.Н. Шабас, С.Г. Сидиропуло. Математическая модель распространения радионуклидов в Цимлянском водохранилище в случае их залпового выброса //Вестник Южного научного центра, Т.2, №3, 2006, с.78-81.

Шабас И.Н. Визуализация результатов расчетов решения задач переноса вещества. // Сб. трудов XVI молодежной конференции-школы с международным участием "Современные проблемы математического моделирования", Ростов-на-Дону, Изд-во ЦВВР, 2011г., с.306-312.

Шабас И.Н., Селютин В.В. Математическое моделирование кислородного режима в водоемах Азово-Черноморского региона // «Современные проблемы математического моделирования», сборник трудов XVII Всероссийской конференции-школы молодых исследователей, 11-16 сентября 2017 г., пос. Абрау-Дюрсо – Ростов-на-Дону, изд-во ЮФУ, с.180-184.

Шабас И.Н., Чикина Л.Г. Математическое моделирование распространения нефтяного загрязнения в водоеме с учетом изменений температуры // Сборник трудов XVI Всероссийской конференции-школы молодых исследователей «Современные проблемы математического моделирования», Ростов-на-Дону: Изд. ЮФУ, 2015г., с.239-243

CROWN ASYMMETRY AND NICHE SEGREGATION AS AN ADAPTATION OF TREES TO COMPETITION FOR LIGHT: CONCLUSIONS FROM SIMULATION EXPERIMENTS IN MIXED BOREAL STANDS

Shanin V.N.[1,2,3], Grabarnik P.Ya.[1], Shashkov M.P.[1,3], Ivanova N.V.[1,3], Bykhovets S.S.[1], Frolov P.V.[1], Stamenov M.N.[1]

[1]*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation*
shaninvn@gmail.com
[2]*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*
[3]*Institute of Mathematical Problems of Biology – the Branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation*

Abstract: a new individual-based and spatially-explicit model is proposed for simulation of above-ground competition in mixed uneven-aged stands. The model uses species-specific coefficients and calculates light transmission through the canopy. It enables to represent the asymmetry of the crown shape and biomass distribution in response to the local surrounding of a given tree.

1. Introduction

Most models of forest communities cannot represent the asymmetry of crowns resulting from inter-tree competition. However, this is important for the accurate simulation of forest stand development, especially in mixed and uneven-aged stands. Here we propose a new model, which is individual-based and spatially-explicit, i.e., taking into account the relative positions and properties of all competing trees in a forest stand.

2. The description of the model

The simulation plot is divided into 3D cells, represented as rectangular prisms with a base size of 0.5 × 0.5 m and a height of 1 m. The crowns of all trees are approximated by such cells, and each cell may contain crowns of several trees.

The crown is represented by one of axisymmetric bodies which shape is the species-specific feature. Crown dimensions (length and maximum width) are dependent on tree height and stem diameter at breast height, respectively (Tahvanainen, Forss, 2008). The resulting 3D objects describing crown shape and size of individual trees are divided into horizontal layers with an interval of 1 m. Then basic crown radius in each layer is calculated as the radius of the axisymmetric body representing basic crown shape at relative height corresponding to the midpoint of the given layer. The actual crown expansion of tree crown in each layer is defined by the Voronoi partitioning (Tran et al., 2009).

The model takes into account the heterogeneity in both vertical and horizontal (from stem to the periphery of the crown and in different directions) distributions of biomass among cells (Tahvanainen, Forss, 2008), while the distribution of biomass inside the cell is assumed to be homogeneous.

On further steps, the model simulates the interception of PAR by tree crowns. If crowns of several trees are presented in a given cell, PAR is distributed among them proportionally to the leaf area density (LAD) of competing trees in this cell. The model uses the simplified representation of the distribution of incoming solar radiation over the sky and the transmission of radiation through the forest canopy. The number of directions for incoming PAR was set to 5: one from the zenith and four from the cardinal directions (geographical north, south, east, and west). We assumed that scattered solar radiation is isotropic (i.e., its intensity is the same in all directions), while the income of direct solar radiation is distributed among eastern, southern, and western directions in the

proportion of 1:3:1, and the sums of direct and scattered solar radiation for the Central European Russia were assumed to be equal (Scientific and applied reference book…, 1990). The amount of PAR absorbed in each cell is summed for all directions and, subsequently, for all cells comprising the crown of a given tree (Peng et al., 2002).

The validation of individual procedures of the model (calculation of crown dimensions, of the amount of incoming PAR and PAR transmitted through the canopy) showed a good agreement between model predictions and experimental data. The sensitivity analysis showed that the model is the most sensitive to the variation of species-specific coefficients describing PAR interception and least sensitive to the variability of parameters describing crown expansion.

3. Results and Discussion

In order to estimate the performance of the model in the simulation of aboveground competition, a set of simulation scenarios, representing stands of different spatial structures, ages, and species compositions, was used. Simulations showed the positive effect of species mixture on crown size and light interception efficiency, as well as species- and age-related dependencies of these parameters. Differences in the spatial structure mostly affected the light transmission pattern at the stand level. The importance of crown asymmetry in the increase in light interception efficiency was also shown. Thus, the proposed model allows simulating light absorption by the canopy with a high spatial resolution, using relatively few parameters. The model imitates a mechanism allowing trees to decrease the aboveground competition in forest stands and it also is applicable for simulating aboveground competition in mixed uneven-aged stands.

Thus, the suggested approach can be considered as a hybrid between two most commonly used ones: (i) detailed models with explicit representation of crown architecture and scattering of incoming PAR with highly-accurate calculation of ray-tracing, but requiring a large number of input parameters and computational resources; and (ii) simplified models which represent the forest canopy as several horizontal layers and the tree crowns as a volume or plane geometric figures with a homogeneous inner structure. The used approach enables the simulation of light absorption by the canopy with a high spatial resolution using relatively few parameters.

Acknowledgments

The study was supported by the Russian Science Foundation, project #18-14-00362 (data analysis, development, calibration, and verification of the model) and the Russian Foundation for Basic Research, projects #18-04-00527 and #18-34-00556 (collecting of experimental data for model calibration and verification).

References

Scientific and applied reference book on climate of the USSR [Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR]. Issue 8. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1990. 256 p. (in Russian).

Peng C., Liu J., Dang Q., Apps M.J., Jiang H. TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. Ecological Modelling. 2002. V. 153. P. 109–130.

Tahvanainen T., Forss E. Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland. Forest Ecology and Management. 2008. V. 255. P. 455–467.

Tran Q.T., Tainar D., Safar, M. Reverse k nearest neighbor and reverse farthest neighbor search on spatial networks. In Hameurlain A., Küng J., Wagner R. (eds.). Transactions on large-scale data- and knowledge-centered systems. Springer, 2009. 374 p.

THE ECOLOGICAL ASPECTS AND PROFITABILITY OF UNEVEN-AGED MANAGEMENT ON PEATLAND FOREST SITES: DESIGNING THE MODEL

Shanin V.[1,2], Juutinen A.[3,4], Ahtikoski A.[3], Rämö J.[5], Mäkipää R.[5], Laiho R.[5], Sarkkola S.[5], Laurén A.[6]

[1]*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation*
shaninvn@gmail.com
[2]*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*
[3]*Natural Resources Institute Finland, Oulu, Finland*
[4]*Department of Economics, University of Oulu, Oulu, Finland*
[5]*Natural Resources Institute Finland, Helsinki, Finland*
[6]*School of Forest Sciences, Faculty of Science and Forestry, University of Eastern Finland, Joensuu, Finland*

Abstract: an existing model of forest ecosystem dynamics was upgraded to simulate the forest growth and management on peatland sites, including new procedures to estimate the response of productivity and regeneration to the water table depth, and response of biomass production to P and K supply. The model was calibrated and validated using experimental data, and run with a set of management scenarios of selection thinnings with varying interval and intensity.

The spatially-explicit individual-based model EFIMOD (Komarov et al., 2003) allows simulation of competition for light and soil nutrients in mixed-species uneven-aged stands and can predict the growth of trees according to the amount of resources and local weather conditions. The basic version of the model was upgraded by several new sub-routines to allow estimating the ecological effects and profitability of continuous-cover forestry on Norway spruce stand on drained peatlands.

The empirical equation (Hökkä et al., 2008) was adopted to simulate the water table depth WTD at each individual cell on simulation plot of drained peatland site:

$$\mathrm{WTD} = 35.50 - 1.40 \cdot \mathrm{DDitch} + 0.45 \cdot \mathrm{DDepth} + \frac{40.43 \cdot \mathrm{V}}{\mathrm{V}+600} - 0.247 \cdot \mathrm{MPrec}, \quad (1)$$

where *DDitch* is the distance to the nearest ditch (m), *DDepth* is the depth of nearest ditch (cm), *V* is the stand volume calculated as total volume of trees closer than 6 m from the given cell, and then recalculated to $m^3\ ha^{-1}$, and *MPrec* is the mean monthly precipitation during summer period (mm).

The influence of WTD is defined by the coefficient *D* which is calculated on the basis of threshold values of WTD, where $tWTD_0$ (current value is 0 cm, counting down from the land surface) denotes the water table depth above which the production process is completely stopped, and $tWTD_1$ (current value is 35 cm, expert evaluations for both values) denotes the threshold value of WTD below which it does not have an effect on productivity.

$$\begin{cases} D = 0, \mathrm{WTD} \le tWTD_0 \\ D = 1, \mathrm{WTD} \ge tWTD_1 \\ D = \dfrac{\mathrm{WTD} - tWTD_0}{tWTD_1 - tWTD_0}, tWTD_0 < \mathrm{WTD} < tWTD_1 \end{cases} . \quad (2)$$

The value of *D* (ranged between 0 and 1) is used as reducing multiplier for biomass production of individual tree, which is calculated in original productivity sub-routine in EFIMOD. The same modifier is used to calculate the ingrowth rate (originally calculated according to Pukkala et al. (2012)).

The existing sub-routine in EFIMOD, which calculates the biomass increment in relation to N supply using species-specific values of relative N consumption (in g of nutrient per kg of biomass production), was extended by simulation of growth response to supply of P and K using the same approach. The data on N, P, and K supply are obtained from the external model (Laurén et al.,

2016). The values of relative consumption were estimated from experimental data (Pietrzykowski et al., 2013; Palviainen, Finér, 2012), assuming that these are the same as the concentration of these elements in living organs. Thus, at the first stage, three values of biomass increment (in relation to N, P, and K supply, respectively) are calculated. Next, the minimum value is used as the value of increment due to soil nutrition.

The calculation of profitability takes into account harvest revenues (i.e., the amount of harvested tree assortments multiplied by their prices) and management costs, including harvesting costs, and expenses related to the ditch network maintenance from the 240-year simulation period. A steady-state harvest regime is assumed to be applied after the end of the simulation period.

The model performance (in terms of annual DBH increment, mortality rate, and diameter class distribution) was calibrated and validated with empirical datasets of repeatedly measured permanent sample plots on drained spruce peatlands (see e.g. Gustavsen et al. 1998). To estimate the sensitivity of the model, Monte-Carlo runs with 100 repetitions were used.

The simulations were carried out with a set of scenarios assuming an uneven-aged spruce stand as an initial state, and subsequent series of selection thinnings with varying interval (10, 15, 20, and 30 years) and intensity (expressed as post-harvest basal area: 4, 6, 8, 10, 12, 14, and 16 m^2 ha^{-1}). The simulation results were analyzed in terms of profitability of management and ecosystem carbon balance.

Acknowledgments

The study was supported by the Academy of Finland, projects 322972 (STANDS) and 312912 (SOMPA) (development and testing of new procedures of the model), the Russian Science Foundation, project 16-17-10284 (model calibration and validation), and the Russian Foundation for Basic Research, project 18-04-00527 (refining the sub-routines of competition).

References

Gustavsen H.G., Heinonen R., Paavilainen E., Reinikainen A. Growth and yield models for forest stands on drained peatland sites in southern Finland // Forest Ecology and Management. 1998. V. 107. P. 1–17. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00324-1

Hökkä H., Repola J., Laine J. Quantifying the interrelationship between tree stand growth rate and water table level in drained peatland sites within Central Finland // Canadian Journal of Forest Research. 2008. V. 38. P. 1775–1783. doi: 10.1139/X08-028

Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 373–392. doi: 10.1016/S0304-3800(03)00240-0

Laurén A., Hökkä H., Launiainen S., Palviainen M., Lehtonen A., Ahtikoski A. Peatland simulator connecting drainage, nutrient cycling, forest growth, economy and GHG efflux in boreal and tropical peatlands. Proceedings of 15th International Peat Congress. Peatlands in Harmony. Agriculture, Industry and Nature. 2016. pp. 529–532.

Palviainen M. Finér L. Estimation of nutrient removals in stem-only and whole-tree harvesting of Scots pine, Norway spruce, and birch stands with generalized nutrient equations // European Journal of Forest Research. 2012. V. 131. P. 945–964. doi: 10.1007/s10342-011-0567-4

Pietrzykowski M., Woś B., Haus N. Scots pine needles macronutrient (N, P, K, CA, MG, and S) supply at different reclaimed mine soil substrates - as an indicator of the stability of developed forest ecosystems // Environmental Monitoring and Assessment. 2013. V. 185. P. 7445–7457. doi: 10.1007/s10661-013-3111-9

Pukkala T., Lähde E., Laiho O. Continuous cover forestry in Finland – recent research results. In: Pukkala T, von Gadow K (eds) Continuous cover forestry. 2nd Edition. Springer, 2012. P. 85–128. doi: 10.1007/978-94-007-2202-6