



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации (МинОбрНауки России)
Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований
Российской Академии Наук (ФИЦ ПНЦБИ РАН)

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения
Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН

Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального государственного учреждения
«Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики
им. М.В. Келдыша Российской академии наук»

Материалы Восьмой Национальной научной конференции
с международным участием

Математическое моделирование в ЭКОЛОГИИ

9–11 ноября 2023 года
г. Пушкино, Московская область

$$\text{Leslie} = \begin{bmatrix} b_1 & \dots & 0 & b_n \\ s_1 & 0 & 0 & \\ 0 & & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

$$GPP = uAPAR \cdot \epsilon_{eff}$$

$$f(\varphi) = \left(\frac{\varphi - \varphi_{min}}{\varphi_{opt} - \varphi_{min}} \right)^{a(\varphi_{opt} - \varphi_{min})} * \left(\frac{\varphi_{max} - \varphi}{\varphi_{max} - \varphi_{opt}} \right)^{a(\varphi_{max} - \varphi_{opt})}$$

<http://ecomodelling.ru/conferences/emm2023>

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 Восьмой Национальной
научной конференции с международным участием, 9–11 ноября 2023 г. –
Пущино, ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2023. 122 с.

Материалы Восьмой Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2023) представляют современный уровень российских научных разработок в этой области знаний и 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 предложены 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, 2023

Уважаемые коллеги!

9–11 ноября 2023 г. в г. Пущино прошла Восьмая Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2023), 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, всплеск численности насекомых, влияние наводнений и засух.

Программа ЭкоМатМод-2023 включала следующие направления:

- Моделирование процессов роста и развития живых организмов, динамики популяций и сообществ.
- Моделирование экологической сложности, статистическое и пространственное моделирование.
- Моделирование циклов элементов и потоков вещества в экосистемах, в том числе, на региональном и глобальном уровнях.
- Математические модели в почвоведении и ландшафтоведении. Математические модели как инструмент поддержки принятия решений в задачах управления биологическими ресурсами, решения проблем изменения климата и рационального природопользования

В Оргкомитет ЭкоМатМод-2023 поступило более 50 материалов докладов из России и других стран. 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 ее проведению. Мы считаем, что важным результатом ЭкоМатМод-2023 было хорошее представительство основных российских научных центров и активное участие молодежи. Материалы Конференции отражают высокий уровень этого научного направления в отечественной науке.

Сопредседатели Программного комитета
д.ф.-м.н. П.Я. Грабарник
проф., д.ф.-м.н. Д.О. Логофет

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Абакумов А.И., Пак С.Я.</i> Исследование эффектов клеточно-структурных взаимодействий в фитопланктоне	8
<i>Адамова В.В.</i> Моделирование изменения распространения <i>Cochlodina laminata</i> (Mollusca, Gastropoda, Clausiliidae) в восточной Европе в условиях изменения климата	10
<i>Белотелов Н.В., Бровко А.В.</i> Некоторые особенности конкуренции структурированных популяций	14
<i>Быховец С.С., Фролов П.В., Шанин В.Н.</i> Пространственная неоднородность светового режима в смешанном древостое и ее воспроизведение новой системой моделей лесной экосистемы	17
<i>Войтеховский Ю.Л., Гунченкова А.</i> Расположение листьев на ветке – кристаллографический взгляд	20
<i>Гасанов М.Э., Петровская А.Ю., Никитин А.А.</i> Пространственный анализ чувствительности имитационной модели урожайности по отношению к почвенным свойствам	22
<i>Гибадуллин Р.Р., Мухартова Ю.В., Ольчев А.В., Керимов И.А.</i> Применение трёхмерной математической модели для оценки потоков CO ₂ и CH ₄ над неоднородной поверхностью	24
<i>Зеленчук П.А., Цибулин В.Г.</i> Сценарии идеального свободного распределения для модели хищник-жертва на неоднородном двумерном ареале	26
<i>Зубкова Е.В., Фролов П.В., Никонов А.В.</i> Новые возможности CAMPUS_standalone	28
<i>Иванова Н.В., Шашков М.П., Лебедев А.В., Криницын И.Г.</i> Кологривский лес до и после массового ветровала 2021 года: разведочный анализ по дистанционным данным	30
<i>Кивалов С.Н., Лопес де Геренью В.О., Хорошаев Д.А., Мякшина Т., Сапронов Д., Иващенко К.В., Курганова И.Н.</i> Оптимизация эмпирических моделей для контроля и оценки зимнего дыхания почвы	33
<i>Ковалев А.В., Горошко А.А., Тарасова О.В., Суховольский В.Г., Цикалова П.Е.</i> Прогноз вспышки массового размножения сибирского шелкопряда по дистанционным данным	36
<i>Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.</i> Разработка оптимальных схем лесопосадки при создании высокопродуктивных лесных плантаций	40
<i>Левашова Н.Т., Сергеев И.Д.</i> Использование метода Монте-Карло для моделирования распределения солнечной радиации в элементах растительности	42
<i>Леоненко В.Н., Харлуни А.А.</i> Учёт неопределённости в моделировании динамики популяций на примере численности больных эпидемическими ОРВИ в городах РФ	44

<i>Логофет Д.О.</i>	47
Последний раз о структурно-мультипликативном среднем неотрицательных матриц: точное решение задачи осреднения	
<i>Локшина Л.Я., Вавилин В.А.</i>	49
Динамическая модель внутриклеточного нитрит - зависимо анаэробного окисления метана бактерией <i>M. oxyfera</i> : решающая роль переноса электронов	
<i>Мазина С.Е., Федоров А.С., Кривошеева Е.А., Ледацева Т.Н.</i>	52
Подходы к моделированию зарастания ламповой флорой поверхностей субстратов в пещерах	
<i>Молчанов А.Г.</i>	55
Использование уравнения Монси и Саэки для расчета зависимости фотосинтеза от солнечной радиации у подростка под пологом леса и на открытом месте в разных условиях водообеспечения	
<i>Мухартова Ю.В., Ольчев А.В., Гибадуллин Р.Р., Согочев А.Ф., Керимов И.А.</i>	58
Обратная задача по оценке потоков парниковых газов над подстилающей поверхностью со сложным рельефом и неоднородной растительностью	
<i>Надпорожская М.А., Стадник Е.П., Якконен К.Л.</i>	60
Подготовка входных параметров для почвенного сценария в модели ROMUL	
<i>Низамутдинов Т.И., Надпорожская М.А., Быховец С.С., Абакумов Е.В.</i>	62
Баланс органического вещества в пахотных почвах Ямала: вычислительные эксперименты с моделью ROMUL	
<i>Остроумов В.Е., Волокитин М.П., Шабает В.П., Быховец С.С.</i>	64
Модель для калибровки неизвлекаемых датчиков потенциала почвенной влаги	
<i>Парфенова Е.И., Чебакова Н.М.</i>	66
Моделирование ареалов основных лесообразующих хвойных пород Сибири с помощью программы MaxEnt	
<i>Петросян В.Г., Осипов Ф., Варшавский А., Дергунова Н., Хляп Л.</i>	68
Ансамблевые модели пространственного распространения инвазионных околоводных млекопитающих России	
<i>Портнов А.М., Шубин А.С., Фролова Г.Г.</i>	70
Детекция деревьев в зимних зарастаниях с помощью нейросети YOLOv4	
<i>Припутина И.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., Быховец С.С.</i>	73
Моделирование биогенного круговорота углерода в лесных экосистемах с учетом пространственной структуры растительных сообществ и неоднородности почвенных условий	
<i>Пузаченко М.Ю., Байбар А.С.</i>	76
Расчёт параметров порядка и динамических параметров для различных состояний растительности на основе серии МДДЗ.	
<i>Романов М.С., Мастеров В.Б.</i>	79
Новый метод щадящего изучения реакции птиц на беспокойство	
<i>Рузин И.М., Рожнова Г.</i>	81
Модели иммунного ускользания вирусов, эволюционные последствия вакцинации против SARS-CoV-2 и выводы на будущее для стратегий вакцинации	
<i>Сабреков А.Ф., Литти Ю.В., Глаголев М.В., Терентьева И.Е.</i>	84
Расчётная оценка интенсивности анаэробного окисления метана в инкубационных	

экспериментах

<i>Сандлерский Р.Б., Пержик Н.М.</i> Термодинамические параметры горных лесных экосистем Северного Прихубсугулья по данным дистанционного зондирования	86
<i>Соколов А.В.</i> Проверка гипотез о функционировании объекта на основе обработки экспериментальных данных	88
<i>Суховеева О.Э.</i> Ретроспектива и прогноз дыхания почвы в Южном Подмоскowie	90
<i>Суховеева О.Э., Карелин Д.В., Золотухин А.Н.</i> Расчет потоков углерода в агроэкосистемах Курской области	92
<i>Суховольский В.Г., Ковалев А.В., Тарасова О.В., Иванова Ю.Д., Цикалова П.Е., Овчинникова Т.М.</i> Вспышки массового размножения лесных насекомых и трансформация фитомассы в лесных экосистемах	94
<i>Суховольский В.Г., Красноперова П.А., Ковалев А.В., Иванова Ю.Д., Аханаев Ю.Б., Мартемьянов В.В.</i> Флуктуационно-диссипационная теорема и оценка устойчивости деревьев в насаждениях к нападению насекомых-вредителей	96
<i>Титлянова А.А.</i> Широтное распределение степей и величин их надземной продукции в Северной Евразии	98
<i>Топаж А.Г.</i> О теореме отбора в системах с наследованием	100
<i>Устинова Е.Н., Лысенков С.Н.</i> Математическое моделирование распространения полезной мутации в контексте взаимодействия насекомых-фитофагов с инвазивными растениями	102
<i>Урманьски Я.Я.</i> Использование общих ресурсов – простые причины отличаться от других	104
<i>Фролов П.В., Быхолец С.С.</i> Модификация функции зависимости микробиологической активности от влажности почвы в модели Romul_Num	108
<i>Фурсова П.В., Ризниченко Г.Ю., Конюхов И.В., Погосян С.И.</i> Агентная модель динамики численности диатомовых водорослей: влияние параметров среды	112
<i>Ханина Л.Г., Волобуев С.В., Шелякин П.В., Тутукина М.Н., Бессонова Т.А., Бобровский М.В.</i> Разнообразие ксилобионтных грибов на валеже в смешанном широколиственном лесу зависит от стадии разложения и видовой принадлежности упавших деревьев	114
<i>Хрущев С.С., Плюснина Т.Ю., Дегтерева Н.С., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.</i> Использование математических моделей фотосинтетического аппарата для оценки состояния природного фитопланктона по данным оптических измерений	117
<i>Цхай А.А., Агейков В.Ю.</i> Моделирование биогенных циклов в крупном водоеме (на примере Новосибирского водохранилища)	119

Шешницан С.С., Шешницан Т.Л.

121

Математическое моделирование экологического статуса микроэлементов в биогеохимической пищевой цепи "почва-растения-животные" в агроэкосистемах степной части Северо-Западного Причерноморья

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТОВ КЛЕТОЧНО-СТРУКТУРНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ФИТОПЛАНКТОНЕ

Абакумов А. И.¹, Пак С. Я.²

¹ *ФГБУН Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток,
Россия*

abakumov@dvo.ru

² *ФГБУН Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток,
Россия*

packsa@dvo.ru

Аннотация: рассматриваются модели фотосинтетических процессов в фитопланктоне, описывается динамика содержания в клетках питательных, энергоемких веществ и хлорофилла в зависимости от условий среды: питания, освещенности и температуры. Проведены вычислительные эксперименты с вариацией внешних условий. Показано, что сезонные изменения в течение года приводят к весенним и осенним всплескам продуктивности биомассы.

Хлорофилл и другие фотосинтезирующие вещества растительных клеток играют определяющую роль в процессах фотосинтеза (Falkovski, 2002; Rubin, Krendeleva, 2004). Долю хлорофилла в фитопланктоне по массе назовем квотой хлорофилла, долю питательных веществ принято называть клеточной квотой. По мнению специалистов, квота хлорофилла может варьировать от 0,001 до 0,097 (Nicholls, Dillon, 1978). Она изменяется в зависимости от состояния клеток и условий окружающей среды (Sathyendranath et al., 2009; Lynsgaard et al., 2017), зависит от интенсивности фотосинтетических процессов, связанных с состоянием фитопланктона, интенсивностью фотосинтетически активной радиации, обеспеченностью минеральным питанием и внешними условиями в целом. Вариации содержания хлорофилла существенно влияют на продуктивность фитопланктона.

В работе представлены математические модели, основанные на описании квоты хлорофилла и концентрации энергоемких веществ (ЭВ). Как и многие исследователи (Litchman et al., 2006; Bernard, 2011), мы основывали свои построения на модели Друпа (Droop, 1974). Первая модель описывает динамику квоты хлорофилла, вторая - и динамику концентрации ЭВ. Сделан анализ свойств решений в этих моделях, проведены сравнительные расчеты. Показана эффективность и важность комплексного учета особенностей и стадий фотосинтетических процессов.

Модели позволяют описать рост биомассы после прекращения подачи в систему минерального питания и рост биомассы в темновой стадии фотосинтеза, когда иссякает освещение как необходимый ресурс. Тогда единственным источником энергии, необходимым для запуска ферментативной реакции, являются ЭВ, запасаемые в световой стадии фотосинтеза (Carmeli, Avron, 1967; Yang et al., 2000).

Проведены вычислительные эксперименты с имитацией изменчивости условий освещенности. Показано, что вторая модель лучше описывает темновой период. Поведение квоты хлорофилла и концентрации ЭВ полностью согласуется с представленными результатами лабораторных экспериментов (Hunter, Laws, 1981). В моделях формируется временной лаг, в течение которого система успевает накопить энергию, необходимую для запуска ферментативной реакции. Характерно, что хлорофилл начинает расходоваться только при накоплении достаточного количества энергии. В отсутствие освещения клетки фитопланктона в качестве источника энергии накапливают только ЭВ. Реакция синтеза органического вещества протекает медленнее. Поэтому хлорофилл также расходуется медленно. Следовательно, наибольшая его концентрация в клетках фитопланктона отмечается в абсолютной темноте. Концентрация ЭВ, наоборот, падает до минимума, так как

в темноте увеличивается потребление энергоемких веществ из-за отсутствия других источников энергии.

Моделирование годового цикла показывает адекватную динамику в обеих моделях. Выполнена имитация сезонных изменений среды обитания в течение года. Показано, что такие изменения приводят к весенним и осенним всплескам продуктивности биомассы. Это согласуется с известными полевыми наблюдениями (Colebrook, 1979; Martinez et al. 2011). При наличии данных дистанционных наблюдений и результатов лабораторных экспериментов представленные модели могут быть использованы для оценки биологической продуктивности водных экосистем (Pak, Abakumov, 2020).

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, № 121021700006–0.

ЛИТЕРАТУРА

- Bernard O. Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO₂ mitigation and biofuel production // *J. of Process Control*. 2011. V. 21. P. 1378–1389. DOI 10.1016/j.jprocont.2011.07.012
- Carmeli C., Avron M. A Light-triggered adenosine triphosphate-phosphate exchange reaction in chloroplasts. *Eur. J. Biochem.* 1967. V. 2(3). P. 318-326.
- Colebrook J.M. Continuous plankton records: seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the North Atlantic Ocean and the North Sea // *Mar. Biol.* 1979. V. 51(1). P. 23-32.
- Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 1974. V. 54. P. 825–855.
- Falkowski P.G. The Ocean invisible forest // *Scientific American*. 2002. V. 54. P. 54–61.
- Hunter B.L., Laws E.A. ATP and chlorophyll "a" as estimators of phytoplankton carbon biomass // *Limnology and Oceanography*. 1981. V. 26(5). P. 944-956.
- Litchman E., Klausmeier C.A., Miller J.R., Schofield O.M., Falkowski P.G. Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities // *Biogeosciences*. 2006. V. 3(4). P. 585-606.
- Lyngsgaard M.M., Markager S., Richardson K., Møller E.F., Jakobsen H.H. How well does chlorophyll explain the seasonal variation in phytoplankton activity? // *Estuaries and Coasts*. 2017. V. 40(5). P. 1263-1275. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0215-4>
- Martinez E., Antoine D., d'Ortenzio F., de Boyer Montégut C. Phytoplankton spring and fall blooms in the North Atlantic in the 1980s and 2000s // *J. Geophys. Res.: Oceans*. 2011. V. 116. C11.
- Nicholls K.H., Dillon P.J. An Evaluation of Phosphorus-Chlorophyll-Phytoplankton Relationships for Lakes // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 1978. V. 63(2). P. 141-154. <https://doi.org/10.1002/iroh.19780630203>
- Pak S.Y., Abakumov A.I. Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years // *Ecol. Model.* 2020. V. 433. 109244. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109244>.
- Rubin A.B., Krendeleva T.E. Regulation of the primary photosynthesis processes // *Biophysics*. 2004. V. 49(2). P. 239-253.
- Sathyendranath S., Stuart V., Nair A., Oka K., Nakane T., Bouman H., Forget M.-H., Maass H., Platt T. Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 383. P. 73-84.
- Yang C., Hua Q., Shimizu K. Energetics and carbon metabolism during growth of microalgal cells under photoautotrophic, mixotrophic and cyclic light-autotrophic/dark-heterotrophic conditions // *Biochem. Eng. J.* 2000. V. 6(2). P. 87-102.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *COCHLODINA LAMINATA* (MOLLUSCA, GASTROPODA, CLAUSILIIDAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, Россия

valeriavladislavna@gmail.com

Аннотация: Изменение климата может спровоцировать изменение ареала даже широко распространённых видов. Ареал *Cochlodina laminata* включает почти всю Европу, в восточной части имеет вид клина. Посредством методов SDM была создана ансамблевая модель потенциального распространения моллюска в настоящее время в Восточной Европе. С использованием моделей изменения климата из набора CMIP6 был составлен прогноз изменения потенциального ареала *C. laminata* через 40 и через 80 лет. Полученные модели показали возможную фрагментацию и сокращение ареала вида на исследуемой территории.

1. ВВЕДЕНИЕ

Восточные границы ареалов некоторых европейских наземных моллюсков семейства Clausiliidae доходят до Поволжья и несколько восточнее (Лихарев, 1962). Однако с момента публикации монографии И.М. Лихарева (1962) обобщающих работ по биогеографии этих видов не издавалось. В то же время, влияние изменения климата на распространение различных видов животных показано в ряде работ (Huntley et al., 2021; Ortega et al., 2019). Широко распространённые виды также могут быть подвержены этим процессам, особенно на периферии ареала. Среди прочих европейских клаузилид, *Cochlodina laminata* Montagu, 1803 интересна тем, что является наиболее эврибионтным и наиболее широко распространённым видом в Европе. Обитая в лесной подстилке, разлагающейся древесине, *C. laminata* встречается в различных лесах, в т.ч. искусственного происхождения, в нескольких климатических зонах. За последние десятилетия накопились данные о распространении вида, в том числе в лесостепной зоне, которые не были использованы И.М. Лихаревым при составлении карты ареала, поэтому эти данные требуют обобщения. Целью представленной работы было моделирование потенциального ареала *C. laminata* в Восточной Европе, а также прогноз его изменения под влиянием климатических трансформаций в будущем.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В качестве источников данных о точках встречаемости *C. laminata* были использованы сборы автора (49 пунктов); литературные данные (96 пунктов); данные репозитория GBIF, из которых предварительно были исключены данные iNaturalist (4034 пункта); данные из коллекции лаборатории малакологии Государственного природоведческого музея НАН Украины (3 пункта, www.rip-mollusca.org), данные каталогов коллекций Зоологического Института РАН и Зоологического музея МГУ (117 и 25 пунктов соответственно). После процедуры пространственного разбавления с использованием пакета *spThin* в среде R в модель были включены 131 точка из репозитория GBIF и 210 точек из остальных, указанных выше, источников (рис. 1). В качестве точек отсутствия по умолчанию были приняты случайные точки фона, т.е. точки псевдо-отсутствия. Регион исследования охватывал территории от 66° с.ш до 40° с.ш., от 20° в.д. до 60° в.д. В качестве предикторов были взяты биоклиматические переменные из базы WorldClim.org (Fick, Hijmans, 2017). После проверки на мультиколлинеарность в модель были включены восемь климатических переменных: 'bio1', 'bio2', 'bio4', 'bio8', 'bio9', 'bio15', 'bio18', 'bio19'. Для моделирования изменения

потенциального ареала через 40 и через 80 лет использовались те же климатические переменные, но из набора климатических моделей CMIP6, а именно: HadGEM3-GC31- (Roberts, 2017), ACCESS-ESM 1.5 (Ziehn et al., 2020), CanESM5 (Swart et al., 2019), BCC-CSM2-MR (Wu et al., 2021). По каждой климатической модели отдельно учитывались два социально-экономических пути (SSPs): SSP2-4.5 и SSP5-8.5. Для моделирования исходная выборка была разделена на тестовую (25%) и обучающую (75%). Использовались следующие алгоритмы: обобщённая аддитивная модель (GAM), метод опорных векторов (SVM) и многослойный перцептрон (MLP). При построении моделей была применена кросс-валидация выборки методом пятикратной перегруппировки. Для оценки статистической значимости и качества прогноза моделей использовали ROC-кривые и площадь под ROC-кривой (AUC) и TSS-статистику. По взвешенным результатам всех моделей была построена ансамблевая модель. По результатам прогнозов по всем климатическим моделям для будущего времени были созданы растровые изображения с усредненным результатом отдельно для двух социоэкономических сценариев и для двух временных периодов. Моделирование и основная часть подготовительных работ с данными были проведены в среде R версии 4.1.2 преимущественно с использованием пакета «sdm» (R Core Team 2022; Naimi, Araújo, 2016). Обработка растровых изображений, создание итоговых карт проводилась в ArcGIS 10.7.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты моделирования для настоящего времени представлены на рисунке 1, а для будущего - на рисунке 2. Исследуемая территория поделена на "пригодную" и "не пригодную" для обитания *S. laminata* на основе порогового значения (0.349). Значения AUC для всех используемых моделей были достаточно высоки (0.86-0.88).

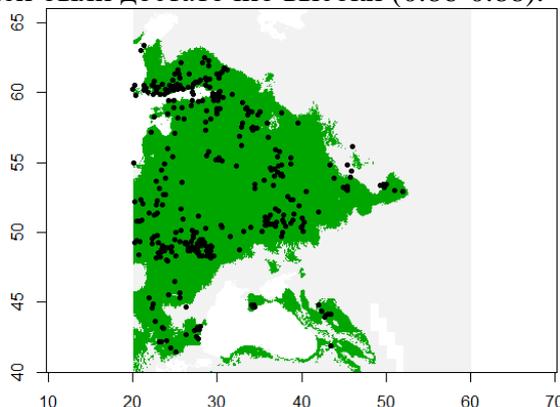


Рисунок 1 – Результат моделирования распространения *Cochlodina laminata* в настоящее время и точки находок, использованные в качестве исходных данных.

Основной вопрос, который был поставлен при моделировании потенциального распространения в настоящее время: выходит ли ареал *S. laminata* за границы, очерченные И.М. Лихаревым (1962). Результаты моделирования показали, что границы потенциального ареала действительно проходят дальше и достигают Предуралья в восточной части: Общего Сырта и части Бугульминско-Белебеевской возвышенности. В южной части (в лесостепной и частично в степной зоне) потенциальный ареал включает юг Среднерусской возвышенности к юго-востоку от Донецкого кряжа. Подходящая территория обитания также находится на юге Приднепровской возвышенности и Причерноморской низменности. В самой южной части ареал *S. laminata* включает территории Причерноморья: горную часть Крымского полуострова, Предкавказье, некоторую часть Кавказа, Причерноморья, Балканы. Общая площадь пригодной для обитания вида территории в районе исследования составляет 2814972,024 км кв. Однако, прогноз на основе всех используемых климатических моделей

для будущего времени показывает возможность значительного сокращения ареала: на 35.1-36.6% для 2041-2060 гг. и на 56.3-72.2% для 2081-2100 гг. Кроме того, заметна фрагментация ареала (Рис. 2). Некоторые различия в прогнозе для разных социо-экономических сценариев изменения климата заметны для периода 2081-2100 гг.: SSP 5-8.5 предполагает более пессимистичный сценарий.

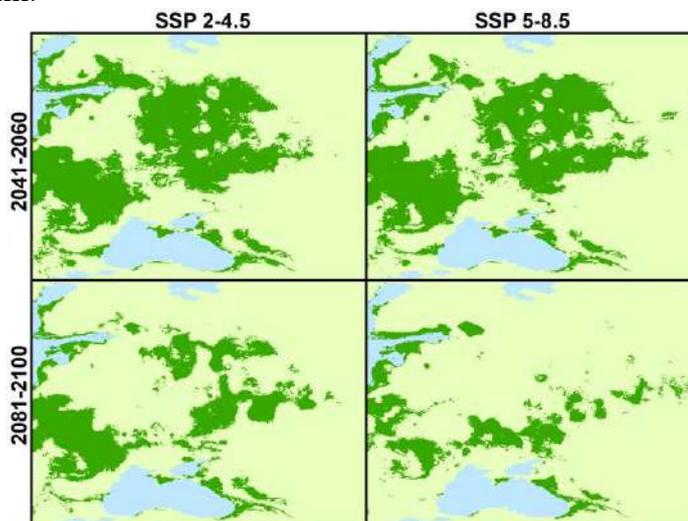


Рисунок 2 – Результат моделирования распространения *Cochlodina laminata* в будущем для разных социо-экономических сценариев. Темно-зеленым цветом показана потенциально пригодная для обитания территория.

Однако, несмотря на общее сокращение пригодных местообитаний, на некоторых территориях, ранее непригодных для вида, такие местообитания могут появиться. Это относится и к самым восточным районам потенциального ареала. Можно резюмировать, что самый распространенный европейский вид клаузилид в Восточной Европе в настоящее время действительно имеет широкий ареал, который даже превышает ранее обозначенный. Но при этом, существует угроза его значительного сокращения и фрагментации при условии реализации прогнозов изменения климата на рассматриваемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

- Лихарев И.М. Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 4: Клаузилииды (Clausiliidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 318 с.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V.37. №12. P. 4302-4315.
- Huntley B., Allen J.R.M., Forrest M., Hickler T., Ohlemüller R., Singarayer J.S., Valdes P.J., Williams J. Projected climatic changes lead to biome changes in areas of previously constant biome // Journal of Biogeography. 2021. V. 48. №. 10. P. 2418-2428.
- Naimi B., Araújo M.B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // Ecography. 2016. V. 39. №.4. P.368-375.
- Ortega J.C.G., Machado N., Diniz-Filho J.A.F., Rangel T.F., Araújo M.B., Loyola R., Bini L.M. Meta-analyzing the likely cross-species responses to climate change // Ecology and Evolution. 2019. V. 9. №. 19. P. 11136-11144.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org> (дата обращения 25.04.2022).
- Roberts M. МОНС HadGEM3-GC31-LL model output prepared for CMIP6 HighResMIP. URL: <http://cera-www.dkrz.de/WDCC/meta/CMIP6/CMIP6.HighResMIP.МОНС.HadGEM3-GC31-LL> (дата обращения 19.12.2022).
- Swart N.C., Cole J.N.S., Kharin V.V., Lazare M., Scinocca J.F., Gillett N.P., Anstey J., Arora V., Christian J.R., Hanna S., Jiao Y., Lee W.G., Majaess F., Saenko O.A., Seiler C., Seinen C., Shao A., Sigmund M., Solheim L., von Salzen K., Yang D., Winter B. The Canadian Earth System Model version 5 (CanESM5.0.3) // Geoscientific Model Development. 2019. V. 12. № 11. P. 4823-4873.

- Wu T., Yu R., Lu Y., Jie W., Fang Y., Zhang J., Zhang L., Xin X., Li L., Wang Z., Liu Y., Zhang F., Wu F., Chu M., Li J., Li W., Zhang Y., Shi X., Zhou W., Yao J., Liu X., Zhao H., Yan J., Wei M., Xue W., Huang A., Zhang Y., Zhang Y., Shu Q., Hu A. BCC-CSM2-HR: a high-resolution version of the Beijing Climate Center Climate System Model // *Geoscientific Model Development*. 2021. V. 14. № 5. P. 2977-3006.
- Ziehn T., Chamberlain M.A., Law R.M., Lenton A., Bodman R.W., Dix M., Stevens L., Wang Y.-P., Sribinovsky J. The Australian Earth System Model: ACCESS-ESM1.5 // *Journal of Southern Hemisphere Earth Systems Science*. 2020. V. 70. №. 1. P. 193-214.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОНКУРЕНЦИИ СТРУКТУРИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Белотелов Н.В.¹, Бровко А.В..²

¹*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Российской академии наук ФИЦ ИУ РАН, Москва, Россия*

belotel@mail.ru

²*ФГБОУ ВО Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана (национальный исследовательский университет), Москва, Россия*

bsaxa@mail.ru

Аннотация: В работе предложена агентная модель структурированных популяций, конкурирующих за ресурс. Под структурированной популяцией понимается популяция, особи которой могут образовывать связи с другими особями популяции. При этом предполагается, что ресурс, собранный отдельными особями популяции, распределяется по всему кластеру в соответствии с энергиями принадлежащих ему особей. Популяции отличаются друг от друга "валентностью", то есть максимально возможным количеством связей доступных одной особи. Рассматривается квадратное поле, поделенное на четыре области непостоянных размеров, в каждой из которых обитает одна из четырех популяций, отличающихся "валентностью" особей. Конкурентное взаимодействие происходит по подвижным границам областей. Результаты численных экспериментов показывают, что в зависимости от продуктивности ресурса в конкурентной борьбе побеждают популяции с различными валентностями.

1. ВВЕДЕНИЕ

Задача исследования конкурентных взаимодействий в популяционной экологии не потеряла своей актуальности, несмотря на то, что этой задаче уже почти сто лет. Известно фундаментальное положение популяционной экологии, называемое принципом конкурентного исключения Гаузе, который заключается в утверждении: «Два вида организмов не могут устойчиво сосуществовать в ограниченном пространстве, если рост численности обоих лимитирован одним жизненно важным ресурсом, количество и/или доступность которого ограничены» (Гаузе, 2002). Это положение было получено с использованием математических моделей вольтерровского типа, основанных на языке обыкновенных дифференциальных уравнений. Исследованию моделей такого типа посвящено большое количество работ (Вольтерра, 1976, Свирежев, Логофет, 1978, Базыкин, 2003). Построение и исследование агентных имитационных моделей с помощью вычислительной техники позволило учесть эколого-физиологические характеристики особей популяций более детально, чем моделирование на базе обыкновенных дифференциальных уравнений, так как последние не позволяют учесть важные особенности жизненного цикла особей. В последнее десятилетие особое внимание уделяется моделированию и анализу сетевых структур, формируемых особями различных популяций. Настоящая работа пытается учесть особенности сетевой структуры популяций при конкуренции за ресурс. В ней рассматривается агентная имитационная модель конкуренции четырех популяций за ресурс, агенты которых могут формировать стаи, в рамках которых организуется внутривидовое кооперативное взаимодействие. Оказывается, что структура стаи и продуктивность ресурса существенно влияет на исход конкурентной борьбы.

2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Рассматривается квадратная решетка, в узлах, которой располагается ресурс, который восстанавливается с определенной скоростью до некоторого предельного значения. Он является источником "энергии" для особей популяции. Исходное поле разделено на четыре

области, в каждой из которых располагаются особи популяций, имеющих разные "валентности", равные максимальному числу связей с другими особями той же популяции.

Особь характеризуется своей массой, которую мы трактуем расширенно, а именно: мы считаем, что она тождественна энергии и тратится при различных физиологических процессах, таких как движение, размножение и т.п. В модели учитываются: энергетические затраты на перемещение, рождение, выкармливание потомства и поддержание межагентных связей в стаях, затраты при конкурентных взаимодействиях с особями другой популяции и приобретение дополнительной энергии от особей стаи, к которой принадлежит рассматриваемая особь, а также изменение «энергоэффективности» функционирования при старении особи. Особи характеризуются: возрастом, массой, радиусом индивидуальной подвижности (максимальное расстояние, преодолеваемое особью за один такт), а также радиусом обзора – параметром, учитывающим максимальное расстояние, на котором особь-агент может обнаружить пищу или другую особь (радиус слышимости). В модели считается, что радиус индивидуальной подвижности зависит от возраста особи, а радиус обзора, напротив, постоянен для всех особей. Учитываются следующие процессы, меняющие состояние особи: рождение, старение, потребление ресурса, перемещение по ареалу, присоединение и отделение от стаи и конкуренция с особями другой популяции. Уравнения, описывающие динамику этих процессов приведены в работах (Белотелов, Бровко, 2022). Особи, состоящие в стаях, собирают ресурс более эффективно и в конце каждого такта перераспределяют собранный ресурс в соответствии со значениями своих энергий, то есть в рамках стаи происходит постепенное выравнивание энергий принадлежащих ей агентов.

Особи не имеют возможности пересечь границу своей области, при этом границы областей подвижны. Смещение границ области и, как следствие, ее площадь, определяются отношением суммарной энергии, запасенной агентами соответствующей популяции и популяций соседних областей, к суммарной энергии особей всей системы. Увеличение площади области интерпретируется как увеличение конкурентного преимущества соответствующей популяции определенной валентности. Типичные результаты приведены на рис. 1-3

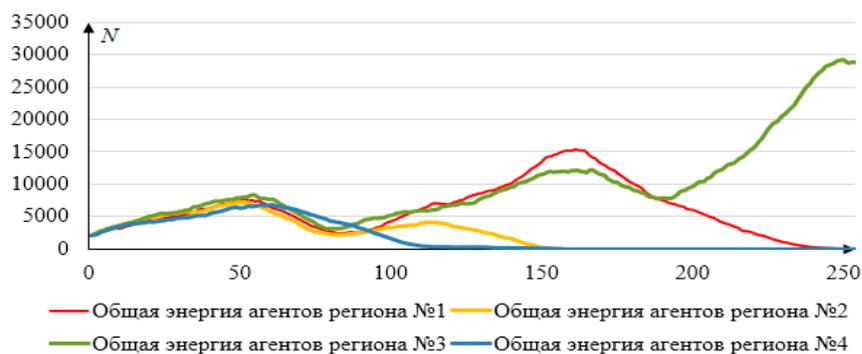


Рисунок 1 Изменение общей энергии агентов различных популяций

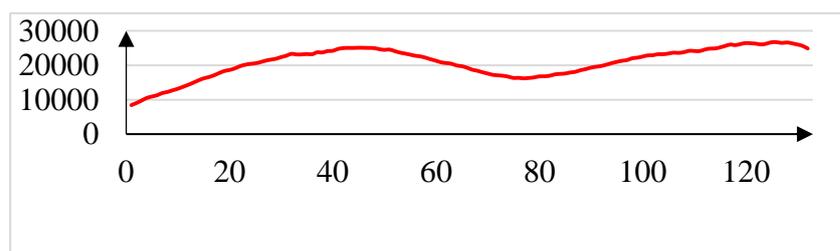


Рисунок 2 Общая энергия агентов системы

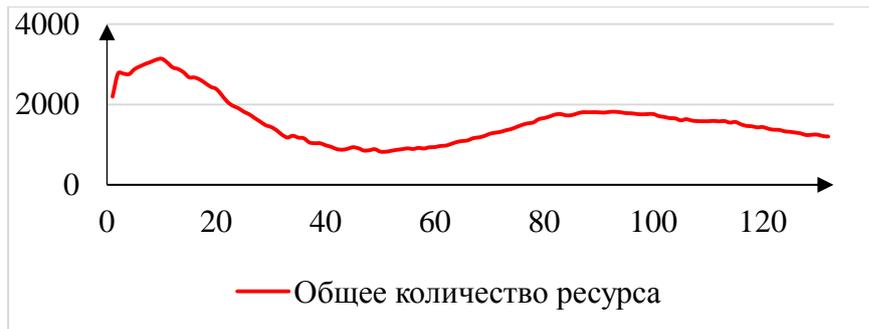


Рисунок 3 Общее количество ресурса в системе

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты численных экспериментов указывают на следующее – оказывается, что при различных продуктивностях ресурса выживает лишь одна популяция, в полном соответствии с принципом Гаузе, однако "валентность" побеждающей популяции определяется продуктивностью ресурса. Наиболее выгодная по общей энергии степень структурированности популяции агентов зависит от характеристик ресурсной обеспеченности среды и от значения энергетических затрат на поддержание структур популяций. Характеры влияния данных характеристик на успешность той или иной популяции различаются. Другим интересным фактом является то, что, несмотря на различные валентности побеждающей популяции, система в целом ведет себя как система ресурс-потребитель, то есть ее интегральные характеристики демонстрируют колебательную динамику. Приведенные результаты требуют дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 301 с.
- Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М. – Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2003.
- Белотелов Н.В., Бровко А.В. Модель конкуренции двух популяций с учетом их структурности, Доклады Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика». Под ред. В.Д. Лахно. Том 9. Пущино: ИМПБ РАН, 2022. Статья № е..
- Белотелов Н.В., Бровко А.В. Агентная модель двух конкурирующих популяций с учетом их структурности // Математическое моделирование и численные методы. 2022. №3, с.71-83.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. Под ред. и с послесл. Ю.М. Свиричева. М.: Наука, 1976. 285 с. (Пер. с фр. Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. P.: Gauthiers-Villars, 1931).
- Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. М. – Ижевск, 2002.
- Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», 1978.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ СВЕТОВОГО РЕЖИМА В СМЕШАННОМ ДРЕВОСТОЕ И ЕЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ НОВОЙ СИСТЕМОЙ МОДЕЛЕЙ ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Быховец С.С.¹, Фролов П.В.¹, Шанин В.Н.^{1,2,3}

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия

bykhovets@pbcra.ru

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

³Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИМП им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия

Аннотация: Проанализированы результаты регистрации режима пропущенной ФАР под пологом пространственно неоднородного смешанного древостоя в сопоставлении с результатами его моделирования. Показано адекватное воспроизведение моделью режима ФАР.

1. ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтетически активная радиация (ФАР) – один из основных ресурсов, используемых в продукционном процессе растений, а ее пространственное распределение внутри полога растительности – один из факторов, определяющих структуру растительных сообществ. Значительная изменчивость ее потоков во времени делает неэффективными единичные измерения, и требует непрерывной регистрации на протяжении не менее суток, а в идеале – в течение всего вегетационного периода. Результаты такой регистрации могут быть использованы, в том числе и для валидации моделей, при этом выбор точек измерений должен максимально охватывать разнообразие условий затенения под пологом. Цель настоящей работы – отработка методики таких измерений и их использования для валидации модели режима ФАР в пространственно неоднородном древостое.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Постоянная пробная площадь (ППП) в 1 га (100×100 м) была заложена в 2016 г. в разновозрастном смешанном лесу с преобладанием березы, ели и сосны при участии липы и дуба в Приокско-Террасном заповеднике (Шанин и др., 2018). В последующие годы наблюдались многочисленные ветровалы, что усилило пространственную неоднородность древостоя. Регистрация ФАР под пологом леса производилась в 2018–2023 гг. в течение вегетационного периода, в 9 точках (по 1–2 года в каждой) датчиками LightScout PAR Light Quantum Sensor с регистраторами WatchDog 1400 и программным обеспечением SpecWare 9 Basic фирмы Spectrum Technologies (США). Диапазон условий – от "окна", образовавшегося в результате недавних вывалов, до участков сравнительно густого елового и липового древостоев. Периодичность измерений 5 минут, с последующим расчетом суточных сумм. Сравнительные измерения на открытом месте выполнялась по аналогичной методике в г. Пущино, в 7 км к ЮЮВ от ППП.

Модель режима ФАР, разработанная в составе новой системы моделей лесной экосистемы, подробно описана ранее (Шанин и др., 2022). Поступление ФАР к верхней границе полога рассчитывалось с учетом косвенной оценки условий облачности по суточной амплитуде температуры воздуха, а соотношение прямой и рассеянной составляющих – по отношению суточной суммы ФАР к ее внеатмосферному значению. Пропускание и поглощение рассеянной ФАР в пологе рассчитывалось по 20 направлениям, число расчетных направлений прямой ФАР соответствовало продолжительности светового дня в часах. Кроны аппроксимировались совокупностью трехмерных ячеек с размером основания 0.5×0.5 м и высотой 1.0 м. Ослабление радиации на единичном отрезке пути луча считалось

пропорциональным площади листвы и древесных органов в единице объема ячейки. Размеры кроны и распределение фитомассы по ячейкам варьировали в зависимости от высоты, диаметра ствола и расстояний до соседних деревьев. В качестве исходной информации использованы данные картографирования древостоя, выполненного в 2016 г., с последующей коррекцией по данным ежегодной актуализации и повторного пересчета в 2021 г.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средние месячные величины относительного пропускания суммарной ФАР минимальны в середине – конце лета (под хвойными – в начале осени) и изменяются от 30–37% в "окне" до 3–5% под еловым и 1–2% под липовым участком. Сезонный ход особенно выражен под липами, где пропускание изменяется от 17–18% в апреле и октябре до 1% в июле. В остальных точках сезонный ход выражен в меньшей степени. Изменения от года к году (при отсутствии гибели деревьев в окрестности точки измерений) сравнительно невелики. Межсуточная вариация достигает 10–60% от среднемесячных значений (но могла быть несколько завышена за счет удаленности контрольной точки от ППП).

Воспроизведение среднемесячного относительного пропускания ФАР моделью оказалось наилучшим в точках, в окружении которых преобладали хвойные деревья. Под липами хорошо воспроизводятся условия до распускания листьев и после листопада, но летние значения несколько завышены (что может быть обусловлено неучетом подроста, не достигшего учетного диаметра). На относительно открытых местах, при наличии в их окрестностях старых деревьев с высоко расположенными кронами небольшого объема, расчетные значения пропускания бывают занижены из-за завышения моделью объемов таких крон. Межсуточные изменения относительного пропускания в отдельных точках, по-видимому, не могут быть воспроизведены с существенно большей точностью при принятой степени детализации структуры полога (а ее повышение привело бы к неприемлемому росту потребности в вычислительных ресурсах). При этом изменчивость абсолютных значений пропущенной (а, следовательно, и поглощенной) ФАР воспроизводится с достаточной для решаемых задач точностью, поскольку годовой ход и межсуточная изменчивость приходящей ФАР рассчитываются моделью хорошо, а относительное пропускание, в среднем, также удовлетворительно. Пример для точки между кронами сосны и ели, для которой имеется наиболее длинный ряд наблюдений, приведен на рис. 1.

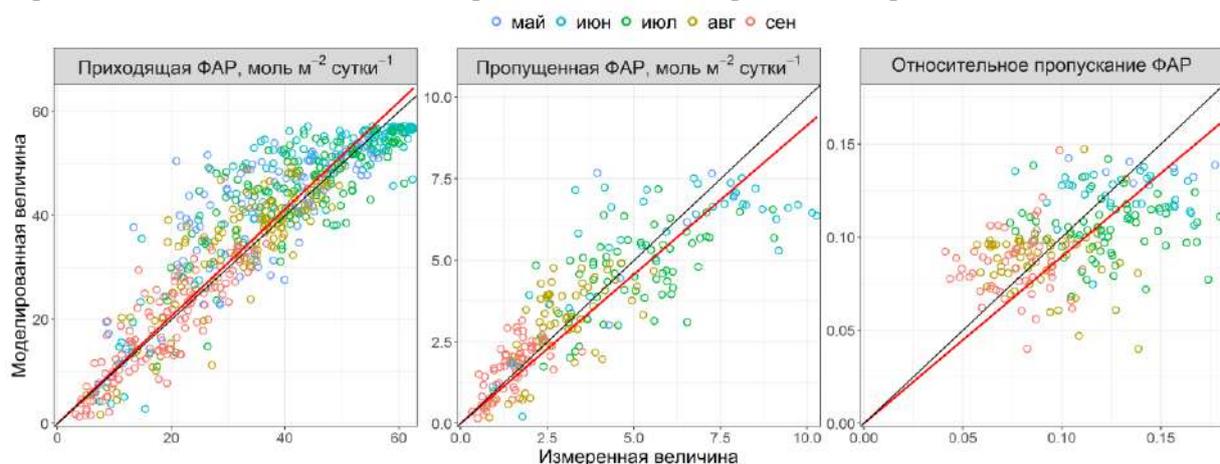


Рисунок 1 – Пример результатов моделирования в сравнении с измеренными данными: слева – приходящая к пологу ФАР, в центре и справа – абсолютные и относительные величины пропускания; красным цветом показана линия регрессии

Валидация, проведенная с использованием линейной регрессии, проходящей через начало координат (Sokal, Rohlf, 1995), показала удовлетворительные результаты (для

приходящей $R^2 = 0.97$, для пропущенной 0.57–0.94, для относительного пропуска 0.60–0.95).

4. ВЫВОДЫ

Модель достаточно адекватно воспроизводит режим ФАР под пологом пространственно неоднородного древостоя, за исключением случаев превышения расчетных объемов крон старых деревьев при невозможности учесть предысторию их формирования.

5. БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы Госзадания № 122040500037-6.

Авторы признательны руководству Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника за возможность проведения исследований и метеорологические данные.

ЛИТЕРАТУРА

- Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В., Чертов О.Г., Быховец С.С., Зубкова Е.В., Портнов А.М., Фролова Г.Г., Стаменов М.Н., Грабарник П.Я. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. Статья № 112. doi: [10.31509/2658-607x-202252-112](https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-112)
- Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Грабарник П.Я. Исследование структуры древостоев и микроклиматических условий под пологом леса на постоянной пробной площади в Приокско-Террасном заповеднике // Труды Приокско-Террасного заповедника. Вып. 7. М.: КМК, 2018. С. 68–80.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman, 1995. 887 p.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НА ВЕТКЕ – КРИСТАЛЛОГРАФИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД

Войтеховский Ю.Л., Гунченкова А.Д.

*Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
Санкт-Петербург, Россия*

vojtechovskijj@herzen.spb.ru

Аннотация: Характер расположения листьев на ветке – важная видовая особенность растения, к тому же подверженная воздействию неблагоприятных условий среды. Поэтому важна их четкая фиксация при морфологическом описании. Для этих целей предложено использовать известную в кристаллографии систематику плоских бордюров, то есть узоров, ритмически повторяющихся вдоль оси трансляции.

1. ВВЕДЕНИЕ

Расположение листьев на ветке растения – важный диагностический признак вида, варьирующий под действием условий обитания. При морфологическом описании он всегда фиксируется, но, как правило, в произвольных выражениях. Между тем, в кристаллографии давно разработана (Шубников, 1940) систематика бордюров, т. е. плоских узоров, в которых вдоль оси трансляции повторяется асимметричный элемент, размноженный допустимыми операциями симметрии. Далее предлагается использовать ее в ботанических целях.

2. ТЕОРИЯ

Теория сводится к тому, чтобы размножить в бордюр исходный асимметричный элемент (черный треугольник) операциями симметрии: трансляцией (на фиксированный шаг вдоль оси) T и отражениями в продольной (ортогональной к плоскости бордюра) плоскости P , в поперечной (ортогональной к оси трансляции) плоскости Π , в плоскости скользящего отражения (совпадает с P , но действует иначе) T^* , в центре инверсии (лежащем на оси трансляции) C . Разрешены только эти преобразования симметрии, т. к. лишь они совмещают с собой весь бордюр. Все варианты показаны на рис. 1 (слева).

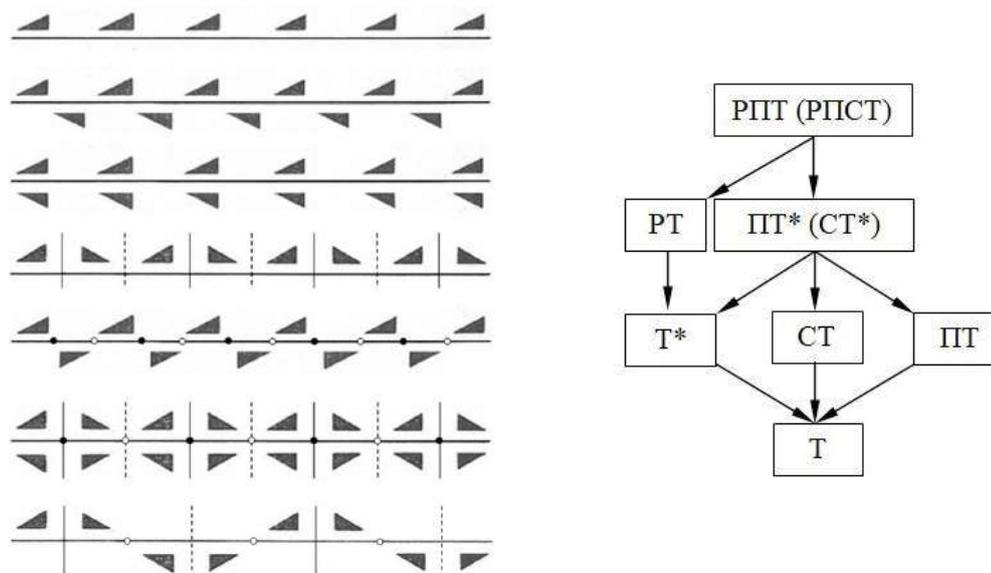


Рисунок 1 – Слева: 7 типов бордюров (сверху вниз): T , T^* , $P T$, ΠT , $C T$, $P\Pi T$, ΠT^* .
Справа: иерархия групп симметрии бордюров.

Для удобства пользования каждый бордюр назван списком порождающих операций (Войтеховский, 2020). Бордюры T и T^* получаются непосредственно, в остальных случаях сначала строятся кластеры исходных элементов, далее размножаемые трансляцией T (для PT , PT , CT , RPT) или плоскостью скользящего отражения T^* (для PT^*). При этом в четырех случаях появляются дополнительные элементы симметрии: плоскости (PT , RPT , PT^* , показаны штрихами) и центры инверсии (CT , RPT , PT^* , пустые кружки). На рис. 1 (справа) показана иерархия бордюров с точки зрения их групп симметрии. По стрелкам от высшей группы RPT можно разными путями спуститься к низшей группе T . Но она не примитивна, а иерархия подгрупп должна завершаться примитивной группой E . В нашем случае она отвечает не бордюру, а любому неупорядоченному узору.

3. АДАПТАЦИЯ

Бордюры – односторонние орнаменты. Это и позволяет использовать их для описания расположений листьев, одна сторона которых (обращенная к солнцу) верхняя, другая нижняя. Но возможны варианты: лист (1) симметричен и ориентирован ортогонально к ветке, (2) лист ориентирован косо к ветке по ходу ее роста (и тогда неважно, симметричен он или асимметричен). В случае (1) лист – уже кластер из двух асимметричных половинок, связанных плоскостью P . Он сочетается с бордюрами PT , CT , RPT и PT^* . Случай (2) согласуется с бордюрами T , T^* и PT . Другие варианты запрещены – исходная косая ориентировка листа в них совмещается с обратной.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для описания расположений листьев на ветке непротиворечивыми оказались все 7 типов кристаллографических бордюров. При этом удобная номенклатура по порождающим операциям симметрии однозначно фиксирует ортогональное прирастание симметричного листа (PT , CT , RPT , PT^*) или косое – любого листа (T , T^* , PT). Сбой периодичности в расположении листьев по шагу трансляции T или их отсутствие в нужном месте (если ботаник отказывается этим пренебречь) должны означать, что природа избрала другой путь рациональности для достижения своей цели – оптимизации светового потока для каждого листа. Этот тип организации выше обозначен (по традиции для примитивной группы симметрии) E . Все варианты бордюров установлены авторами в природе.

Выше неявно предполагалось, что листья вдоль ветки имеют одинаковый размер. Это в общем не так – в направлении роста ветки их размер уменьшается. И тогда для описания можно применить симметрию подобия. Плоскость симметрии листа, косо ориентированного к ветке, можно рассмотреть как плоскость гомологии. Листья на дугообразной ветке можно описать в терминах криволинейной симметрии. Для описания расположений листьев на вертикальных стеблях надо использовать винтовые оси. Наконец, вместо одного листа природа предлагает готовые кластеры (соцветие, несколько листьев, лист с иглой...). Для их описания кристаллография предоставляет немалый арсенал методов. А если их мало – тем интереснее. Важно понять, почему и как природа избегает кристаллографических порядков, изобретая порядки иного рода, т. к. под всяким оптимумом кроется закономерность.

ЛИТЕРАТУРА

- Войтеховский Ю.Л. Из опыта преподавания. VI. Симметрия бордюров // Вестник геонаук. 2020. № 8(308). С. 28–31. DOI:10.19110/geov.2020.8.4.
Шубников А.В. Симметрия. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 176 с.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ИМИТАЦИОННОЙ МОДЕЛИ УРОЖАЙНОСТИ ПО ОТНОШЕНИЮ К ПОЧВЕННЫМ СВОЙСТВАМ

Гасанов М.Э.¹, Петровская А.Ю.¹, Никитин А.А.¹

¹ Сколковский институт науки и технологий, Москва, Россия

m.gasanov@skoltech.ru

anna.petrovskaya@skoltech.ru

a.nikitin@skoltech.ru

Аннотация: Неопределенность в почвенных данных может быть серьезной проблемой для оценки и прогнозирования урожайности с помощью имитационных моделей. В своей работе мы провели пространственный анализ чувствительности модели DSSAT по отношению ко входным почвенным данным. Для анализа чувствительности был использован метод Соболя. С его помощью было проведено ранжирование основных параметров почвы для прогнозирования урожайности пшеницы.

ВВЕДЕНИЕ

Имитационные модели урожайности сельскохозяйственных культур, такие как DSSAT, являются популярными инструментами для прогнозирования роста и развития сельскохозяйственных культур при различных сценариях изменения климата, технологий ведения сельского хозяйства и почвенных условий. Точность прогнозов этих моделей в значительной степени зависит от входных параметров, особенно от факторов, связанных с почвой (Folberth C., et al, 2016).

Почвенные условия являются определяющими факторами для роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. При моделировании параметры почвы включают, текстуру, содержание органического вещества, уровень питательных веществ и влагоудерживающую способность. Неопределенность в почвенных условиях может быть критична для прогнозирования урожайности.

Анализ чувствительности позволяет оценить влияние изменений входных параметров на выходные данные модели, что помогает улучшить параметризацию и калибровку модели. В отличие от предыдущих исследований, где анализ чувствительности проводился локально с выбором конкретных погодных и почвенных условий для параметров отдельной культуры, мы провели пространственный анализ чувствительности. Для каждой из ячеек погодных наблюдений с разрешением 0.5 градуса реанализа NASA POWER на Европейской территории России был проведен анализ чувствительности модели с учетом агротехнологий и почвенных свойств.

Основными задачами нашего исследования являются:

1. Оценить чувствительность имитационной модели DSSAT к изменениям параметров почвы.
2. Определить наиболее важные параметры почвы, влияющие на модельную урожайность сельскохозяйственных культур.
3. Дать представление о взаимодействиях между различными параметрами почвы и их совокупном влиянии модельную урожайность.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Имитационные модели сельскохозяйственных культур представляют собой численные математические программы, которые моделируют рост, развитие и урожайность культур на основе различных входных параметров, таких как климат, почвенные условия и агротехнологии. DSSAT является одной из популярных имитационных моделей урожайности, которая широко используется для моделирования сельскохозяйственных культур и включает

в себя подробное физиологическое и генетическое описание процессов для моделирования динамики сельскохозяйственных культур и почвенных условий (James J. W., et al, 2003).

Одним из основных подходов к оценке чувствительности является оценка индексов чувствительности первого и второго порядков по методу Соболя, также называемые индексами Соболя. Данный индекс является количественным показателем вклада отдельных входных переменных в общую дисперсию выходных данных модели, например, урожайности. С помощью индекса можно определить, какие факторы оказывают наиболее существенное влияние на поведение модели. На основе ранжирования параметров с помощью индекса можно принять решение о выборе параметров для калибровки и оптимизации модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для проведения пространственного анализа чувствительности потребовалось значительное количество запусков модели с различными входными параметрами. В результате был разработан программный модуль, который позволяет использовать входные данные для имитационных моделей в пространственном формате netcdf и проводить массовые параллельные расчеты урожайности. В качестве источника данных об агротехнологиях, в частности, характерных датах посадки и уборки, был использован гармонизированный набор данных SAGE.

В качестве результатов был получен индекс Соболя первого порядка и общий индекс Соболя для почвенных параметров. Почвенные параметры были использованы из системы SoilGrids, в частности для моделирования использовались следующие параметры: плотность почвы, содержание глины и песка, а также содержание органического углерода. В качестве инструмента анализа полученных результатов использовались тепловые карты.

ВЫВОДЫ

Результаты пространственного анализа чувствительности подчеркивают важность использования пространственных форматов данных для анализа и массовых параллельных расчетов для эффективного анализа влияния различных параметров на урожайность на разных территориях. Полученные индексы Соболя первого порядка и общий индекс Соболя для почвенных параметров позволяют более детально оценить, как различные характеристики почвы влияют на результаты моделирования. Применение тепловых карт для анализа результатов обеспечивает наглядное представление об изменениях в пространственном распределении урожайности в зависимости от вариаций параметров.

ЛИТЕРАТУРА

Folberth C., et al. "Uncertainty in soil data can outweigh climate impact signals in global crop yield simulations." *Nature communications* 7.1 (2016): 11872.

Jones, J. W., et al. "The DSSAT cropping system model." *European journal of agronomy* 18.3-4 (2003): 235-265.

ПРИМЕНЕНИЕ ТРЁХМЕРНОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ПОТОКОВ CO₂ И CH₄ НАД НЕОДНОРОДНОЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ

Гибадуллин Р.Р.^{1,3}, Мухартова Ю.В.^{1,2,3}, Ольчев А.В.^{1,3}, Керимов И.А.³

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, Географический факультет, Москва, Российская Федерация
ravil00121@mail.ru

aoltche@gmail.com

²МГУ имени М.В. Ломоносова, Физический факультет, Москва, Российская Федерация
muhartova@yandex.ru

³Грозненский государственный нефтяной технический университет имени академика М.Д. Миллионщикова, Грозный, Российская Федерация

ibragim_kerimov@mail.ru

Аннотация: Применена трёхмерная процесс-ориентированная модель переноса для описания потоков CO₂ и CH₄ в атмосферном пограничном слое над сильно неоднородным лесным участком со сложным рельефом. Калибровка входных параметров модели проведена с использованием наземных камерных измерений параметров фотосинтеза, эмиссии и поглощения CO₂ и CH₄ почвенным покровом. Показана значительная неоднородность полей ветра и вертикальных потоков газов, определяемых неоднородностью подстилающей поверхности, скоростью и направлением ветра.

Точная оценка экосистемных вертикальных потоков парниковых газов методом турбулентных пульсаций для неоднородных подстилающих поверхностей невозможна в силу существующих методологических ограничений (Бурба и др., 2016). Использование одномерных моделей также сопряжено со значительными погрешностями в оценке интегральных потоков (Ольчев и др., 2017). Наиболее эффективным методом оценки не только вертикальных, но и горизонтальных потоков для неоднородных подстилающих поверхностей со сложным рельефом является трехмерное математическое моделирование переноса парниковых газов (Mukhartova et al., 2023).

Для модельного исследования был выбран сильно расчлененный лесной участок вблизи с. Рошни-Чу в предгорьях Большого Кавказа в Чеченской Республике. Площадь исследуемого участка около 580 га, перепад высот от 400 до 600 метров. Лесная растительность представлена широколиственными буково-грабовыми лесами.

Для описания пространственной изменчивости потоков CO₂ и CH₄ на экспериментальном участке была выбрана процесс-ориентированная модель переноса (Mukhartova et al., 2023). Модель основана на уравнении неразрывности и полуторном замыкании векторного уравнения Навье-Стокса, решаемого с использованием осреднения Рейнольдса и гипотезы Буссинеска. Для определения концентраций и потоков, при известном распределении поля скорости ветра и коэффициента турбулентного обмена, использовано уравнение “диффузия-адвекция” (Mukhartova et al., 2023):

$$\frac{\partial \vec{V}}{\partial t} + (\vec{V}, \nabla) \vec{V} = -\frac{1}{\rho} \nabla P - \overline{(\nabla, \vec{V}') \vec{V}'} + \vec{F}_{cor} + \vec{F}_d + \vec{g} \quad (1)$$

$$div \vec{V} = 0 \quad (2)$$

$$\frac{\partial C}{\partial t} + (\vec{V}, \nabla) C = div(K_C \nabla C) + F_b - F_{ph} \quad (3)$$

где \vec{V} - вектор скорости ветра, м с⁻¹; P - давление, Па; ρ - плотность воздуха, кг м⁻³; \vec{F}_{cor} - сила Кориолиса, м с⁻²; \vec{F}_d - сила сопротивления растительности, м с⁻²; \vec{g} - ускорение свободного падения, м с⁻²; C - концентрация CO₂/CH₄, мкмоль моль⁻¹; K_C - коэффициент турбулентной диффузии для CO₂/CH₄, м² с⁻¹; F_b - источники CO₂/CH₄, мкмоль м²с⁻¹; F_{ph} - поглощение CO₂ в ходе фотосинтеза (для CH₄ $F_{ph} = 0$), мкмоль м²с⁻¹.

Для определения входных параметров модели, проведены измерения потока CO_2 и CH_4 у поверхности почвы и стволов деревьев, измерения параметров фотосинтеза, расчёты приходящей солнечной радиации и определение высоты растительности и LAI по результатам мультиспектральной и лидарной съёмки территории с БПЛА.

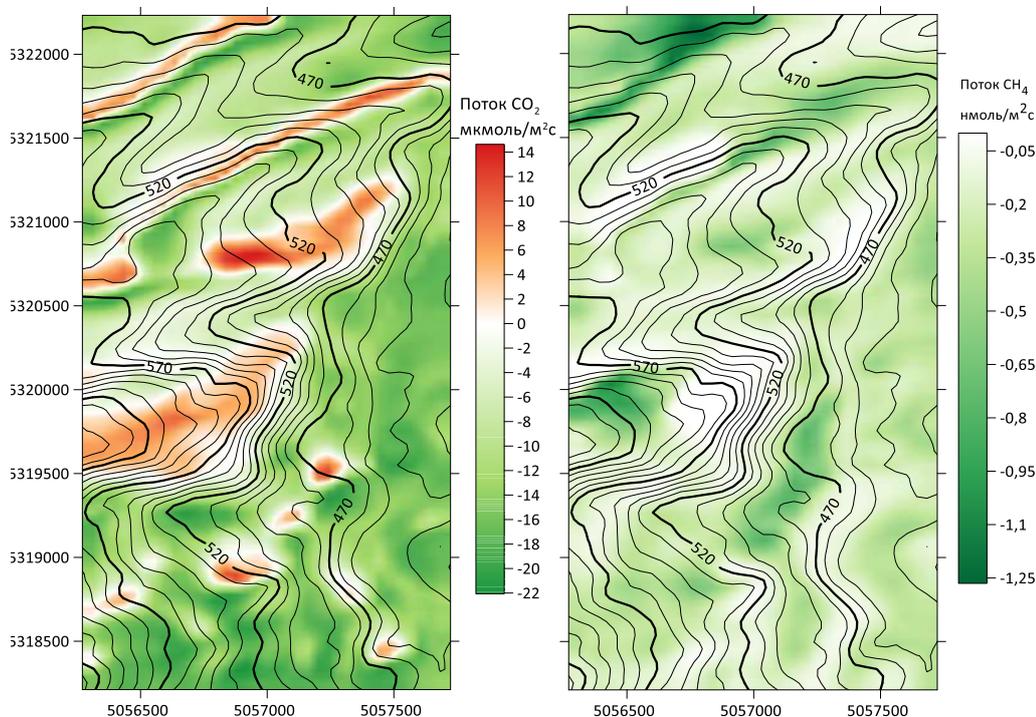


Рисунок 1 – Смоделированные вертикальные потоки CO_2 и CH_4 на высоте 25 метров.

Результаты модельных экспериментов показали, значительную пространственную неоднородность потоков, определяемую как неоднородным распределением источников и стоков парниковых газов в растительности и у поверхности почвы, так и значительной пространственной неоднородностью потока в приземном слое, определяемой шероховатостью поверхности и изменяющейся в зависимости от направления и скорости ветра. Показано, что в летний период, в солнечную погоду, исследуемая территория карбонового полигона является стоком CO_2 , со средним потоком $18 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ на высоте 25 метров, направленным к земле. В осенний же период территория является источником CO_2 со средним потоком, направленным к атмосфере и равным $1 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Поток CH_4 как летом, так и осенью направлен из атмосферы к земле и в среднем по территории равняется -0.7 и $-0.6 \text{ нмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ соответственно. Также выявлено, что сильная вертикальная адвекция при обтекании неровностей рельефа может значительно завышать или занижать значения вертикального потока, вплоть до смены его направления.

Работа выполнена в рамках Госзадания № FZNU-2021-0012 «Комплексная интерпретация геофизических и геоэкологических данных для изучения баланса парниковых газов»

ЛИТЕРАТУРА

- Бурба Г.Г., Курбатова Ю.А., Куричева О.А., Авилов В.К., Мамкин В.В. Метод турбулентных пульсаций Краткое практическое руководство. LI-COR Biosciences - ИПЭЭ РАН: Москва, 2016. 223 с.
- Ольчев А.В., Мухартова Ю.В., Левашова Н.Т., Волкова Е.М., Рыжова М.С., Мангура П.А. Влияние пространственной неоднородности растительного покрова и рельефа на вертикальные потоки CO_2 в приземном слое атмосферы // Известия РАН. Физика Атмосферы и Океана, 2017, Т 53, № 5, С. 612–623
- Mukhartova Y. V., Kurbatova J. A. et al. Modeling Tool for Estimating Carbon Dioxide Fluxes over a Non-Uniform Boreal Peatland // Atmosphere. 2023. V. 14. P. 625.

СЦЕНАРИИ ИДЕАЛЬНОГО СВОБОДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЛЯ МОДЕЛИ ХИЩНИК – ЖЕРТВА НА НЕОДНОРОДНОМ ДВУМЕРНОМ АРЕАЛЕ

Зеленчук П.А.¹, Цибулин В.Г.²

¹Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия
zelenchuk@sfedu.ru

²Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия
vgcibulin@sfedu.ru

Аннотация: Изложены основные результаты исследования сценариев реализации идеального свободного распределения (ИСР) для модели хищник – жертва на неоднородных ареалах. Описаны математические условия, необходимые для реализации стационарного ИСР, отвечающего устойчивому совместному существованию хищника и жертвы. Представлены результаты вычислительного эксперимента по изменению стационарных распределений при малых вариациях параметров системы для прямоугольного и кольцевого ареалов.

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение пространственных распределений взаимодействующих видов на неоднородных ареалах является важной проблемой математической биологии и экологии (Ризниченко, 2011; Фрисман и др., 2019). Актуальным вопросом является исследование эволюционно устойчивых стратегий поведения популяций (Cantrell et al., 2007), позволяющих обеспечить устойчивое совместное сосуществование видов в биологических сообществах (Свирижев, Логофет, 1978; Александров и др., 2016). Эволюционно устойчивая стратегия в системе «хищник – жертва» может быть реализована (Cantrell et al., 2007; Зеленчук, Цибулин, 2021) на основе идеального свободного распределения (ИСР), под которым понимается пропорциональное (Зеленчук, Цибулин, 2023) распределение популяций жертвы и хищника ресурсу ареала (емкости среды обитания).

Целью настоящей работы является изучение сценариев реализации ИСР в диффузионно-адвективной модели хищник – жертва на неоднородных ареалах с учетом их пространственных особенностей.

2. МОДЕЛЬ

На основе системы уравнений реакции – диффузии – адвекции рассматривается модель хищник – жертва с многофакторным таксисом (Цибулин и др., 2021; Зеленчук, 2022; На et al, 2022)

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= -\nabla q_1 + F_1, \quad q_1 = -k_1 \nabla u + \alpha_1 u \nabla Q_1 - \beta u \nabla Q_2, \quad \nabla = \left(\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y} \right), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= -\nabla q_2 + F_2, \quad q_2 = -k_2 \nabla v + \alpha_2 v \nabla Q_3, \end{aligned} \quad (1)$$

где $u(x, y, t)$ – популяция жертвы, $v(x, y, t)$ – хищника. Потоки $q_{1,2}$ содержат диффузионные слагаемые с коэффициентами k_1, k_2 и функции направленной миграции $Q_i, (i = 1, 2, 3)$ с коэффициентами $\alpha_1, \alpha_2, \beta$. Функции локального взаимодействия определяются в виде

$$\begin{aligned} F_1 &= \mu_1 u f_{nm}(u, p) - \lambda_1 g(u, v, p), \quad f_{nm} = \frac{u^n}{p^m} \left(1 - \frac{u}{p} \right), \\ F_2 &= \mu_2 g(u, v, p) - \lambda_2 v, \quad g(u, v, p) = \frac{uv}{p + cu}, \end{aligned} \quad (2)$$

где μ_1, μ_2 и λ_1, λ_2 – соответствующие коэффициенты роста и смертности популяций, $p(x, y)$ – обобщенный ресурс, задающий неоднородность ареала, а f_{nm} – функция, описывающая логистический ($n = 0, m = 1$), гиперболический ($n = 1, m = 1$) и др. законы роста жертвы. Трофическая функция $g(u, v, p)$ может быть представлена либо классическим функциональным откликом Лотки – Вольтерра ($C = 0$), либо функциональным откликом Холлинга 2-го рода ($C > 0$). Система уравнений (1) – (2) дополняется начальными и краевыми условиями в зависимости от рассматриваемого ареала.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При выполнении условий

$$\begin{aligned} Q_1 &= \ln p, \quad Q_2 = \ln u, \quad Q_3 = \ln v, \\ k_1 &= \alpha_1 - \beta(n + 1 - m), \quad k_2 = \alpha_2, \end{aligned} \quad (3)$$

система уравнений (1) – (2) обладает стационарным решением, отвечающим совместному существованию хищника и жертвы,

$$u = Ap, \quad v = Bp^{n+1-m}, \quad A = \frac{\lambda_2}{\mu_2}, \quad B = \frac{\mu_1}{\lambda_1} A^n (1 - A). \quad (4)$$

В зависимости от показателей n, m возможны различные сценарии для взаимодействующих видов. Рассмотрено формирование ИСР на двумерных неоднородных ареалах. Проведены вычислительные эксперименты, демонстрирующие устойчивость получающихся решений и трансформацию ИСР при малых отклонениях параметров системы от условий (3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РФФ, грант № 23-21-00221.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А. Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. СПб.: Лань, 2016. 272 с.
- Зеленчук П. А. Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода // Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества. 2022. Т. 19. № 1. С. 6–15.
- Зеленчук П.А., Цибулин В.Г. Идеальное свободное распределение в модели хищник-жертва при многофакторном таксисе // Биофизика, 2021, Т. 66, №3, С. 546–554.
- Зеленчук П.А., Цибулин В.Г. Математическая модель идеального свободного распределения в системе хищник-жертва // Современная математика. Фундаментальные направления, 2023, Т. 69, №2, С. 237–249.
- Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. М.: Ижевск: НИЦ Регулярная и хаотическая динамика, 2011. 560 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. 2019, Т. 11, №1, С.119–151.
- Цибулин В.Г., Ха Т.Д., Зеленчук П.А. Нелинейная динамика системы хищник-жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов. // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2021. Т. 29. №5. С. 751–764.
- Cantrell R.S., Cosner C., DeAngelis D.L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // Journal of Biological Dynamics. 2007. Vol. 1, No. 3, P. 249–271.
- Ha T.D., Tsybulin V.G., Zelenchuk P.A. How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? // Ecological Complexity. 2022, 101026.

НОВЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ МОДЕЛИ CAMPUS_STANDALONE

Зубкова Е.В., Фролов П.В., Никонов А.В.

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук - обособленное подразделение Федерального исследовательского центра "Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук", Пущино, Россия
zubkova@pbcras.ru, frolov@pbcras.ru, nikonov@pbcras.ru*

Аннотация: представлен обзор новых возможностей программы CAMPUS_standalone. Внесенные изменения позволяют моделировать многоярусную структуру травянистого покрова. Стало возможно для каждого вида задавать разные варианты разрастания с учетом скоростей развития и экологических условий.

Модель CAMPUS_standalone (Cellular Automata Model of Plants' United Spread + standalone) является автономной индивидуально-ориентированной решетчатой имитационной моделью с дискретным пространством, представленным в явном виде. Программа относится к семейству моделей CAMPUS (Frolov et al., 2020 a, b) и предназначена для моделирования динамики популяций растений, основанного на популяционно-онтогенетическом подходе без непосредственной связи с системой моделей EFIMOD (Komarov, 2003). Данные об экологических условиях, таких как освещенность под пологом, температура и влажность почвы, отношение C:N в органическом и органоминеральном горизонтах почвы подгружаются в виде отдельных файлов, которые могут быть сгенерированы в системе EFIMOD. Программа значительно переработана, в нее внесены следующие улучшения:

а) к реализованному ранее в модели двумерному пространству (длина–ширина) было добавлено 3-е дискретное измерение (высота). В результате появилась возможность моделировать многоярусную структуру травянистых растительных сообществ и оценивать перспективы развития подростов деревьев на первых стадиях онтогенеза. Ярусы в модели имеют высоты: 0–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50, 50–100 и 100–200 см. В хвойно-широколиственных и лиственных лесах с хорошо развитым травяным покровом фактор освещенности может иметь существенное значение для выживания проростков и ювенильных деревьев (Зубкова и др., 2021);

б) освещенность на каждом ярусе рассчитывается на основе освещенности вышележащего слоя с учетом видоспецифичного коэффициента перехвата света, зависящего в свою очередь от индекса листовой поверхности, площади и угла наклона листьев (Campbell, 1986).

в) реализована возможность для каждого моделируемого вида задавать несколько возможных вариантов разрастания. Для каждого варианта разрастания реализована возможность задавать диапазоны толерантности к освещенности, почвенному богатству и влажности. Выбор между вариантами может происходить как случайным образом (морфологическая поливариантность развития растений), так и в зависимости от условий среды, в которых развивалась материнская особь (возможность моделировать развитие растений различной жизненности).

г) введено поэтапное изменение пространственной структуры растения для каждой стадии онтогенеза (нарастание, отмирание и формирование дочерних особей) с дискретностью 1 вегетационный сезон (рис.1). Это позволило более реалистично учитывать процессы конкуренции за территорию при совместном произрастании нескольких видов.

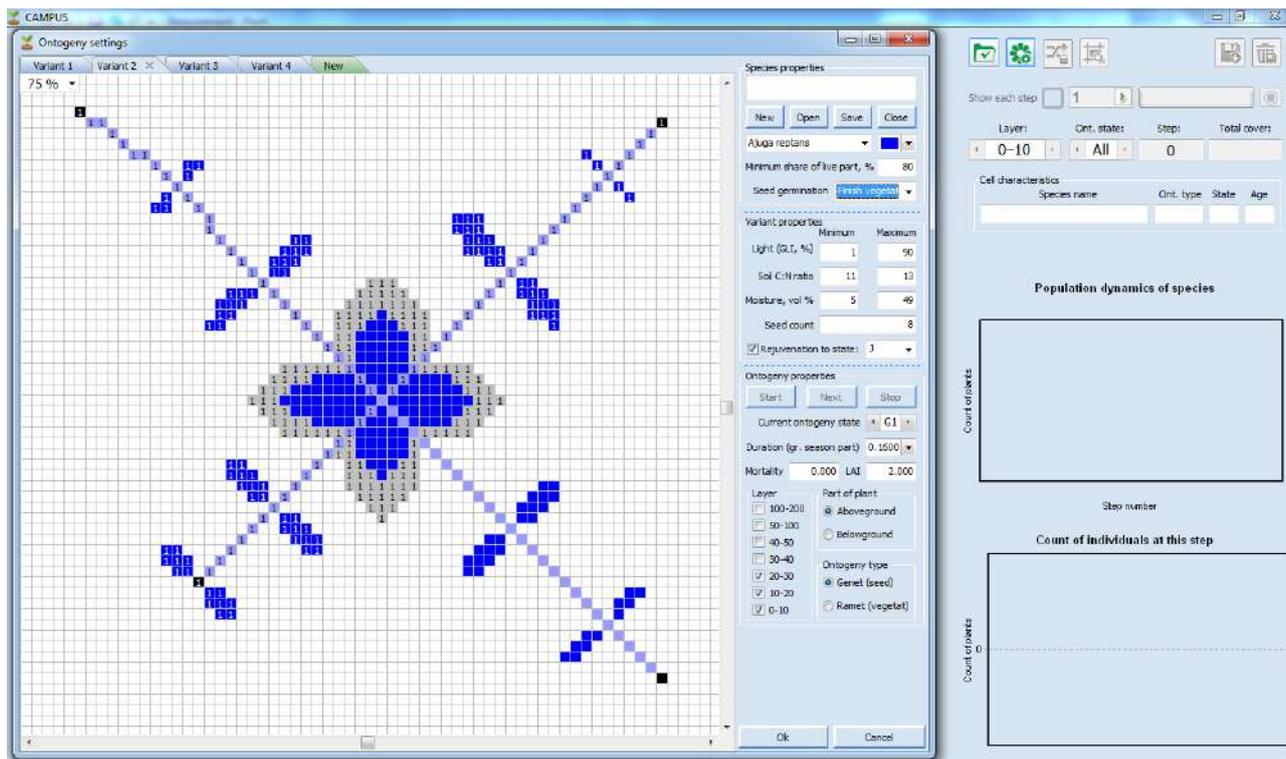


Рисунок 1 – Новый вид интерфейса программы.

Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания Федерального исследовательского центра «Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (№ 122040.500037-6).

ЛИТЕРАТУРА

- Зубкова Е.В., Быховец С.С., Стаменов М.Н., Фролов П.В. Оценка световых условий под пологом для моделирования напочвенного покрова и возобновления деревьев // Седьмая национальная научная конференция с международным участием «математическое моделирование в экологии» (ЭКОМАТМОД-2021) 11.11.2021, Пущино. ИФХиБПП РАН, 2021. С. 40-42. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=47278017&pff=1> (дата обращения 10.08.2023).
- Campbell G.S. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986. V. 36. P. 317–321.
- 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 elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecological Modelling*, 2003. V. 170. P. 373–392.
- Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model. *Ecological Modelling*, 2020 a. V. 431. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184> (дата обращения 10.08.2023).
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments // *Ecological Modelling*, 2020 b. V. 431. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183> (дата обращения 10.08.2023).

КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС ДО И ПОСЛЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА 2021 ГОДА: РАЗВЕДОЧНЫЙ АНАЛИЗ ПО ДИСТАНЦИОННЫМ ДАННЫМ

Иванова Н.В.¹, Шашков М.П.^{1,2}, Лебедев А.В.^{3,4}, Криницын И.Г.^{4,5}

¹*Институт математических проблем биологии РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша
РАН, Пущино, Россия
natalya_ivanova@impb.ru*

²*Карагандинский университет имени академика Е.А. Букетова, Караганда, Казахстан*

³*Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева,
Москва, Россия*

⁴*Государственный заповедник «Кологривский лес», Кологрив, Россия*

⁵*Костромской государственный университет, Кострома, Россия*

Аннотация: на основе анализа дистанционных данных показано, что в результате катастрофического ветровала в «ядре» заповедника «Кологривский лес» площадь липо-ельников сократилась на 49.3%, березняков — на 29.1%. Среди сохранившихся древостоев преобладают липо-ельники с выраженной мозаикой окон возобновления разного возраста.

Работа является частью исследований последствий массового ветровала 2021 г. в «ядре» заповедника «Кологривский лес» (Костромская область). До ветровала на этой территории преобладали разновозрастные сложные ельники липняковые, разделенные фрагментами одновозрастных березняков, образовавшихся на месте гарей и узколесосечных рубок первой половины XX в. (Кологривский..., 1986). Общая площадь массива составляла ~700 га. Ветровалом были повреждены древостои на площади 277.9 га, т. е. 40.5% «ядра» заповедника (Иванова и др., 2022).

Подробные сведения о состоянии лесов до ветровала отсутствуют. Исследований сохранившихся после ветровала древостоев не проводилось в силу труднодоступности этих участков. Тем не менее, эти данные необходимы для уточнения факторов, определяющих наличие и степень ветровальных повреждений, а также для составления прогнозов восстановления лесной растительности после ветровала. Поэтому в данной работе были поставлены задачи оценки породного состава древостоев и характеристики неоднородностей в пологе леса до ветровала и на сохранившихся после ветровала участках по дистанционным данным.

Для оценки породного состава использовали данные Sentinel-2, полученные через сервис Copernicus Open Access Hub (съемка от 13 июня 2018 г.). Сначала рассчитывали зеленый нормализованный относительный вегетационный индекс GNDVI (пространственным разрешением 10 м/пиксель). Затем значения индекса соотносили с данными о доминантах древостоя из собственных описаний в «ядре» заповедника (Ivanova, 2015; Грозовская и др., 2015; Иванова, Терентьева, 2015; Лебедев, Чистяков, 2021; Хорошев и др., 2013) и доступными через репозиторий GBIF (GBIF, 2022). В анализ было включено 180 точек из разновозрастных ельников и липняков, окон в пологе этих лесов, а также одновозрастных березняков и безлесных заболоченных участков. В результате была получена карта-схема, по которой оценивали площади разных классов растительности до и после катастрофического ветровала.

Для характеристики неоднородностей в лесном пологе использовали готовую модель высот древесного полога (СНМ) (Lang et al., 2022). Модель имеет пространственное разрешение 0.3 угловой секунды/пиксель (примерно 9 м на местности по долготе) и отражает состояние древостоев на 2020 г. (рис. 1). По СНМ сравнивали распределение оцененных моделью высот до ветровала во всем «ядре» заповедника и на сохранившихся после ветровала участках. Использовали критерий Колмогорова-Смирнова (функция `ks.test()` пакета `dgof` в среде R).

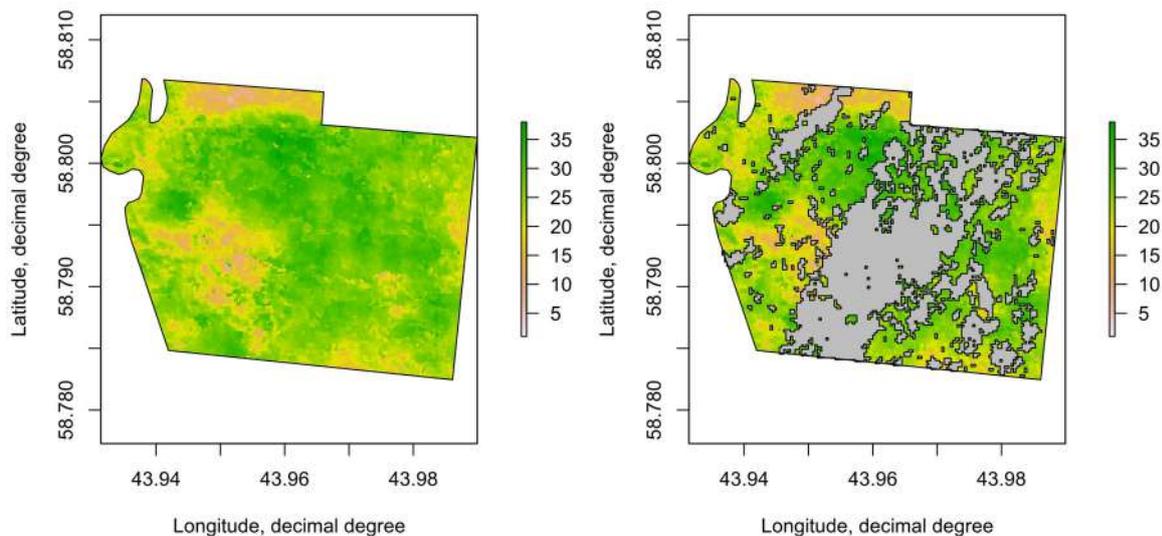


Рисунок 1 – Модель высот древесного полога до массового ветровала (слева) и с учетом поврежденных ветровалом площадей (справа).

В результате обработки данных Sentinel-2 выделено 3 класса растительности: (1) разновозрастные липо-ельники, (2) одновозрастные березняки и (3) заболоченные безлесные участки (рис. 1). Использованный нами метод не позволил разделить еловые, липовые древостои и окна в их пологе. Для этих групп значения индекса GNDVI перекрывались. Значения $GNDVI > 0.61$ не интерпретированы, т. к. для них не было наземных данных. Подавляющее большинство пикселей с такими значениями находится вне «ядра» заповедника.

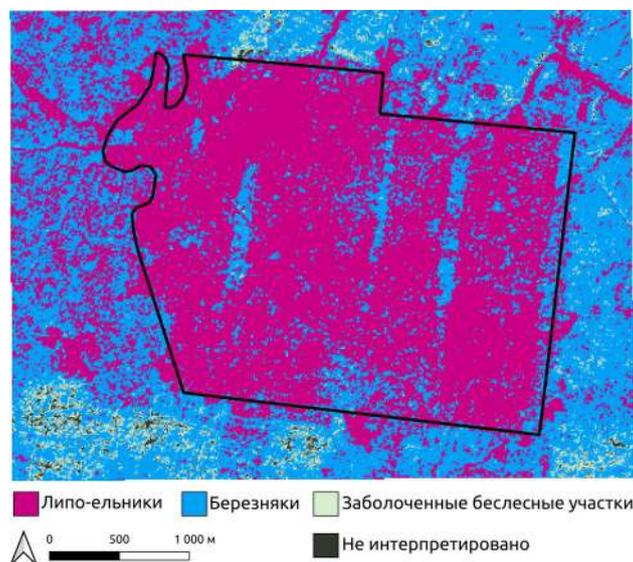


Рисунок 2 – Леса «ядра» заповедника (черная граница) до катастрофического ветровала

Показано, что до катастрофического ветровала в «ядре» заповедника преобладали липо-ельники (77.1% от общей площади), березняки занимали 22.4% (табл. 1). В результате ветровала площадь липо-ельников сократилась на 49.3%, площадь березняков — на 29.1%. В сохранившихся после ветровала древостоях липо-ельники составляют 72.6%, березняки — 26.7%. Таким образом, соотношение липово-еловых и березовых древостоев до и после ветровала в целом сохранилось, несмотря на значительные повреждения.

Таблица 1 – Площади ветровальных повреждений в выделенных классах растительности

Выделенные классы растительности	Площадь до ветровала, га	Площадь, поврежденная ветровалом, га	Площадь, не поврежденная ветровалом, га
Разновозрастные липо-ельники	527.97	232.06	295.91
Березняки	153.36	44.58	108.78
Заболоченные безлесные участки	3.14	0.39	2.75

Результаты анализа СНМ показали, что до ветровала лесной полог «ядра» заповедника имел гетерогенную структуру. На сохранившихся участках древостои разных высотных классов представлены примерно в том же соотношении, что и до ветровала. Значимых различий между распределениями высот до и после ветровала не обнаружено ($P=0.1445$).

Таким образом, полученные результаты показывают, что не смотря на фрагментацию некогда единого массива «ядра» заповедника в результате катастрофического ветровала, значительная часть разновозрастных липо-ельников сохранилась. Интерес для дальнейших исследований представляет изучение структуры полога разновозрастных липо-ельников, включая детектирование окон разного возраста и оценку площадей древостоев с доминированием ели и липы.

ЛИТЕРАТУРА

- Грозовская И.С., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Романов М.С., Глухова Е.М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области // Лесоведение. 2015. No 1. С. 63–76.
- Иванова Н.В., Лебедев А.В., Шанин В.Н., Шашков М.П. Влияние катастрофического ветровала на древостои малонарушенных южнотаежных лесов: опыт оценки по дистанционным данным // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 18–22 апреля 2022 г. Екатеринбург : ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2022. С. 72-81.
<https://doi.org/10.24412/cl-36986-2022-1-72-81>
- Иванова Н.В., Терентьева Е.В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесах северо-востока Костромской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 149–166. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/9>
- Кологривский лес: (Экологические исследования). Москва: Наука, 1986. 128 с.
- Лебедев А.В., Чистяков С.А. Долговременные наблюдения на пробных площадях в древостоях ядра заповедника «Кологривский лес» // Вклад ООПТ в экологическую устойчивость регионов. Современное состояние и перспективы: материалы конференции. Кологрив: ГПЗ «Кологривский лес», 2021. С. 31–43.
- Хорошев А.В., Немчинова А.В., Кошеева А.С. и др. Ландшафтные и сукцессионные факторы соотношения неморальных бореальных свойств травяного яруса в заповеднике Кологривский лес // Вестник Московского университета. Серия 5 География. 2013. №5. С. 11–18.
- GBIF.org (16 April 2022) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.qzgp2> (1.11.2022)
- Ivanova N.V. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve) // Biology Bulletin. 2015. V. 42. № 2. P. 145–153.
<https://doi.org/10.1134/S1062359015020041>
- Lang N., Jetz W., Schindler K. et al. A high-resolution canopy height model of the Earth 2022. URL: <https://langnico.github.io/globalcanopyheight/> (дата обращения 14.09.2023).

ОПТИМИЗАЦИЯ ЭМПИРИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ КОНТРОЛЯ И ОЦЕНКИ ЗИМНЕГО ДЫХАНИЯ ПОЧВЫ

Кивалов С.Н.¹, Лопес де Гереню В.О.¹, Хорошаев Д.А.¹, Мякшина Т.¹, Сапронов Д.¹,
Ивашенко К.В.¹, Курганова И.Н.¹

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Россия, г. Пущино, ул. Институтская, д. 2*
snk2105@gmail.com

Аннотация: Зимнее дыхание почвы характеризуется высокой изменчивостью измерений из-за снежного покрова, промерзания и оттаивания и перенасыщения водой. Показано, что эмпирические модели дыхания почвы, учитывающие способность почвы удерживать влагу и накопление органического углерода, при параметризации температурой почвы могут быть использованы для контроля зимнего дыхания почвы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Моделирование дыхания почвы (SR) представляется важной альтернативой прямым измерениям камерными методами (Kurganova et al. 2020) из-за их высокой неоднородности измерений и практической невозможности выделения достаточных ресурсов для охвата больших площадей (Peltoniemi et al. 2007). При этом рассматривается как моделирование с помощью простых эмпирических моделей, связывающих SR с температурой (T) и осадками (P), (Kurganova et al. 2022), так и более сложных динамических моделей, основанных на имитации процессов происходящих в почве (Peltoniemi et al. 2007).

Наибольшую сложность для измерения SR представляет холодное время года. Наличие снежного покрова, перенасыщение почвы влагой и образование ледяной корки приводит к существенной изменчивости измеряемых потоков SR при близких значениях температур (Karelin et al. 2017; Kivalov et al. 2023). При этом требуется учитывать такие характеристики почвы как способность удерживать влагу и накопление углерода в верхних 20-см почвы (SOC) при выборе наиболее подходящих эмпирических моделей дыхания почвы (Kurganova et al. 2017, 2022; Kivalov et al. 2023).

Данное исследование фокусируется на применении эмпирических SR моделей для контроля и зимнего дыхания почвы. Следуя высокой изменчивости измерений в зимнее время, мы выдвигаем гипотезу о том, что использование температуры почвы в холодный период, как правило, не ограниченное доступностью воды, может значительно улучшить результаты моделирования SR по сравнению с использованием температур воздуха.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В исследовании рассматриваются две площадки измерений с различными почвами. Первый участок с Entic Podzol (WRB 2014, 2015) расположен в зоне хвойно-широколиственных лесов в Приокско-Террасном природном биосферном заповеднике на левом (северном) берегу р. Оки. Второй участок с Haplic Luvisol (Siltic) (WRB 2014, 2015) расположен в зоне широколиственных лесов на правом (южном) берегу р. Оки. Мы используем 25 летние измерения SR, проводимые на этих площадках с помощью закрытых камер (Kurganova et al. 2020). Одновременно с SR измеряются температура почвы на глубине 5 см и температура воздуха на высоте 1 м. Месячные средние температур воздуха и количества осадков взяты из архива комплексной измерительной станции, расположенной около поселка Данки.

Рассматриваются следующие эмпирические модели дыхания почвы:
связывающие SR с T (Kurganova et al. 2020):

$$SR_T = R_0 e^{QT} \quad (1)$$

связывающие SR с T и P (Raich and Potter 1995; Lopes De Gerenyu et al. 2005; Sukhoveeva and Karelin 2022):

$$SR_{TP} = R_0 e^{QT} \left(\frac{P}{K+P} \right) \quad (2)$$

$$SR_{TPP} = R_0 e^{QT} \left(\frac{\alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}}{K + \alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}} \right) \quad (3)$$

$$SR_{TPPrh} = R_0 e^{(QT-Q_2T^2)} \left(\frac{\alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}}{K + \alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}} \right) \quad (4)$$

связывающие SR с T , P и SOC (Kivalov et al. 2023):

$$SR_{TPPC} = R_0 e^{QT} \left(\frac{\alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}}{K + \alpha P + (1-\alpha)P_{m-1}} \right) \left(\frac{SOC}{\psi + SOC} \right) \quad (5)$$

где R_0 – SR при 0°C и нормальных условиях. После определения R_0 остальные параметры моделей последовательно вычисляются с помощью нелинейной регрессии: Q и Q_2 – температурные коэффициенты; K – константа полунасыщения между SR и P ; α – коэффициент перераспределения осадков между текущим (P) и предыдущим (P_{m-1}) месяцами; ψ – константа полунасыщения между SR и SOC .

Разделение холодного и теплого периодов осуществляется по $T_{\text{soil}} = 2^\circ\text{C}$ (Kivalov et al. 2023). При $T_{\text{soil}} > 2^\circ\text{C}$ (теплый период) температуры почвы и воздуха тесно коррелируют друг с другом в то время как при $T_{\text{soil}} \leq 2^\circ\text{C}$ (холодный период) эта корреляция пропадает и температура почвы в основном колеблется вокруг нулевой отметки ($T_{\text{soil}} \approx -3 - +2^\circ\text{C}$) при существенно различающихся температурах воздуха ($T_{\text{air}} \approx -12 - +8^\circ\text{C}$).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнительный анализ моделирования в течение периода измерений (рисунок 1) показывает, что лучшими моделями для Entic Podzol являются TPPC и TPPrh, в то время как для Haplic Luvisol лучшей оказывается TPPrh для T_{soil} и T_{air} . Однако, полученное сравнение оказывается смещенным в сторону больших летних значений SR.

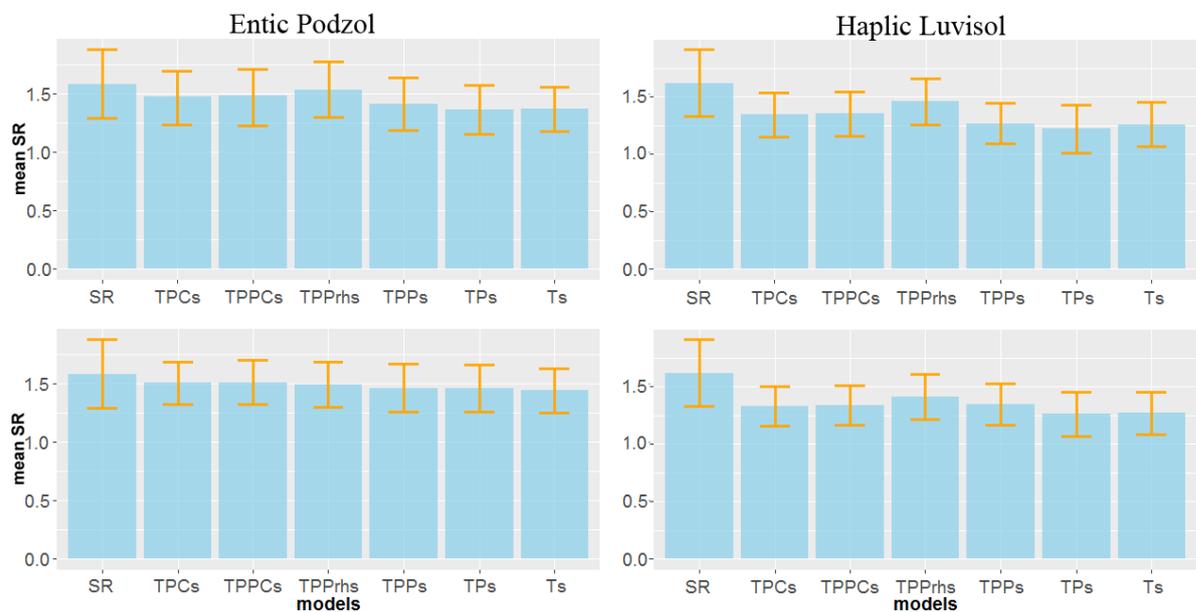


Рисунок 1 – Средние годовые значения 25-летних измерений (SR) и моделирования (models) - голубой, и стандартное отклонение годовых значений - оранжевый; верх – T_{soil} (локальные данные), низ – T_{air} (измерительная станция)

При этом для холодного периода ($T_{\text{soil}} \leq 2^\circ\text{C}$) лучшей моделью является TPPC[T_{soil}], параметризованная температурой почвы (таблица 1).

Таблица 1 – Выбор лучшей SR модели в холодный период ($T_{soil} \leq 2^{\circ}C$) : R^2 - коэффициент детерминирования; MBE - среднее отклонение; RMSE - среднеквадратичное отклонение.

Model	Entic Podzol			Haplic Luvisol		
	R^2	MBE	RMSE	R^2	MBE	RMSE
TPPC[T_{soil}]	0.116	-0.225	0.397	0.054	-0.376	0.553
TPPC[Tair]	0.110	-0.241	0.428	0.047	-0.402	0.580
TPPrh[T_{soil}]	0.032	-0.224	0.411	0.110	-0.425	0.581
TPPrh[Tair]	0.070	-0.288	0.480	0.040	-0.456	0.643

4. ВЫВОДЫ

Показана важность учета состава почвы, ее способность удерживать влагу и количество накопленного в почве органического углерода при выборе оптимальных моделей дыхания почвы. При этом TPPC модель параметризованная температурой почвы адекватно описывает дыхание почвы в зимний период ($T_{soil} \leq 2^{\circ}C$). и может быть использована для контроля качества измерений.

Сбор и подготовка данных были выполнены в рамках программы ВИПГЗ (регистрационный номер: 123030300031-6), дата анализ и моделирование были выполнены в рамках государственного задания No. 122111000095-8.

ЛИТЕРАТУРА

- Karelin D.V., Zamolodchikov D.G., Isaev A.S. Unconsidered sporadic sources of carbon dioxide emission from soils in taiga forests. // Doklady Biological Sciences 2017. V. 475. №1. P. 165–168
- Kivalov S.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Ivashchenko K.V., Kurganova I.N. Soil temperature, organic-carbon storage, and water-holding ability should be accounted for the empirical soil-respiration model selection in two forest ecosystems. // Forests 2023. (in print)
- Kurganova I.N., Lopes De Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Savin I.Y., Shorohova E.V. Carbon balance in forest ecosystems of southern part of Moscow region under a rising aridity of climate // Contemporary problems of ecology 2017; V. 10. №7. P. 748–760
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Romashkin I.V., Zhmurin V.A., Kudayarov V.N. Native and model assessment of Respiration of forest sod-podzolic soil in Prioksko-Terrasny Biospheric Reserve. // Contemporary Problems of Ecology 2020. V. 13. №7. P. 813–824
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Two Temperate Forest Ecosystems: The Synthesis of a 24-Year Continuous Observation. // Forests 2022. V. 13. 1374
- Lopes De Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Rozanova L.N., Kudayarov V.N. Effect of temperature and moisture on CO2 evolution rate of cultivated Phaeozem: analyses of long-term field experiment. // Plant, soil and environment 2005. V. 51. №5. P. 213–219
- Peltoniemi M., Thürig E., Ogle S., Palosuo T., Schrumpf M., Wutzler T., Butterbach-Bahl K., Chertov O., Komarov A., Mikhailov A., Gärdenäs A., Perry C., Liski J., Smith P., Mäkipää R.. Models in country scale carbon accounting of forest soils. // Silva Fennica 2007. V. 41. №3. P. 575–602
- Raich J.W., Potter C.S. Global patterns of carbon dioxide emission from soils. // Global Biogeochem. Cycles 1995. V. 9. №1. P. 23-36
- Sukhoveeva O.E., Karelin D.V. Assessment of Soil Respiration with the Raich–Hashimoto Model: Parameterisation and Prediction. // Izvestia RAN. Seria Geograficheskaya 2022. V. 86. №4. P. 519–527
- WRB 2014, 2015 URL: <https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-classification/world-reference-base/en/>

ПРОГНОЗ ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА ПО ДИСТАНЦИОННЫМ ДАННЫМ

Ковалев А.В.¹, Горошко А.А.², Тарасова О.В.³, Цикалова П.Е.¹, Суховольский В.Г.⁴

¹ *ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*

sunhi.prime@gmail.com

² *СибГУ им. М.Ф. Решетнева, Красноярск, Россия*

902970@list.ru

³ *Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

olvitarasova2010@yandex.ru

⁴ *Институт леса им.В.Н.Сукачева, Красноярск, Россия*

soukhovolsky@yandex.ru

Аннотация: Рассмотрена возможность выявления будущей зоны очага массового размножения уссурийского полиграфа по данным дистанционного зондирования сезонной динамики фотосинтетического индекса NDVI (изменяющегося от 0 до 1) и температуры поверхности LST в годы, предшествующие началу активной фазы вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края (2019 - 2020 гг.)

Ранее авторами была предложена модель динамики численности сибирского шелкопряда (Суховольский и др., 2022 г.) Однако для прогноза развития вспышки по этой модели нужны данные регулярных учетов по всей территории тайги. Но этих данных для территории более чем в 2 млн га, естественно, нет и никогда не будет.

Вести наземный мониторинг на территориях в миллионы га невозможно. Для эффективного наблюдения нужно сильно сократить площади мониторинга и переходить к дистанционным методам измерений. Однако неясно, что и где мы должны измерить.

Рассмотрим возможность выявления будущей зоны очага по данным дистанционного зондирования сезонной динамики фотосинтетического индекса NDVI (изменяющегося от 0 до 1) и температуры поверхности LST в годы, предшествующие началу активной фазы вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в Ирбейском районе Красноярского края (2019 - 2020 гг.)

В настоящей работе рассмотрена связь между данными LST и NDVI в течение сезона. В качестве характеристики внешнего температурного поля использовалась величина T_s средней температуры поверхности пиксела (250 x 250 м) за три смежных измерения ($i-2$), ($i-1$) и i , а в качестве квадрата параметра порядка $\ln q^2(i)$ введена величина $\ln(1-NDVI(i))^2$. Так как $0 \leq NDVI \leq 1$, то квадрат параметра порядка q^2 будет также изменяться от 0 до 1.

Когда NDVI достигает максимальных значений, близких к 1, величина $q^2 \rightarrow 0$. В зимний период, когда кроны покрываются снегом и хлорофилл не регистрируется, $NDVI \rightarrow 0$ и $q^2 \rightarrow 1$.

Траектории динамики q^2 весной и осенью различаются. При одних и тех же значениях LST величина q^2 весной больше, чем осенью, и кривая сезонной связи T_s и NDVI образует своеобразную петлю гистерезиса.

Анализ данных наблюдений показывает, что сезонная динамика NDVI может проявлять как температурно-мягкие свойства (ТМС), когда ширина петли гистерезиса мала, так и температурно-жесткие свойства (ТЖС), когда ширина петли гистерезиса достаточно велика. Связь между переменными $\{T_s, \ln q^2\}$ рассматривали как модель фазового перехода второго рода:

$$\ln q^2 = \begin{cases} 1, T_s < T_0 \\ A - BT_s, T_0 \leq T_s \leq T_m \\ 0, T_s > T_m \end{cases} \quad (1)$$

Производная $d(\ln q^2)/dT_s = B$ уравнения (1) характеризует восприимчивость изменений величины NDVI к изменениям накопленной температуры поверхности T_s .

Для описания кривой гистерезиса при оценке зависимости $\ln q^2$ от T_s отдельные ее ветви необходимо описывать отдельными уравнениями. Однако для данных дистанционного зондирования характерен сильный уровень шума, ведущий к искажению кривой «гистерезиса» и не позволяющий однозначно выделить объекты с ТМС или ТЖС и рассчитать для них регрессионные уравнения на фазах сезонной динамики.

В этом случае можно рассмотреть сезонную зависимость $\ln q^2$ от T_s как описываемую одним линейным регрессионным уравнением (рис. 1):

$$\ln q^2 = A - BT_s \quad (2)$$

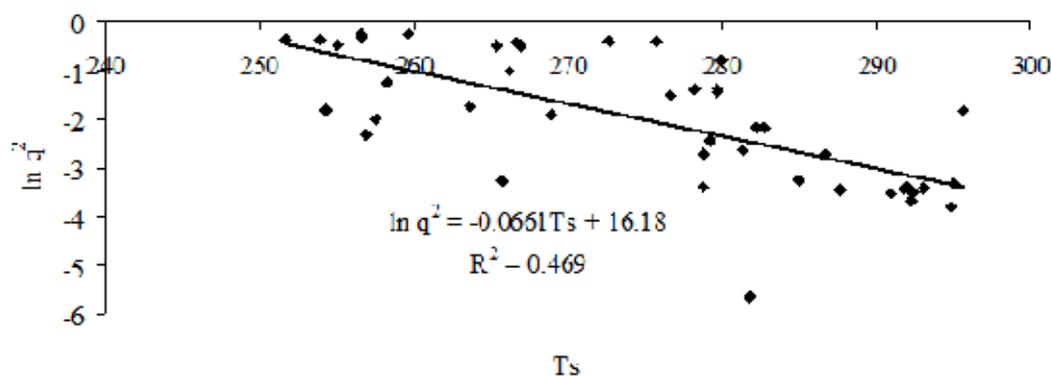


Рис. 1. Связь между логарифмом квадрата параметра порядка $\ln q^2$ и T_s в течение сезона

Величина коэффициента детерминации R^2 будет зависеть от разброса значений q^2 и ширины петли гистерезиса. При этом, чем шире петля кривой гистерезиса, тем меньше будет значение коэффициента детерминации R^2 регрессионного уравнения. Величина $A/B = T_0$ будет характеризовать значение средней температуры подстилающей поверхности, по достижению которого $\ln q^2 = 1$ (то есть достигается минимальное значение NDVI).

Таким образом, каждый пиксел дистанционных данных может быть описан тройкой чисел $\{A, B, R^2\}$ и производной от них величиной T_0 . Используя свернутые таким образом данные дистанционного зондирования, можно перейти к поиску связей характеристик дистанционного зондирования и вероятности возникновения вспышек на территории через некоторое время после изменений LST и восприимчивости NDVI к изменению LST.

На рис. 2 отражены различия интегральных дистанционных характеристик очага и контроля (Ирбей, всего 8480560 записей) по уравнению 2 для 2014 - 2020 гг.

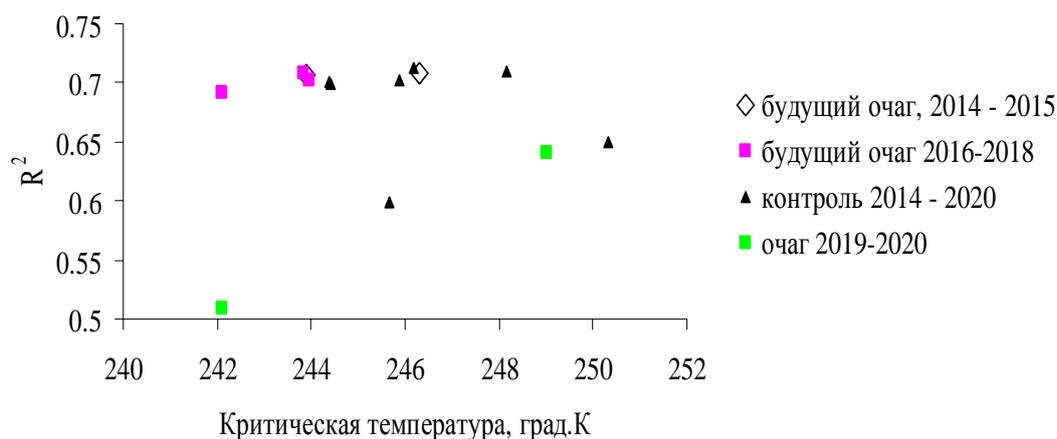


Рис.2 Различия сезонных интегральных дистанционных характеристик T_0 и R^2 очага и контроля (Ирбей, всего 8480560 записей) для 2014 -2020 гг.

По данным дистанционных измерений и расчетов параметров уравнению (2) были вычислены значений T_0 для каждого пиксела на территории будущего очага (рис. 3 и 4).

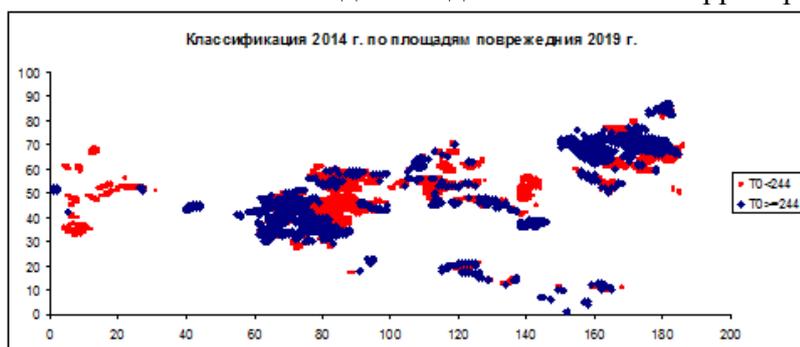


Рис.3. Пространственное распределение значений T_0 для очага 2019 г за пять лет до начала вспышки (2014 г.).

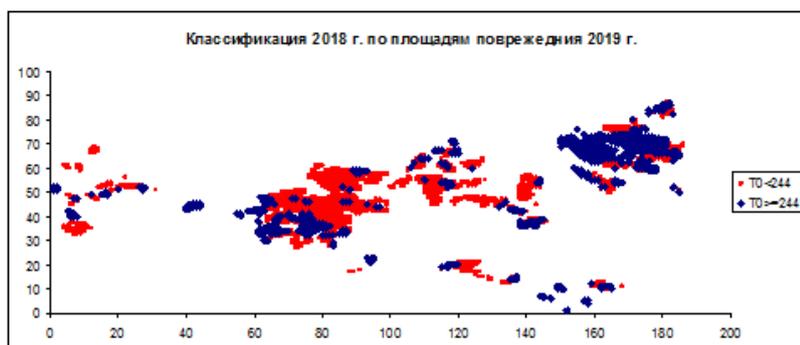


Рис. 4. Пространственное распределение значений T_0 для очага 2019 г. за год до начала вспышки (2018 г.).

Соотношение пикселей со значениями T_0 , меньшими критического значения $T_c=244$ 0К, на территории будущего очага 2019 г., представлены в табл. 1.

Таблица 1. Соотношение пикселей со значениями T_0 , меньшими критического значения $T_c=244$ 0К, на территории будущего очага 2019 г.

Год	доля пикселей с $T_0 < T_c$	доля пикселей с $T_0 > T_c$
2014	0.53	0.47
2015	0.44	0.56
2016	0.72	0.28
2017	0.64	0.36
2018	0.66	0.34
2019	0.68	0.32
2020	0.21	0.79

Таким образом, уже в 2016 г., то есть за три года до начала вспышки, контуры «ядра» будущего очага («фантом» очага) прорисовываются по данным гистерезиса NDVI и LST. Малые значения доля пикселей, меньших T_0 в 2020 г. связаны, по-видимому, с регистрацией в процессе дистанционного зондирования травянистой растительности после изъятия насекомыми хвои деревьев в очаге.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (грант № 22-24-00148).

РАЗРАБОТКА ОПТИМАЛЬНЫХ СХЕМ ЛЕСОПОСАДКИ ПРИ СОЗДАНИИ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ ЛЕСНЫХ ПЛАНТАЦИЙ

Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.

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

Аннотация: Проведен сравнительный анализ продуктивности еловых насаждений при разных схемах посадки на основе имитационного моделирования. Показано, что наименьшая напряженность конкурентных отношений и наибольший запас древесины наблюдается при равноудаленном расположении деревьев относительно друг друга, что соответствует шестигранной схеме посадки.

1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Одним из наиболее эффективных путей обеспечения деревообрабатывающих предприятий древесиной является ускоренное выращивание древесины на лесосырьевых плантациях. Ежегодно в мире создается более одного миллиона гектар искусственных лесных плантаций, на которых заготавливается более трети мирового потребления древесины. Лесосырьевая плантация – это специально создаваемые и выращиваемые в определенных технологических режимах лесные культуры с целью ускоренного получения большего количества древесины определенной породы и качества. Одним из способов повышения продуктивности искусственных лесонасаждений является регулирование начальной густоты и взаимного расположения деревьев (Мерзленко, Бабич, 2011, Колобов, Фрисман, 2021). В связи с этим необходимо было провести анализ и подобрать оптимальные схемы лесопосадки для получения максимального запаса древесины с определенными качественными характеристиками.

Для решения этих задач использовали разработанную имитационную модель динамики древесных сообществ, в которой учитывается пространственное расположение каждого дерева, что позволяет легко имитировать различные схемы лесопосадок (Kolobov, Frisman, 2016). В качестве плантационной культуры рассматривали ель, которая по степени распространения и хозяйственному значению является одной из преобладающих древесных пород на Дальнем Востоке России. 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.

2. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основе имитационного моделирования определяли запас древесины возраста технической спелости в зависимости от начальной густоты древостоя и схемы посадки деревьев. Рассматривали четыре варианта размещения деревьев на участке: случайное расположение, прямоугольная, квадратная и шестигранная схемы посадки (рис. 1), которые отражают разную степень равноудаленности расположения деревьев относительно друг друга. Возраст технической спелости древесины принятый в модели составляет 120 лет, что соответствует требованиям рубки в еловых насаждениях 2 класса бонитета на территории Дальневосточного региона (Приказ Рослесхоза от 09.04.2015).

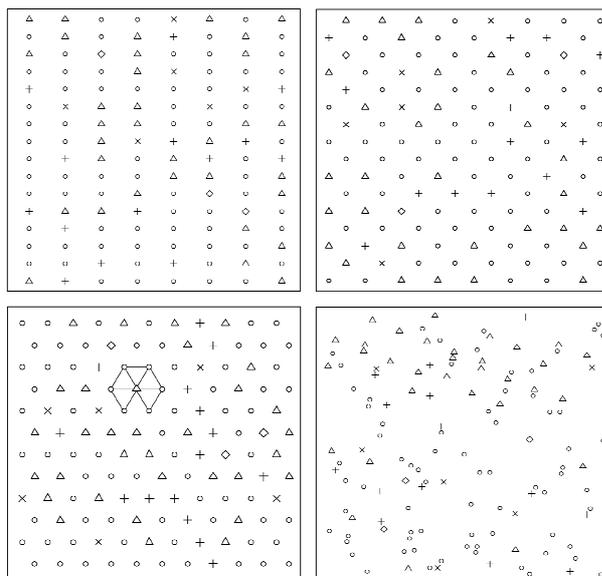


Рисунок 1 – Разные схемы посадки деревьев: прямоугольная, квадратная, шестигранная схема, случайное расположение деревьев на участке

На рисунке 2 показаны графики запаса древесины, достигшей возраста технической спелости, в зависимости от начальной густоты древостоя при разных схемах посадки. Результаты вычислительных экспериментов показали, что наибольший запас древесины достигается при шестигранной схеме посадки и составляет 639 м³/га при начальной плотности древостоя 735 шт/га. Показано, что наименьшая напряженность конкурентных отношений и наибольший запас древесины наблюдается при равноудаленном расположении деревьев относительно друг друга, что соответствует шестигранной схеме посадки. Чем сильнее отклонение от состояния равноудаленности деревьев, тем меньше максимальный запас древесины.

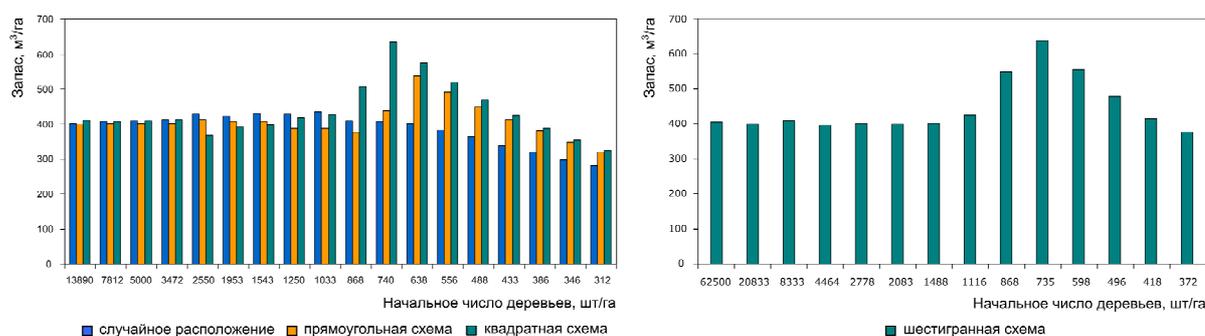


Рисунок 2 – Запас древесины елового насаждения в зависимости от начальной густоты древостоя и схемы посадки деревьев

ЛИТЕРАТУРА

- Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Модельный анализ продуктивности искусственных еловых насаждений при разных схемах посадки // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81, № 3. С. 1–11.
- Мерзленко М.Д., Бабич Н.А.. Теория и практика искусственного лесовосстановления. Архангельск: Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, 2011. 239 с.
- Приказ Рослесхоза от 09.04.2015 N 105 (ред. от 02.07.2015) "Об установлении возрастов рубок".
- Kolobov A.N., Frisman E.Y. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // Ecological Complexity. 2016. V. 27. P. 29-39.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА МОНТЕ-КАРЛО ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ЭЛЕМЕНТАХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Левашова Н.Т.¹, Сергеев И.Д.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, кафедра математики Москва, Россия
levashovant@physics.msu.ru

²МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, кафедра математики Москва, Россия
sergeev.id18@physics.msu.ru

Аннотация: Целью настоящей работы является математическое моделирование распределения плотности потока радиации в элементах растительного покрова, геометрия которых близка к реальным, с помощью программной реализации метода Монте-Карло.

1. ВВЕДЕНИЕ

Метод Монте-Карло является статистическим подходом к описанию радиационного режима (Кнызикхин, Marshak, 1991). Это метод моделирования случайных величин и процессов для вычисления среднестатистических характеристик их распределений. В частности, его можно применять для получения распределения солнечной радиации в растительном покрове. В этом случае в его основе лежит прослеживание траектории случайного блуждания отдельного луча света («фотона»), падающего на элементы растительности как марковской цепи столкновений «фотонов» с элементами растительности. Для реализации этого метода сначала прорабатывается детализированная модель элементов растительности. Затем производится симуляция последовательных случайных событий, состоящих из 1) выбора направления исходного луча, 2) выбора типа взаимодействия, 3) выбора пути, в котором фотон будет распространяться после взаимодействия.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В работе в качестве объекта рассматривалась небольшая ветка дерева (березы), модель которой строилась, исходя из внешнего сходства с натуральным прообразом. Соответствующая модель представлена на рисунке 1. В настоящей работе расчеты проводились для излучения видимой части спектра при длинах волн 0.39-0.72 мкм. В работе использовались следующие предположения относительно оптических свойств элементов растительности:

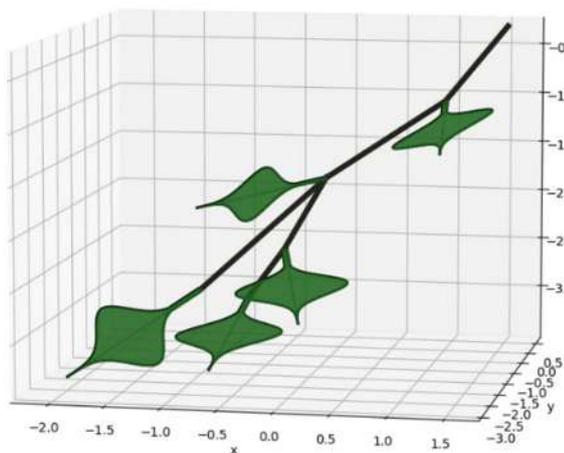


Рисунок 1 – используемая модель растительности (Сергеев, Левашова 2022)

1) стебли и ветки достаточно толстые и не пропускают радиацию, а только отражают; 2) листья могут пропускать, отражать или поглощать излучение. Коэффициент отражения от стеблей и веток $r_{st} = 0.04$ (Lukeš et. al., 2013). Пропускание излучения листовой поверхностью рассматривается как изотропное. Коэффициент пропускания $t = 0.07$ (Lukeš et. al., 2013). Отражение от листовой поверхности включает две составляющие: диффузную, как отражение от ламбертовой поверхности равновероятно во всех возможных направлениях и зеркальную, то есть происходящую по закону зеркального отражения. Коэффициент отражения от листовой поверхности $r = 0.08$ (Lukeš et. al.,

2013). Показатель преломления воскового слоя листа $n = 1.5$. Луч, дошедший до земли без столкновения с элементами растительности, отражается от почвы как от ламбертовой поверхности. Коэффициент отражения от почвы $r_{soil} = 0.02$. Считаем, что на объект падает поток прямой и рассеянной солнечной радиации. Выбор направления падающих и рассеянных лучей, а также метод расчета распределения плотности потока радиации осуществлялись согласно книге (Knyazikhin, Marshak, 1991).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке 2 представлены результаты расчета плотности потока радиации на нижней границе расчетной области, представленной на рисунке 1.

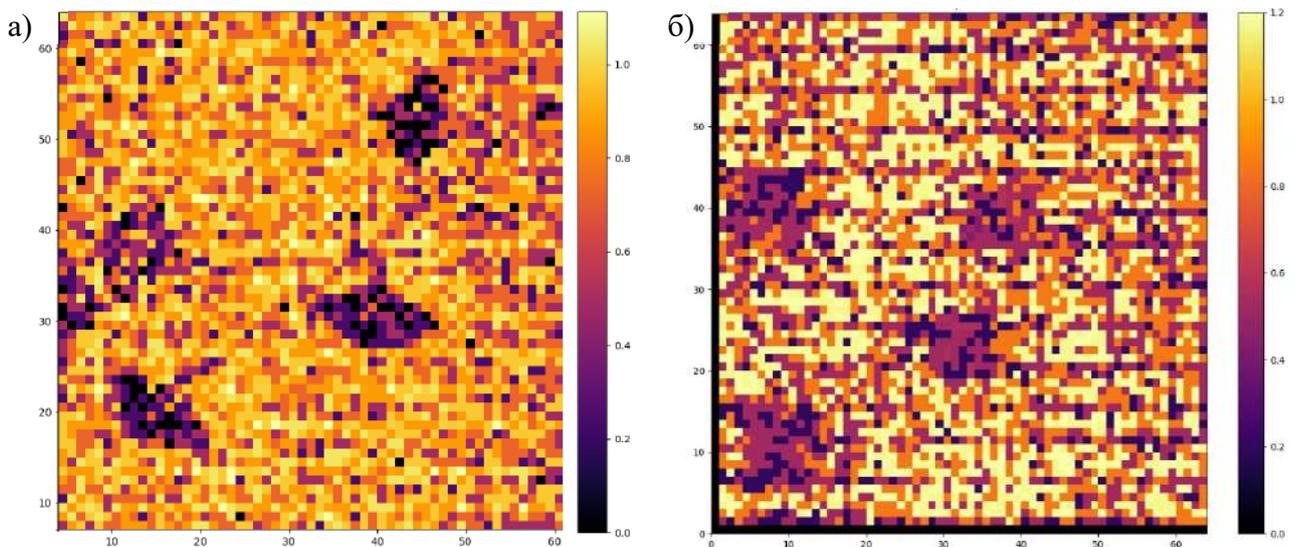


Рисунок 2 – Распределение плотности потока радиации на нижней границе расчетной области: а) ясный день при высоте солнца 60° , направление падения лучей от нижней границы рисунка к верхней б) пасмурный день (Сергеев, Левашова 2022)

В ходе расчета плотность потока падающей радиации считалась равной единице. В случае рассеянной радиации тень от объекта дает прямую проекцию объекта на землю, в случае прямой радиации тень представляет собой косую проекцию в направлении падающей радиации. Значения плотности потока радиации, превосходящие единицу, получаются за счёт вклада зеркальной составляющей.

4. ВЫВОДЫ

Метод Монте-Карло позволяет производить расчеты характеристик радиационного поля в случае модельного растительного покрова, архитектура которого существенно ближе к реальному растительному покрову.

ЛИТЕРАТУРА

- Сергеев И.Д., Левашова Н.Т. Моделирование взаимодействия солнечной радиации с элементами растительности при помощи метода Монте-Карло // Ученые записки физического факультета Московского университета. 2022. №4. С. 2240601.
- Knyazikhin Y., Marshak A. Fundamental equations of radiative transfer in leaf canopies, and iterative methods of their solution. In Applications in optical remote sensing and plant ecology Photon-vegetation interactions. R. Myneni and J. Ross (Eds.). Berlin: Springer, 1991. 570 p.
- Lukeš P., Stenberg P., Rautiainen M.; Möttus M.; Vanhatalo K.M. Optical properties of leaves and needles for boreal tree species in Europe // Remote Sensing Letters. 2013. V. 4. P. 667–676.

УЧЁТ НЕОПРЕДЕЛЁННОСТИ В МОДЕЛИРОВАНИИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НА ПРИМЕРЕ ЧИСЛЕННОСТИ БОЛЬНЫХ ЭПИДЕМИЧЕСКИМИ ОРВИ В ГОРОДАХ РФ

Харлуниин А.А.¹, Леоненко В.Н.^{2,3}

¹ *Университет ИТМО, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация*
aakharlunin@itmo.ru

² *Университет ИТМО, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация*
vnleonenko@itmo.ru

³ *ФГБУ «НИИ гриппа им. А.А. Смородинцева» Минздрава России, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация*

Аннотация: В данной работе приводятся результаты исследований по разработке методов оценки неопределённости выходных показателей моделей динамики популяций, которые позволяют оценить совокупную неопределённость в прогнозном моделировании, а также снизить её за счёт выбора моделей оптимальной структурной сложности, соответствующей имеющимся данным и оцениваемым параметрам. Дана структура алгоритма и продемонстрировано его применение на примере динамики численности больных эпидемическими ОРВИ.

1. ВВЕДЕНИЕ

Математическое моделирование динамики популяций, а также процессов, протекающих в этих популяциях, является актуальной научной задачей, имеющей социальное и экономическое значение, поскольку использование подобных моделей имеет широкий круг приложений - от борьбы с сорняками и городского планирования до предотвращения эпидемических волн COVID-19). К сожалению, сложность описания живых систем привела к ограничению практической применимости математического аппарата в областях, связанных с биологией, демографией и эпидемиологией, по сравнению с физикой и химией (Тутубалин и др., 1999). В данной работе приводятся результаты исследований по разработке методов оценки неопределённости при использовании моделей динамики популяций, которые позволяют оценить совокупную неопределённость в прогнозном моделировании, а также снизить её за счёт выбора моделей оптимальной структурной сложности, соответствующей имеющимся данным и оцениваемым параметрам. Конечной целью проекта, в рамках которого производилось приведённое исследование, является предоставление верифицированной количественной информации представителям предметных областей, которая позволила бы судить о применимости моделирования к решению той или иной задачи, в зависимости от доступных данных, и в конечном итоге позволила бы избегать крайностей в отношении к модельным результатам - от принятия их на веру до полного отвержения математических методов, - что иногда наблюдается в настоящее время (Бибик и др., 2004).

2. МЕТОДЫ

Модельная неопределенность, приводящая к ошибкам в прогнозах и оценках популяционных показателей, в основном связана с двумя факторами: (а) погрешность исходных данных, использованных для калибровки моделей; (б) неточное воспроизведение популяционной динамики выбранной моделью. Наличие двух указанных типов неопределённости приводит к задаче повышения точности модельных оценок параметров за счёт выбора модели с оптимальной структурой, а также задаче оценки неопределенности выходных показателей на основе неопределенности данных. Разработанный авторами численный алгоритм интервальной оценки неопределённости показателей состоит из следующих шагов:

1. Среди семейства моделей, подходящих для описания заданного популяционного процесса, выбрать наилучшую модель для достижения «компромисса отклонения-дисперсии» с помощью значений индикатора AICc (Sugiura, 1978).

2. Получить точечные оценки параметров путем калибровки выбранной модели по исходным данным.

3. Сгенерировать новые наборы данных на основе полученных в результате калибровки модельных кривой динамики популяций во времени с добавлением сгенерированных ошибок выбранной структуры (Chowell, 2017), представляющих собой реализацию случайных величин с заданным законом распределения (типичными примерами являются пуассоновские или отрицательные биномиальные ошибки). Параметры распределения ошибок выбираются эмпирически в зависимости от конкретной решаемой задачи, общим правилом является их соответствие дисперсии исходных данных, использованных для калибровки.

4. Найти оптимальные параметры модели, откалиброванной заново на каждом из наборов сгенерированных данных.

5. Сформировать выборку параметров модели и оценить их распределение, получив тем самым искомые интервальные оценки.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Описанный подход был опробован на задаче моделирования динамики количества инфицированных острыми респираторными вирусными инфекциями (грипп и COVID-19) в городах РФ. Модели использовались для оценки двух типов показателей: прогнозной заболеваемости и параметров эпидемического процесса (базовое число репродукции инфекции R_0 , эффективное число репродукции R_t , уровень популяционного иммунитета в заданный момент времени). Пример выбора модели оптимальной структурной сложности (шаги 1 и 2 подхода) приведен в работе (Huaman et al., 2022), где производилась калибровка популяционных моделей типа SEIR, которые отличались по уровням детализации данных и сложности модели. Было показано, что выбор оптимальной модели может зависеть от представления данных (ежедневная заболеваемость по сравнению с общим количеством зарегистрированных случаев), периода рассматриваемых данных (одна или несколько эпидемических волн) и, что не менее важно, от желаемых выходных показателей. Показано, что в некоторых случаях более точные выходные значения не обусловлены более высокой структурной сложностью модели. Примеры использования заранее выбранных фиксированных моделей для ретроспективного анализа (Kharlunin et al., 2023) приведены на рисунке 1. Пучки траекторий модельной заболеваемости дают соответствующие выборки оценок показателей и, как следствие, доверительные интервалы для значений. На рисунке 2 откалиброванная модель используется аналогичным образом для прогнозирования, при этом, в отличие от предыдущего случая, используется калибровка по неполным данным.

Объединение всех шагов (выбор модели и интервальная оценка с учётом дисперсии данных, использованных для калибровки) даёт искомые интервалы оценок. При этом получение итоговых интервалов возможно как использованием одной "победившей" модели, так и наложением интервалов нескольких моделей со сходными показателями AICc, что отражает повышение совокупной неопределенности выходных показателей при неоднозначности выбора структуры описываемого процесса.

4. ВЫВОДЫ

В работе предложен подход к оценке совокупной неопределенности выходных показателей моделей динамики популяций и показано его применение на примере моделирования динамики заболеваемости гриппом и ОРВИ в городах РФ. Представленные

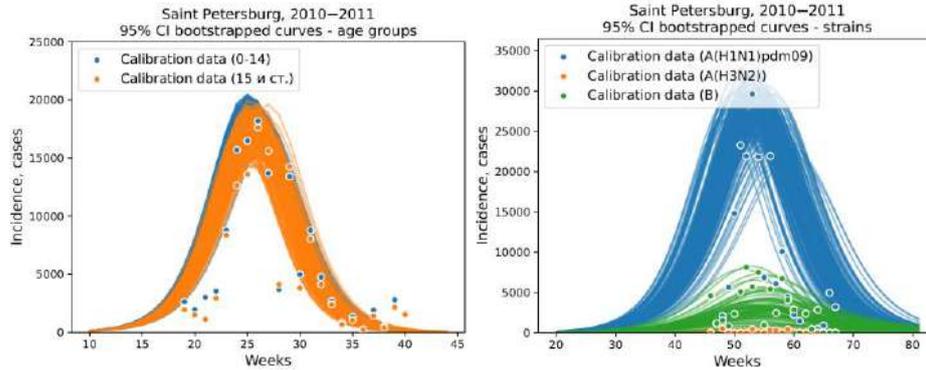


Рисунок 1 – Интервальная оценка динамики заболеваемости гриппом

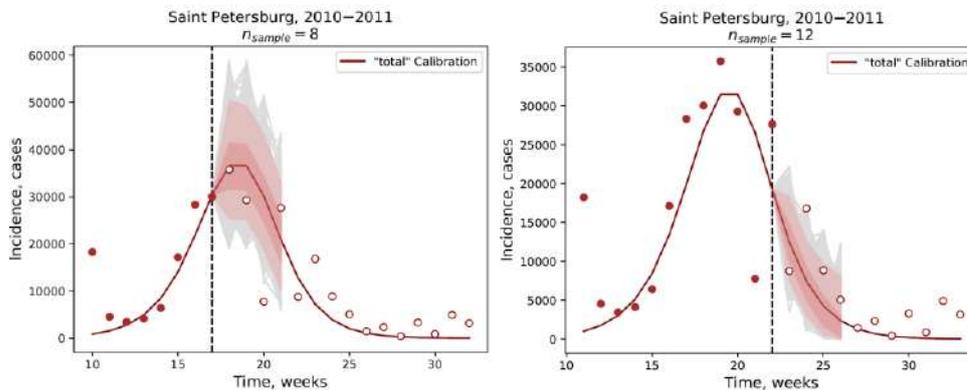


Рисунок 2 – Прогнозирования заболеваемости гриппом в Санкт-Петербурге

методы оценки неопределенности и их планомерное развитие позволяют дать рекомендации о том, какая номенклатура и периодичность сбора данных, необходимы и достаточны для ретроспективного анализа и прогнозирования с заданным уровнем точности, а также продемонстрировать в дальнейшем применение этого подхода для решения широкого круга проблем, связанных с моделированием процессов распространения в неоднородных средах. В ближайшем будущем предполагается расширение подхода для использования с индивидуум-ориентированными моделями динамики популяций на примере демографических моделей (Arzamastsev, Leonenko, 2020).

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант №22-71-10067.

ЛИТЕРАТУРА

- Бибик Ю. В., Попов С. П., Саранча Д. А. Неавтономные математические модели экологических систем, 2004.
Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г. Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ. М.: Языки русской культуры, 1999.
Arzamastsev S. A., Leonenko V. N. A demographic microsimulation model for the long-term evolution of synthetic populations in Saint-Petersburg //Математическая биология и биоинформатика. – 2020. – С. 157-161.
Chowell, G. Fitting dynamic models to epidemic outbreaks with quantified uncertainty: a primer for parameter uncertainty, identifiability, and forecasts // Infect. Dis. Model. 2(3), 379–398 (2017)
Huaman I., Plesovskaya E. P., Leonenko V. N. Matching model complexity with data detail: influenza propagation modeling as a case study //2022 IEEE International Multi-Conference on Engineering, Computer and Information Sciences (SIBIRCON). – IEEE, 2022. – С. 650-654.
Kharlunin A., Huaman I., Leonenko V. A software framework for the epidemiological surveillance of acute respiratory infections in Russia: generating inference with SEIR models // 2023 IEEE Ural-Siberian Conference on Computational Technologies in Cognitive Science, Genomics and Biomedicine (CSGB). – IEEE, 2023 (In Press).
Sugiura N. "Further analysts of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections"// Communications In Statistics-theory And Methods., vol. 7, pp. 13-26, 1978.

ПОСЛЕДНИЙ РАЗ О СТРУКТУРНО-МУЛЬТИПЛИКАТИВНОМ СРЕДНЕМ НЕОТРИЦАТЕЛЬНЫХ МАТРИЦ: ТОЧНОЕ РЕШЕНИЕ ЗАДАЧИ ОСРЕДНЕНИЯ

Логофет Д.О.

ФГБУН Институт физики атмосферы им А.М. Обухова РАН, Москва, Россия

danilal@postman.ru

Аннотация: Замотивированная среди матричных моделей динамики популяций 5 лет назад, задача структурно-мультипликативного осреднения решалась через ограниченную минимизацию нормы разности между виртуальным точным и реальным приближенным решениями, а известные точные значения перронова корня средней матрицы и соответствующего собственного вектора в поиске не участвовали. Их включение приводит к задаче линейного программирования, которая имеет единственное точное решение.

1. ВВЕДЕНИЕ

Понятие *структурно-геометрического* (*pattern-geometric*), или *структурно-мультипликативного*, среднего неотрицательных матриц (Logofet, 2018) возникло из необходимости сделать объективный вывод из результатов многолетнего мониторинга стадийной структуры локальной популяции на постоянных пробных площадках, выраженных в форме соответствующего ряда из M *годовых ПМП – проекционных матриц популяции*, $L(t) = [l_{ij}]$ ($i, j = 1, \dots, n$) (*ibidem*). Будучи опосредованным выражением комплекса ключевых факторов среды, повлиявших на рост и развитие популяции в годичном интервале от t до $t + 1$, матрица $L(t)$ своим перроновым корнем, равным *спектральному радиусу* $\rho_0(t)$, дает *меру приспособленности* локальной популяции на данном отрезке времени. На разных последовательных отрезках значения $\rho_0(t)$ закономерно различны (качественно и количественно). Например, 6 из $M = 12$ матриц $L(t)$, калиброванных в работе Logofet et al. (2023, Table 2), имеют $\lambda_1(t) < 1$, что означает убыль популяции, а у шести матриц $\lambda_1(t) > 1$, т.е. популяционный рост.

Итоговую меру должна дать средняя матрица G , *строение* (*pattern*), которой такое же, как и у годовых ПМП (т.е. соответствует графу жизненного цикла), а количественные значения элементов не выходят за границы калиброванных матриц. Их произведение в хронологическом порядке преобразует начальный вектор $x(0)$ структуры популяции в конечный вектор $x(M)$, и то же самое должна делать и средняя матрица G , примененная M раз, – вот логика основного уравнения осреднения, которое представлено в следующем разделе.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом осреднения служит конечный набор неотрицательных матриц фиксированного строения, например, 12 калиброванных годовых ПМП, упомянутых выше. Основное «проекционное» уравнение матричной модели

$$x(t + 1) = L(t)x(0), \quad (1)$$

примененное M раз, дает

$$x(M) = \mathbf{Prod} x(0), \text{ где } \mathbf{Prod} = L(M - 1)L(M - 2) \dots L(0). \quad (2)$$

Поэтому уравнение осреднения принимает вид:

$$G^M = \mathbf{Prod}. \quad (3)$$

Как система скалярных алгебраических уравнений относительно неизвестных элементов G , матричное уравнение 3 не имеет точного решения, поскольку число неизвестных меньше числа скалярных уравнений в силу нетривиального строения матрицы G . Задача осреднения сводится тогда к поиску *приближенного* решения уравнения 3 при наличии вышеупомянутых ограничений, и главный вопрос – это выбор меры качества приближения. Protasov et al. (2022) использовали матричную меру разности между \mathbf{Prod} и $\tilde{G} = [\tilde{g}_{ij}]$ –

приближенным решением – и получали ее значение во 2-м или 3-м десятичном знаке, применяя специальные алгоритмы глобальной минимизации (*ibidem*).

В настоящей работе использовано следствие из уравнения 3:

$$\lambda_1(\mathbf{G}) \equiv \rho_0(\mathbf{G}) = \lambda_1(\mathbf{Prod})^{1/M}, \quad (4)$$

где правая часть вычисляется с машинной точностью. С той же точностью вычисляется и соответствующий доминантный собственный вектор \mathbf{v}^* , который дает ограничения-равенства в задаче линейного программирования по минимизации разности

$$|\rho_0(\mathbf{G}) - \lambda_1(\widetilde{\mathbf{G}})| \quad (5)$$

(Logofet, 2023). Ограничения-неравенства, упомянутые выше, формализуются в виде (*ibidem*)

$$\min_t l_{ij} \leq \widetilde{g}_{ij} \leq \max_t l_{ij}, \quad i, j = 1, 2, \dots, n. \quad (6)$$

Функция 5 линейна только на отрезках знакопостоянства разности, так что ее минимизация распадается на две смежные задачи линейного программирования (Logofet, 2023).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Задача 4–6 формулировалась для 12 годичных ПМП строения

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, l, m \geq 0,$$

полученных в ходе 13-летнего мониторинга структуры из 5 стадий развития особей популяции альпийского малолетника *Androsace albana* (Logofet et al., 2023), т.е. для $n = 5$, $M = 12$ и 25 условий 6, определенных по Table 1 (*ibidem*). Решения $\widetilde{\mathbf{G}}_{1,2}$ двух смежных задач при $\rho_0(\mathbf{G}) = 0.915847990853247$ (*ibidem*), полученные рутинной *linprog* в среде MATLAB® (MathWorks, 2023), **не различимы** с точностью до 15-го знака:

$$\widetilde{\mathbf{G}}_{1,2} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 26.552868103215364 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 41.202306258251603 \\ 0 & 0.027674030506124 & 0.6666666666666666 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.063157894736842 & 0.899239387989182 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.048202969978740 & 0 \end{bmatrix}$$

и дают **нулевую**, с абсолютной логической точностью ошибку приближения у $\widetilde{\mathbf{G}}_1$ и равную 1.1102×10^{-16} у $\widetilde{\mathbf{G}}_2$ (Logofet, 2023). Последнее обязано ошибкам машинного округления.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Абсолютная точность «приближенного» решения задачи средствами линейного программирования закрывает проблему структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц, и в частности, годичных ПМП матричных моделей популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Logofet D.O. Pattern-multiplicative average of nonnegative matrices revisited: Eigenvalue approximation is the best of versatile optimization tools // *Mathematics*, 2023. V. 11. 3237. <https://doi.org/10.3390/math11143237>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E. S., Belova I. N., and Ulanova N.G. Thirteen years of monitoring an alpine short-lived perennial: Novel methods disprove the former assessment of population viability // *Ecol. Model.* 2023. V. 484. 110208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110208>
- MathWorks. Documentation. URL: https://www.mathworks.com/help/optim/ug/linprog.html?s_tid=doc_ta (accessed 15.08.2023).
- Protasov, V.Yu., Zaitseva, T.I., Logofet, D.O. Pattern-multiplicative average of nonnegative matrices: When a constrained minimization problem requires versatile optimization tools // *Mathematics*, 2022, V. 10. 4417. <https://doi.org/10.3390/math10234417>

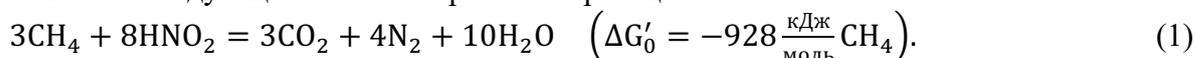
ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВНУТРИКЛЕТОЧНОГО НИТРИТ-ЗАВИСИМОГО АНАЭРОБНОГО ОКИСЛЕНИЯ МЕТАНА БАКТЕРИЕЙ *METHYLOMIRABILIS OXYFERA*: РЕШАЮЩАЯ РОЛЬ ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНОВ

Локшина Л.Я.¹, Вавилин В.А.¹

¹Институт Водных Проблем РАН, Москва, Российская Федерация
vavilin@iwp.ru

Аннотация: Представлена динамическая модель внутриклеточного нитрит-зависимого окисления метана бактерией *M. oxyfera*, включающая метаболические этапы, связанные с процессами переноса электронов, кислородное ингибирование роста биомассы и денитрификации и учитывающая два пула переносчиков электронов (NAD(P)H и QH₂) и стабильные изотопы углерода и водорода. Показано, что ключевую роль в процессе могут играть переносчики электронов.

Нитрит-зависимое анаэробное окисление метана (N-DAMO) происходит в соответствии со следующей стехиометрической реакцией:



В работе Ettwig et al. (2010) было продемонстрировано, что процесс N-DAMO может осуществляться чистой культурой бактерий *Candidatus Methylomirabilis oxyfera* (*M. oxyfera*), при этом окисление метана до углекислого газа идет по классическому кислородно-зависимому (аэробному) пути через метанол, формальдегид и формиат, причем кислород вырабатывается самой бактерией внутриклеточно, в процессе восстановления нитритов до азота. Было подтверждено, что N-DAMO происходит в осадках водоемов, а также в заболоченных и лесных почвах. Как альтернатива известным биологическим способам получения кислорода, этот процесс может иметь большое эволюционное и биогеохимическое значение. Как способ поглощения метана, он может снизить концентрацию этого парникового газа в атмосфере. Сочетание окисления метана с восстановлением нитритов может также дать важные преимущества при переработке отходов и очистке сточных вод.

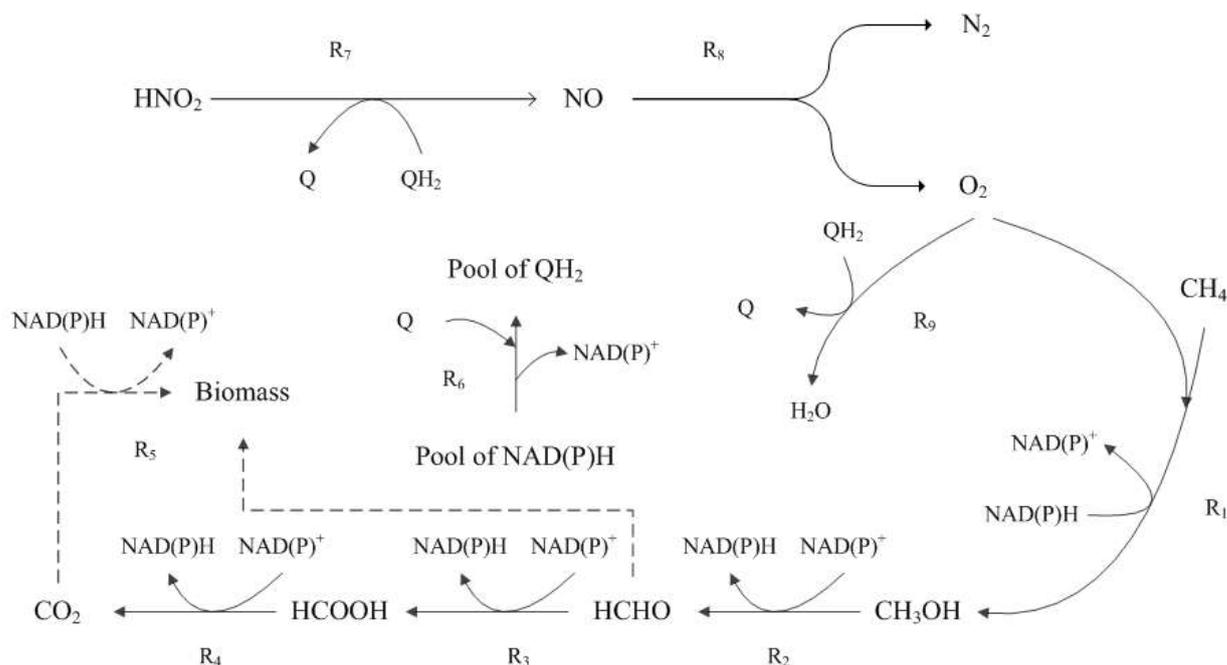


Рисунок 1 – Схема внутриклеточного процесса N-DAMO, используемая в модели.

Для изучения этого процесса и регулирующих его факторов была разработана динамическая модель метаболического пути N-DAMO в бактерии *M. oxyfera*. Модель включает ключевые метаболические этапы, связанные с процессами переноса электронов, пул переносчиков электронов (NAD(P)H и QH₂), ингибирование кислородом роста биомассы и денитрификации, учитывает динамику стабильных изотопов углерода и водорода (рисунок 1). Скорости отдельных процессов в модели описываются с помощью мультипликативной функции Моно. Для описания динамики общих и изотопных переменных использовался подход, изложенный в работе Вавилина и Локшиной (2022). Для калибровки и валидации модели были использованы опубликованные ранее экспериментальные данные (Ettwig et al., 2010, Luesken et al., 2012; Rasigraf et al., 2012; Zhu et al., 2012), демонстрирующие кинетику процесса в различных условиях.

В качестве примера использования модели на рисунке 2 приведены экспериментальные данные Luesken et al. (2012) с добавлением различных количеств кислорода. Неполное разложение метана и нитрита в двух приведенных случаях объясняется разными причинами. Если в первом эксперименте из-за медленной работы терминальной оксидазы (R9, рисунок 1) кислород потребляется недостаточно быстро и его концентрация становится ингибирующей для денитрификации, то во втором эксперименте воздействие O₂ стимулировало его поглощение с потреблением восстановленного QH₂, что приводило к замедлению денитрификации из-за недостатка QH₂.

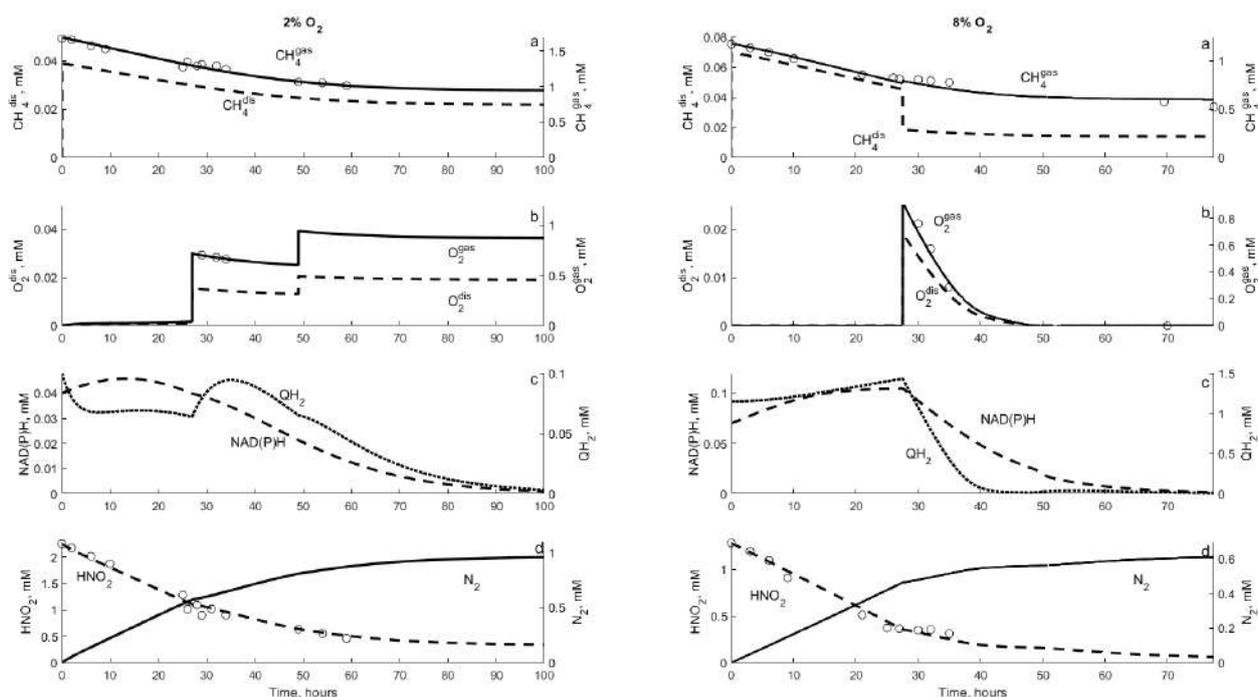


Рисунок 2 – Применение модели для объяснения экспериментов Luesken et al. (2012). Слева 1-й эксперимент с добавлением 2% O₂; справа 2-й эксперимент с добавлением 8% O₂. Символы – экспериментальные данные; линии – результаты моделирования.

Таким образом, в рамках предложенной модели ключевую роль в объяснении кинетики N-DAMO играют изменения концентраций носителей электронов и конкуренция ферментов за них. Отклонение стехиометрии разложения метана и нитрита от ожидаемого соотношения 3CH₄ : 8HNO₂ (реакция 1) можно объяснить сочетанием конкуренции за кислород между ферментами, отвечающими за разные стадии разложения метана (терминальной оксидазы (R9) и монооксигеназы метана (R1)) и конкуренции за QH₂ между

редуктазой нитрита (R7) и терминальной оксидазой (R9) (рисунок 1). В некоторых случаях сдвиг в пользу расщепления кислорода терминальной оксидазой (R9) может замедлить разложение субстратов гораздо сильнее, чем ингибирование высокой концентрацией кислорода. Кинетика также сильно зависит от исходного количества биомассы и восстановленных переносчиков электронов.

Работа выполнена в рамках темы № FMWZ-2022-0002 Государственного задания ИВП РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилин В.А., Локшина Л.Я. Применение базовых изотопных уравнений для описания динамики микробиологических процессов: перераспределение дейтерия // *Биофизика*. 2022. № 67 (6). С. 1143–1157.
- Ettwig, K.F., Butler, M.K., Le Paslier, D., Pelletier, E., Mangenot, S., Kuypers, M.M.M., Schreiber, F., Dutilh, B.E., Zedelius, J., de Beer, D., Gloerich, J., Wessels, H.J.C.T., van Alen, T., Luesken, F., Wu, M.L., van de Pas-Schoonen, K.T., Op den Camp, H.J.M., Janssen-Megens, E.M., Francoijs, K.-J., Stunnenberg, H., Weissenbach, J., Jetten, M.S.M., Strous, M. Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria // *Nature*. 2010. V. 464. P. 543–548.
- Luesken, F.A., Wu, M.L., Op den Camp, H.J.M., Keltjens, J.T., Stunnenberg, H., Francoijs, K.-J., Strous, M., Jetten, M.S.M. Effect of oxygen on the anaerobic methanotroph ‘*Candidatus Methyloirabilis oxyfera*’: kinetic and transcriptional analysis // *Environ. Microbiol.* 2012. V.14. P. 1024–1034.
- Rasigraf, O., Vogt, C., Richnow, H.-H., Jetten, M.S.M., Ettwig, K.F. Carbon and hydrogen isotope fractionation during nitrite-dependent anaerobic methane oxidation by *Methyloirabilis oxyfera* // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 2012. V. 89. P. 256–264.
- Zhu, B., van Dijk, G., Fritz, C., Smolders, A.J.P., Pol, A., Jetten, M.S.M., Ettwig, K.F. Anaerobic Oxidization of Methane in a Minerotrophic Peatland: Enrichment of Nitrite-Dependent Methane-Oxidizing Bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 2012. V. 78. P. 8657–8665.

ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ ЗАРАСТАНИЯ ЛАМПОВОЙ ФЛОРОЙ ПОВЕРХНОСТЕЙ СУБСТРАТОВ В ПЕЩЕРАХ

Мазина С.Е.^{1,2,3}, Федоров А.С.³, Кривошеева Е.А.³, Ледащева Т.Н.³

¹Федеральное государственное унитарное предприятие Научно-технический центр радиационно-химической безопасности и гигиены Федерального медико-биологического агентства, Москва, Россия

²Государственный университет по землеустройству, Москва, Россия

³Российский университет дружбы народов, Москва, Россия

conophytum@mail.ru

Аннотация: При оборудовании пещер искусственным освещением с целью проведения экскурсий, возникает проблема роста ламповой флоры на освещенных участках. Прогноз скорости зарастаний и видового состава ламповой флоры может помочь регулировать интенсивность обрастаний. Обсуждаются модели для оценки развития сообществ обрастаний в экскурсионных пещерах. Рассматривается первичное зарастание субстратов при первичном заселении доминирующими видами и интродукция видов в подземное пространство.

ВВЕДЕНИЕ

Установка осветительных приборов в экскурсионных пещерах приводит к развитию сообществ обрастаний на сводах в пятнах освещения, ламповой флоры. В сообществах обрастаний доминируют фототрофы, в основном это цианобактерии, микроскопические зеленые водоросли, протонема мхов и мохообразные, заростки папоротников и ювенильные формы папоротников, проростки покрытосемянных. Состав видов зависит от поступающих в пещеру зачатков, которые могут быть принесены с потоками воздуха, воды, животными и человеком (Мазина, Пичугина, 2021; Попкова и др., 2021). Также состав видов зависит от субстрата и способа увлажнения. Отмечена приуроченность определенных сообществ к конкретным местообитаниям. Ламповая флора искажает эстетическое восприятие подземного пространства и приводит к изменению трофических цепей, росту неспецифичной микробиоты.

Сообщества ламповой флоры имеют, как правило, выраженные доминирующие виды; если сообщество включает макроскопические виды, то можно выделить доминирующий вид и на макроскопическом уровне. Доминирующие роды и виды альгофлоры сходны во многих пещерах, чаще всего доминирует хлорелла, цианобактерии, протонема мхов. В пятнах обрастаний часто можно заметить мозаичность, несколько видов практически одновременно занимают незаселенные поверхности и формируют отдельные сообщества с разными доминантами в пределах одного светового пятна.

Начало эксплуатации либо установка новых приборов освещения в идеале должны сопровождаться прогнозами развития ламповой флоры. Важными вопросами при этом являются состав видов и скорость развития сообществ ламповой флоры. На данный момент накоплено достаточное количество данных по параметрам развития доминирующих в пещерах видов в разных условиях на основных пещерных субстратах, что дает возможность моделировать развитие ламповой флоры. При недостатке данных можно провести эксперименты, которые позволят быстро определить недостающие параметры. В работе рассматриваются методы, с помощью которых можно оценить скорость формирования ламповой флоры и видового состава.

МОДЕЛИ

Первичное зарастание сводов пещер можно сравнить с начальным этапом развития культуры, когда рост идет неограниченно и замедляется в связи с развитием конкуренции

вследствие пространственных ограничений. В самом простом случае рассчитать время появления визуального обрастания можно с помощью модели роста популяции (1) (Ризниченко, 2022), которая учитывает фазу линейного роста до момента замедления роста культуры:

$$\frac{dx}{dt} = rx, \quad (1)$$

где x – биомасса, t – время от начала роста, r – коэффициент роста.

Скорость роста предлагается определять для доминирующих видов на основе измерения их биомассы, а не численности клеток, поскольку среди доминантов могут быть не только одноклеточные, но и колониальные виды, нитевидные цианобактерии или водоросли, для которых подсчет клеток затруднителен. Коэффициент r зависит от интенсивности и продолжительности освещения, спектра и световой температуры осветительного прибора, микроклимата пещеры, его предлагается определять экспериментально для доминирующих видов. Учитывая, что в пещере стабильные климатические условия в течение всего года, такие параметры как влажность и температуру можно принять константными. В основном на сегодняшний день используют светодиодные, реже галогеновые лампы, которые слабо влияют на параметры микроклимата. Исключением являются случаи применения нагревающих ламп, особенно если зона освещения ограничена механическими преградами, несколькими ближайшими сантиметрами к лампе, то есть лампа расположена в нише или направлена непосредственно на субстрат. В таком случае может происходить небольшое повышение температуры и снижение влажности непосредственно вокруг лампы, в нише или на участке, на который направлен световой поток. Такие случаи редки, поэтому их можно не учитывать.

Одной из распространенных моделей, описывающих ограниченный рост популяции, является модель Ферхюльста (2) (Ризниченко, 2022). Ее желательно использовать для оценки зарастания субстратов, если ориентироваться на максимальную биомассу доминирующего вида, которую можно зафиксировать на каждом конкретном субстрате при длительном существовании обрастания:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (2)$$

где емкость популяции K определяется как максимальная биомасса микроорганизмов. Максимальные значения биомассы доминирующих видов можно определить либо в длительно развивающихся сообществах ламповой флоры на аналогичных субстратах и при сходном освещении, либо в сообществах входной зоны исследуемой пещеры или в близлежащих поверхностных местообитаниях. Данная модель описывает развитие популяции от момента окончания линейного роста, то есть появления визуально заметных пятен, до момента накопления максимально возможной биомассы на конкретном субстрате для определенного вида и в сходных сообществах.

В основном сообщества ламповой флоры характеризуются стабильным видовым составом. Сукцессия идет в направлении появления макроскопических видов, протонемы мхов и часто связана с изменением качества субстратов, накоплением органического вещества. Смена доминирующих видов происходит, но редко (Мазина, Максимов, 2011; Мазина и др., 2015). Фактически, в случае с ламповой флорой наблюдается один из частных примеров интродукции видов. Появление неспецифичного для темной среды пещеры фактора приводит к возникновению инвазивных сообществ. Эти сообщества или виды вносятся из ближайших местообитаний, в том числе из входных зон пещер, но для ламповой флоры реализуются не все сообщества, которые существуют в фотических зонах или поверхностных местообитаниях. Особенно это заметно на доминирующих видах, когда в пещерах начинают преобладать виды, которые редки на поверхности или в зоне входа. Оценку заселения пещеры ламповой флорой, то есть заселения разных освещенных пятен, можно также дать на основе модели Левинса (Levins, 1969). Размер метапопуляции описывается долей занятых в настоящее время освещенных участков, обозначаемой $p(t)$. Временные изменения значения $p(t)$ определяются выражением (3):

$$\frac{dp}{dt} = c \cdot p \cdot (1 - p) - e \cdot p, \quad (3)$$

где c – вероятность колонизации незанятого участка, p – доля занятых участков. Первый член описывает скорость заселения незанятых в настоящее время пятен, а второй член дает скорость вымирания занятых в настоящее время пятен. Возможен вариант, учитывающий размер особей (Nothaaß et al., 2023).

В основе расчетов должны использоваться данные по максимальной биомассе отдельных видов, доминирующих или характерных для сообществ ламповой флоры на субстратах, наиболее распространенных в пещерах – глинистых отложениях, известняке, гипсе, кальците. Реконструкция накопления биомассы доминантов в сообществах при характеристиках микроклимата пещер, заданных параметрах освещения имеет прогностическую ценность для наиболее распространенных сообществ. Выбор индикаторных видов и сообществ можно проводить на основе анализа видового состава сообществ фотических зон пещер и окрестных пещере местообитаний. Таким образом будут возможности осуществлять оценку скорости интродукции видов в пещеру, успешности инвазии и сукцессии в сообществах ламповой флоры. Это, в конечном итоге, может дать основу для разработки системы мер по сдерживанию развития ламповой флоры в экскурсионных пещерах.

ЛИТЕРАТУРА

- Мазина С.Е., Концевова А.А., Юзбеков А.К. Фотосинтезирующие виды пещеры Новоафонская, развивающиеся в условиях искусственного освещения // *Естественные и технические науки*. 2015. Т. 88. № 10. С. 162-171.
- Мазина, С.Е., Максимов В.Н. Сообщества фотосинтезирующих организмов экскурсионной пещеры Ахштырская // *Вестник Московского университета. Сер. 16, Биология*. 2011. № 1. С. 41-46.
- Мазина С.Е., Пичугина Е.К., Пути заноса зачатков фототрофов в экскурсионную часть Воронцовской пещеры // *Сборник материалов VI региональной научно-практической конференции «Карст и пещеры Кавказа: результаты, проблемы и перспективы исследований»* ноябрь 2021 4-7 ноября 2021 года С. 144-146.
- Попкова А.В., Пичугина Е.К., Мазина С.Е. Цианобактерии и водоросли водных потоков пещеры Воронцовская // *В сборнике: Экология речных бассейнов. Труды 10-й Международной научно-практической конференции*. Под общей редакцией Т.А. Трифионовой. Владимир. 2021. С. 47-53.
- Ризниченко Г. Математическое моделирование биологических процессов. Модели в биофизике и экологии: учебное пособие для вузов. 2-е изд., пер. и доп.. Москва: Юрайт. 2022. 181 с.
- Levins R.. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomol. Soc. Am.* 1969. V. 3. № 15. P. 237–240.
- Nothaaß D., Taubert F., Huth A., Clark A. T. Modelling species invasion using a metapopulation model with variable mortality and stochastic birth-death processes // *Ecological Modelling*. 2023. V. 481. P. 110372.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ УРАВНЕНИЯ МОНСИ И САЭКИ ДЛЯ РАСЧЕТА ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ У ПОДРОСТА ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА И НА ОТКРЫТОМ МЕСТЕ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ

Молчанов А.Г.¹

¹*Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Россия*
a.georgievich@gmail.com

Аннотация: В условиях недостаточного водообеспечения под пологом древостоя и на открытом участке дневной ход фотосинтеза значительно различается. По этой причине зависимость фотосинтеза от солнечной радиации в течение дня различается. Для получения зависимости фотосинтеза от солнечной радиации под пологом леса можно использовать уравнение Монси и Саэки, на открытом же месте для получения средненедневной зависимости от солнечной радиации к этому уравнению надо добавить зависимость фотосинтеза от недостатка водообеспечения.

1. ВВЕДЕНИЕ

Обычно, зависимости фотосинтеза от интенсивности радиации получают в период с 8 до 12 ч. Однако, при незначительном недостатке водообеспечения в послеполуденное время уже наблюдается снижение интенсивности фотосинтеза. Под пологом леса, солнечная радиация составляет примерно 1/3 от максимальной. В этих условиях, фотосинтез, даже при недостаточном водообеспечении следует изменениям солнечной радиации. Полуденной депрессии фотосинтеза практически не наблюдается. Различия в интенсивности фотосинтеза наблюдаются, когда растения находятся на открытых участках. На незатененных участках фотосинтез в безоблачные и малооблачные дни в течение дня снижается при недостаточном водообеспечении. В этих условиях, чем больше недостаток водообеспечения, тем раньше в течение дня наблюдается снижение фотосинтеза.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на 5 летних саженцах сосны, ели и дуба в сосудах объемом 15 л под пологом соснового 140 летнего насаждения и на открытом месте. Саженцы были установлены под прозрачным навесом. По мере иссушения почвы саженцы поливались. Водообеспечение (водный потенциал) определялось в предрассветные часы камерой давления. Фотосинтез определяли инфракрасным газоанализатором LI-840 круглосуточно. Солнечную радиацию - термоэлектрическим пиранометром.

Зависимость фотосинтеза от солнечной радиации хорошо описывается уравнением (Монси и Саэки):

$$NEE = a * \frac{Q}{1+b*Q} - c, \quad (1)$$

где, Q - интегральная солнечная радиация, Вт/м², a , b , c – коэффициенты.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Под пологом древостоя зависимость фотосинтеза хорошо описывается уравнением Монси и Саэки. Для подростка дуба, сосны и ели оно дает хорошие результаты. Для примера показаны графики зависимости фотосинтеза сосны от солнечной радиации в разных условиях водообеспечения (рис.1). При более благоприятном водном режиме (ПВП -1.0 МПа) интенсивность фотосинтеза выше и равна 4.5 мкмоль СО₂ м⁻² с⁻¹, а уже при -1.5 МПа интенсивность фотосинтеза снижается до 3 мкмоль СО₂ м⁻² с⁻¹.

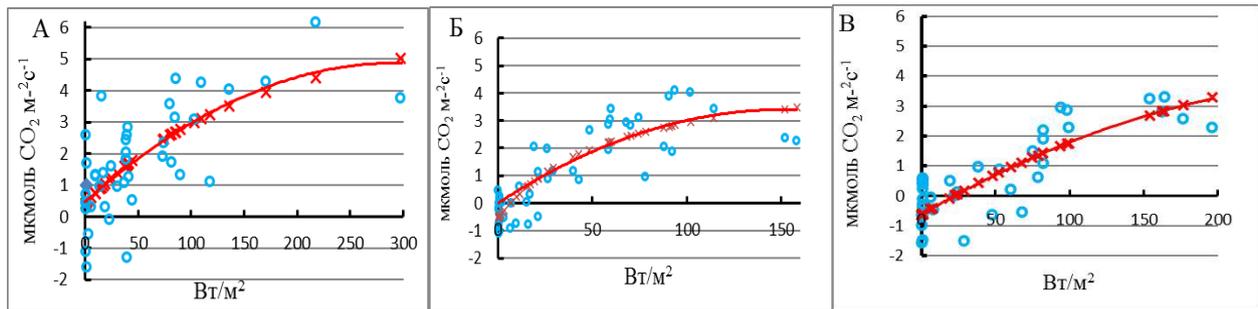


Рисунок 1 – Зависимость интенсивности фотосинтеза хвои сосны текущего года от солнечной радиации в разных условиях водообеспеченности (ПВП): А -1.0 МПа; Б - ПВП= -1.2 МПа; В - ПВП= -1.5 МПа (кружки - экспериментальные значения, крестики - расчетные)

На открытом месте, на фотосинтез растений отрицательное влияние оказывает не только недостаток водообеспечения, но и солнечная радиация. Изменение интенсивности наиболее наглядно видно в течение дня - фотосинтез меняется как по интенсивности, так и во времени (достигает максимальных значений в разные время дня) (рис 2.). В облачный день, при таком же недостатке влаги, в полуденные часы интенсивность, при солнечной радиации ниже 200 Вт/м², все равно наблюдается постепенное снижение интенсивности фотосинтеза.

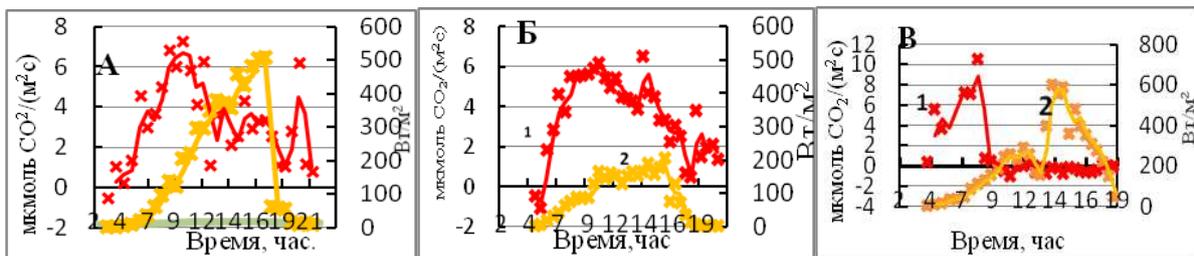


Рисунок 2 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца ели в дни с переменной облачностью и в дни с различной водообеспеченностью (-МПа), (1) - интенсивность фотосинтеза, (2) - интенсивность солнечной радиации. А - ПВП=0.4 МПа; Б - ПВП=0.4МПа, пасмурно; В - ПВП= -1.0 МПа

Дальнейшее повышение недостатка водообеспечения до -1.5÷-1.8 МПа у всех исследуемых пород приводит к снижению фотосинтеза до минимальных значений, особенно в малооблачные дни. Таким образом, при разной степени недостатка влаги на открытом месте в течение суток интенсивность фотосинтеза имеет различную зависимость от солнечной радиации. По этой причине использовать уравнение Монси и Саеки сложно.

Мы предлагаем использовать среднесуточную интенсивность фотосинтеза в зависимости от среднесуточной интенсивности солнечной радиации, поступившей к исследуемому побегу, и показателя ПВП. Зависимости средневенной интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации и водообеспеченности (ПВП) для саженцев ели, сосны и дуба представлены на рисунке 3. Зависимость интенсивности фотосинтеза (Ph) от интенсивности солнечной радиации (Q) и ПВП рассчитывали с помощью нелинейной регрессии по формулам:

$$Ph_{\text{Дуб}} = \left(a \cdot \frac{Q}{1+b*Q} - c \right) \cdot (d \cdot \text{LN}(\text{МПа}) + f) \quad (2)$$

$$Ph_{\text{Сосна,Ель}} = \left(a \cdot \frac{Q}{1+b \cdot Q} - c \right) \cdot (d \cdot MPa^2 + e \cdot MPa + f) \quad (3)$$

где, Q – солнечная радиация; MPa – ПВП листа (хвой); a, b, c, d, e, f – коэффициенты (рассчитаны в программе Excel "поиск решения", значения приведены в таблице).

Таблица. Коэффициенты уравнений 2 и 3, рассчитанные по экспериментальным данным

Порода	Коэффициенты					
	a	b	c	d	e	f
Ель	0.07721	0.03397	-1.6773	1.42518	-6.34697	2.6972
Сосна	2.6072	26.53	-5.553	3.00912	-10.303	4.70293
Дуб	-0.05807	3.80239	-0.3558	-9.2916	12.55391	-

Полученные данные представлены на рис. 3.

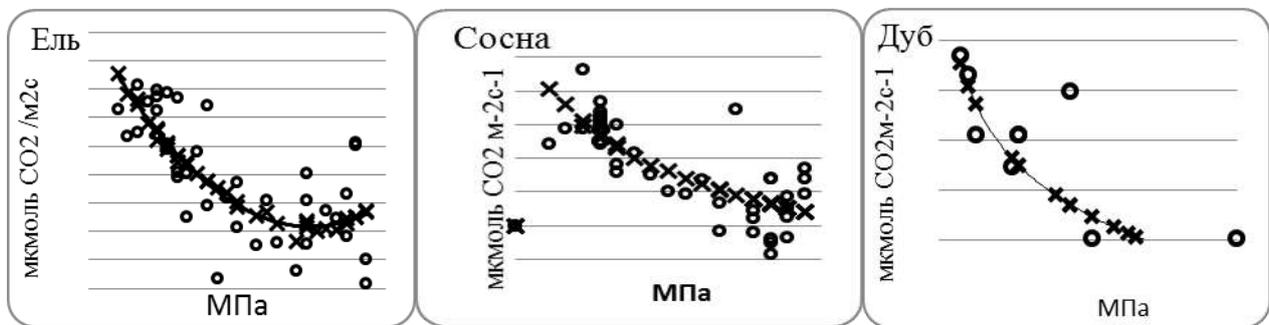


Рисунок 3 – Зависимость средневенной интенсивности фотосинтеза и предрассветного потенциала от предрассветного водного потенциала для ели, сосны и дуба (кружки - экспериментальные значения, крестики - расчетные)

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На открытых участках, когда при недостаточном водообеспечении интенсивность фотосинтеза в послеполуденные часы значительно снижается, для выравнивания зависимости фотосинтеза от солнечной радиации и водообеспечения, можно использовать среднесуточные величины фотосинтеза и предрассветный водный потенциал.

ОБРАТНАЯ ЗАДАЧА ПО ОЦЕНКЕ ПОТОКОВ ПАРНИКОВЫХ ГАЗОВ НАД ПОДСТИЛАЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ СО СЛОЖНЫМ РЕЛЬЕФОМ И НЕОДНОРОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ

Мухартова Ю.В.¹, Ольчев А.В.², Гибадуллин Р.Р.³, Согачев А.Ф.⁴, Керимов И.А.⁵

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия
muhartova@yandex.ru

²МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия
aoltche@yandex.ru

³МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия
ravil00121@mail.ru

⁴ИППЭ РАН, Москва, Россия
andreysogachev@gmail.com

⁵ГГНТУ им. акад. М.Д. Миллионщикова, Грозный, Россия
ibragim_kerimov@mail.ru

Аннотация: Работа посвящена постановке, исследованию и реализации обратной задачи по оценке потоков парниковых газов между атмосферой и подстилающей поверхностью при известных (например, измеренных с помощью БПЛА) значениях концентрации на двух уровнях над поверхностью. Поток находится из условия минимума квадрата нормы разности измеренных и модельных значений. Методика применена для оценки потоков CO₂ на экспериментальной площадке Рошни-Чу (Чеченская республика).

В настоящее время в связи с растущей антропогенной нагрузкой на атмосферу задача исследования и оценки потоков парниковых газов (ПГ) между подстилающей поверхностью и атмосферой является весьма актуальной (Pörtner et al. 2022). Основными методами экспериментального исследования потоков ПГ являются метод экспозиционных камер и метод турбулентных пульсаций (Aubinet et al., 2012; Pumpanen et al., 2004). Однако для корректной работы метода турбулентных пульсаций необходима горизонтальная однородность подстилающей поверхности, малость дивергенции и конвергенции потока, а также флуктуаций плотности воздуха. Применение метода экспозиционных камер также затруднительно на местности с сильно расчленённым рельефом. Особую сложность представляет измерение потоков традиционными методами в горных регионах, как в связи со значительной неоднородностью поверхности, так и из-за их труднодоступности. В связи с этим исследованиям потоков парниковых газов в горных регионах, в частности, на Кавказе, уделяется мало внимания. Весьма актуальной является разработка новой рабочей методики оценки потоков ПГ, применимой в том числе над поверхностью со сложным рельефом и неоднородной растительностью. Значительную роль при этом могут играть дистанционные методы и математическое моделирование.

Предлагаемая в данной работе методика оценки потоков ПГ основана на использовании данных измерений полей концентрации ПГ на двух уровнях над поверхностью, а также трехмерной гидродинамической модели (Mukhartova et al., 2023), позволяющей вычислять установившееся распределение концентрации ПГ над поверхностью при заданном потоке с поверхности. При этом искомый поток оценивается в результате решения обратной задачи, заключающейся в минимизации квадрата нормы разности измеренной и смоделированной концентрации на нескольких уровнях.

Для тестирования разработанного алгоритма была выбрана экспериментальная площадка участка карбонового полигона в Рошни-Чу в Чеченской республике, расположенного в предгорных районах Большого Кавказского хребта (43°03'47.0"N, 45°23'13.3"E). Площадь исследуемой территории около 243 га, перепад высот от 400 до 600 метров, рельеф сильно расчленённый.

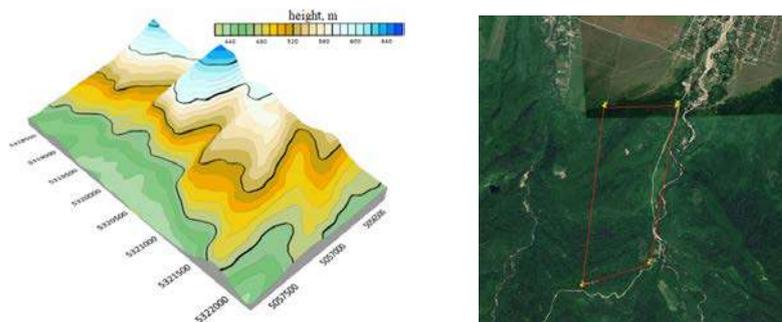


Рисунок 1 – Рельеф экспериментального участка Рошни-Чу и его спутниковый снимок

В течение летнего периода 2022 года на выбранном участке проводились измерения почвенного дыхания и дыхания растительности. Эти данные, а также спутниковые данные о структуре и плотности растительности были использованы в прямой задаче вычисления потоков CO_2 . Рассчитанный поток на высоте 30 м над поверхностью был взят за “теоретический”. “Измеренные” на различных уровнях значения концентрации также моделировались на основе решения прямой задачи с внесенной в него погрешностью. На рисунке 2 представлены теоретический поток CO_2 и поток, полученный из обратной задачи.

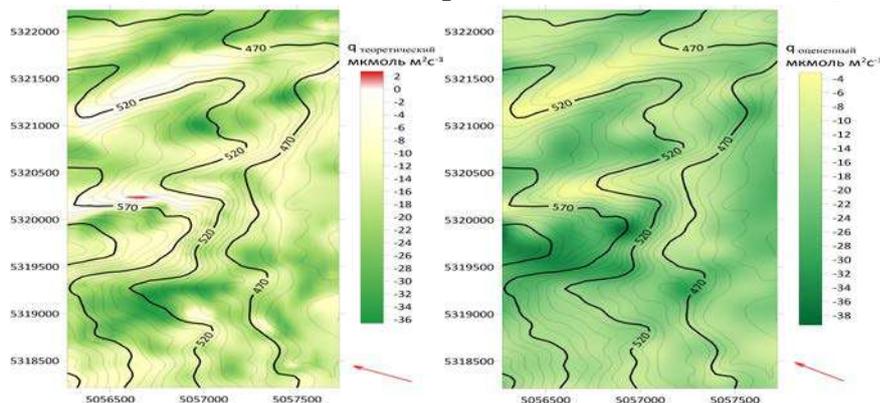


Рисунок 2 – Теоретический и полученный из обратной задачи потоки. Стрелкой указано направление ветра

Разработка модели выполнена при поддержке программы развития МГУ в рамках Междисциплинарной научно-образовательной школы «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды», проект № 23-Ш07-55 (Пространственно-временная изменчивость углеродного баланса наземных экосистем ЕТР по данным измерений и математического моделирования). Измерения и модельные расчеты выполнены в рамках Госзадания № FZNU-2021-0012 «Комплексная интерпретация геофизических и геоэкологических данных для изучения баланса парниковых газов».

ЛИТЕРАТУРА

- Pörtner H.O., Roberts D.C. Tignor M. et al. (Eds.) IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability; Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 2022; 3056p. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>.
- Aubinet M., Vesala T., Papale D. Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis. Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2012. 438 p.
- Pumpanen J., Kolari P., Ilvesniemi H. et al. Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO_2 flux // Agric. For. Meteorol. 2004, V. 123, p. 159–176.
- Mukhartova I., Kurbatova J., Tarasov D. et al. Modeling Tool for Estimating Carbon Dioxide Fluxes over a Non-Uniform Boreal Peatland // Atmosphere. 2023, V.14, №4, p.625, DOI: 10.3390/atmos14040625.

ПОДГОТОВКА ВХОДНЫХ ПАРАМЕТРОВ ДЛЯ ПОЧВЕННОГО СЦЕНАРИЯ В МОДЕЛИ ROMUL

Надпорожская М.А.¹, Стадник Е.П.¹, Якконен К.Л.¹

¹*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*
marinta@mail.ru

Аннотация: Имитационные математические модели все более востребованы для оценки стабильности почв. Разработаны основные подходы для анализа динамики органического вещества (ОВ) почв. Чтобы повысить достоверность моделирования, требуется уточнение входных параметров: запасов ОВ и их структуры в профиле. Обсуждена модель ROMUL.

1. ВВЕДЕНИЕ

Имитационная модель – это математическая формализация экосистемы на определенном этапе развития науки. Моделирование развивается, все больше экосистемных процессов удастся воспроизводить в вычислительных экспериментах. При этом оценка некоторых исходных параметров еще остается приблизительной. Экспериментальные данные, используемые для составления рабочих сценариев для математических имитационных моделей в значительной степени определяют достоверность получаемых результатов. Требуют анализа методы определения органического углерода (Сорг) и коэффициенты пересчета Сорг в ОВ; методы расчета запасов ОВ. Интересно также наметить возможности детализации динамики ОВ в отдельных почвенных горизонтах и подгоризонтах. Обсуждение составлено применительно к использованию для математической модели ROMUL (Chertov et al., 2001).

2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА И ЗАПАСОВ ОВ ПОЧВ

Большая часть данных по Сорг в отечественном почвоведении получена по методу Тюрина в его различных модификациях. Учитывая неполноту окисления Сорг серно-хромой смесью для расчета истинного содержания Сорг. И.В. Тюрин предлагал использовать повышающий коэффициент 1.17, который недавно был уточнен до 1.15 (Шамрикова и др., 2022). Для пересчета Сорг в ОВ традиционно используют умножение Сорг на 1.724, что предложил С. Шпренгель еще в 1837 г. для индивидуального препарата гуминовой кислоты (Пономарева, Плотникова, 1980, с. 59). Учитывая варьирование состава гумусовых веществ (ГВ), давно предложено Сорг умножать на более объективный коэффициент 2 (Тюрин, 1937; Пономарева, Плотникова, 1980; Орлов, 1985). В модели ROMUL это учтено. Возникает еще вопрос: а что именно мы рассчитываем по формуле Сорг*2? Эту тему обсуждала Л.Н. Александрова (1980), отмечая, что результат определен особенностями пробоподготовки. Если из почвы отобраны все растительные остатки, то в образце остается преимущественно гумус, т.е. ГВ, связанные с минеральной матрицей почвы. Было предложено определять Сорг в пробах с отбором и без отбора не полностью разложенных растительных остатков (детрита). Таким образом определять гумус и ОВ, а по разности содержание детрита. Метод определения ОВ и детрита был также разработан В.Н. Переверзевым (1985). Не смотря на перечисленные факты, тотальный отбор детрита при подготовке проб к анализу проводят, иногда с наэлектризованной стеклянной палочкой. Учитывая изложенное выше, итоговая формула пересчета Сорг по Тюрину на ОВ должна быть такова: $ОВ, \% = 2 * 1.15 * Сорг$. При пробоподготовке следует отбирать только живые части растений. Метод определения Сорг на анализаторе CNHS имеет свои особенности: следует учитывать карбонатность почв, вести очень тщательное измельчение пробы и учитывать диапазоны чувствительности прибора при разной концентрации углерода. При пересчете на ОВ достаточно умножить на 2. В структуру

модели ROMUL комплекс частично разложенных растительных остатков с ГВ (детрит) включен как важная стадия трансформации опада.

Метод учета запасов Сорг-(органического вещества почв) детально описан во многих руководствах, например, в монографии (Алексеев, Бердси, 1994). Расчет проводят по формуле: Запас ОВ (т/га) = $ОВ \cdot h \cdot d$, где ОВ содержание в %; h – мощность почвенного горизонта; d – плотность сложения почвы. Авторы указывали на необходимость учета каменистости почв, поскольку встречались случаи расчета запасов ОВ только по мелкозему. Так же актуально уточнение определение границ крупнозема: более 1 или 2 мм.

3. МОЩНОСТЬ МОДЕЛИРУЕМОЙ ПОЧВЫ И ДЕТАЛЬНОСТЬ ВЫДЕЛЕНИЯ ГОРИЗОНТОВ

В модели ROMUL динамика опада и ОВ почв учтены в двух потоках: напочвенном (в лесной подстилке) и во внутрипочвенном (в минеральном профиле). Еще одна методическая тонкость: какова мощность минерального профиля почвы для расчета исходных запасов ОВ в вычислительных экспериментах? Первые опыты по моделированию динамики ОВ проводили для 1 м, затем ограничились биологически активными 20-30 см. Этот нюанс ожидает обсуждения. В одной из модификаций модели ROMUL было реализовано деление лесной подстилки на три блока-подгоризонта (L, F, H) вместо имеющихся двух (L, F+H). Недавно в лесных почвах было предложено выделить постпирогенный органоминеральный подгоризонт Еоруг (Nadporozhskaya et al., 2022), запасы ОВ в котором 10-40% от запасов в лесной подстилке. Еоруг является пограничным между подстилкой и минеральным профилем, пробы из него обычно не отбирают. Как учесть его вклад в запасы ОВ: в составе подстилки или минеральной толщи? Еоруг составляют песок, детрит (C/N 40-70) и древесные угли. А как учесть вклад стабильных древесных углей в ОВ минеральных горизонтов почв?

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вопросы, обсуждаемые здесь, достаточно просты. Часто в рутинной лабораторной работе эти методические нюансы упускают. Математическое моделирование является результатом труда ученых разных научных направлений. Поэтому мы считаем важным внести ясность по различиям методов оценки запасов ОВ. Мы также хотели бы своим сообщением способствовать развитию новых версий модели ROMUL, в которых будут детализированы процессы трансформации ОВ в разных элементах почвенного профиля.

Работа выполнена при поддержке проекта РНФ № 22-24-00690 «Запасы и функции пирогенного углерода в почвах сухих сосновых лесов Ленинградской области».

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 288 с.
- Алексеев В. А., Бердси Р.А. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Изд-во СО РАН, 1994. 224 с.
- Переверзев В.Н. Изменение состава и свойств подзолистых песчаных почв под влиянием длительного применения органических и минеральных удобрений // Агрохимия. 1985. № 4. С. 79-86.
- Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука, 1975. 106 с.
- Шамрикова Е.В., Ванчикова Е.В., Кондратёнок Б.М., Лаптева Е.М., Кострова С.Н. Проблемы и ограничения дихроматометрического метода измерения содержания почвенного органического вещества (обзор). Почвоведение, 2022. №7. С. 787-794.
- 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. No. 1-3. P. 289-308.
- Nadporozhskaya M.A., Mirin D.M., Mukhiev B., Zhuravleva V.I., Stadnik E.P. Black carbon stocks in the soils of pine forests in the Leningrad region. // Biogenic - abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems. VII International Symposium. Saint Petersburg, 2022. С. 110-111.

БАЛАНС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПАХОТНЫХ ПОЧВАХ ЯМАЛА: ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ С МОДЕЛЬЮ ROMUL

Низамутдинов Т.И.¹, Надпорожская М.А.¹, Быховец С.С.², Абакумов Е.В.¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
timur_nizam@mail.ru

² Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения ФИЦ ПНЦБИ РАН,
Пущино Московской обл., Россия

Аннотация: Вычислительные эксперименты с моделью ROMUL показали, что для окультуривания фоновых дерново-подбуров до уровня агро-дерново-подбуров Ямальской опытной станции оптимальны стартовое 12 кг/м² и поддерживающее (раз в 6 лет) торфование 4 кг/м². Рост гумусонакопления при дополнительном к торфованию внесении минеральных удобрений N 40 г/м², выявленный при моделировании, требует экспериментальной проверки.

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуально научное обоснование окультуривания тундровых почв для обеспечения продовольственной безопасности и оптимизации доз удобрений. Цель работы – теоретический анализ динамики органического вещества (ОВ) пахотных почв Ямала с помощью вычислительных экспериментов с математической моделью ROMUL.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Ямальская опытная станция организована в 1932 году по программе развития полярного земледелия в СССР. Почва агродерново-подбур иллювиально-железистый оглеенный. Мощность гумусового горизонта PY 30 см. Запасы, кг/м²: ОВ 9.32 и 13.75, N 0.46 и 0.66 для 0–20 и 0–30 см, соответственно. В качестве фона выбран участок ерниково-зеленомошной тундры за границей г. Салехард. Почва дерново-подбур. Биологически активные горизонты представлены подстилкой (O, 2 см) и гумусово-аккумулятивным (AY, 4 см) и иллювиально-железистым (BF, 6 см) горизонтами. Запасы, кг/м²: ОВ 1.38 и 2.69, N 0.03 и 0.18 для 0–2 и 2–12 см, соответственно. Математическую модель ROMUL (Chertov et al., 2001) применяли для анализа динамики ОВ почв. Изменение температуры и влажности почвы имитировали с помощью модели SCLISS (Быховец, Комаров, 2002). Количество и качество опада фона оценивали по литературным данным о растительности кустарниково-кустарничково-мохово-лишайниковой тундры (Базилевич, Титлянова, 2008). Уточнение количества опада для дерново-подбура проводили методом решения обратной задачи (spin-up). Нормы внесения и качество органических удобрений (переходного торфа) брали по литературным данным (Переверзев и др., 1988; Тихановский, 2021). Имитировали внесение торфа: стартовой дозы 12 кг/м² и поддерживающих доз (каждые 6 лет) – 4, 8 и 12 кг/м² (с пересчетом на сухую беззольную массу) при N 1%. Имитировали также внесение N минеральных удобрений 4 и 40 г/м² в годы торфования. Длительность вычислительных экспериментов 30 и 90 лет. Калибруемые коэффициенты модели ROMUL для дерново-подбура: доля лабильного гумуса (детрита) 0.6 и скорость минерализации стабильного гумуса k_6 0.0008 (1/сутки). Долю детрита для агродерново-подбура приняли равной 0.85, по данным для пахотных почв тундры (Переверзев и др., 1987), k_6 0.0009 (1/сутки).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наши экспериментальные оценки запасов ОВ дерново-подбура и агро-дерново-подбура совпадали с литературными данными. Вычислительные эксперименты показали, что после стартового торфования дерново-подбура в дозе 12 кг/м² через 30 лет остается детрита

15% от внесенного. Поддерживающее торфование 8–12 кг/м² приводит к росту запасов ОВ до 20–30 кг/м² и накоплению детрита. Внесение 4 кг/м² торфа раз в 6 лет в течение 90 лет (рисунок 1) показывает накопление запасов ОВ от дерново-подбура до агродерново-подбура, аналогичных полевым данным. Дополнительное внесение минерального N 40 г/м² вызывает рост запасов ОВ за счет гумификации. Этот факт требует экспериментальной проверки.

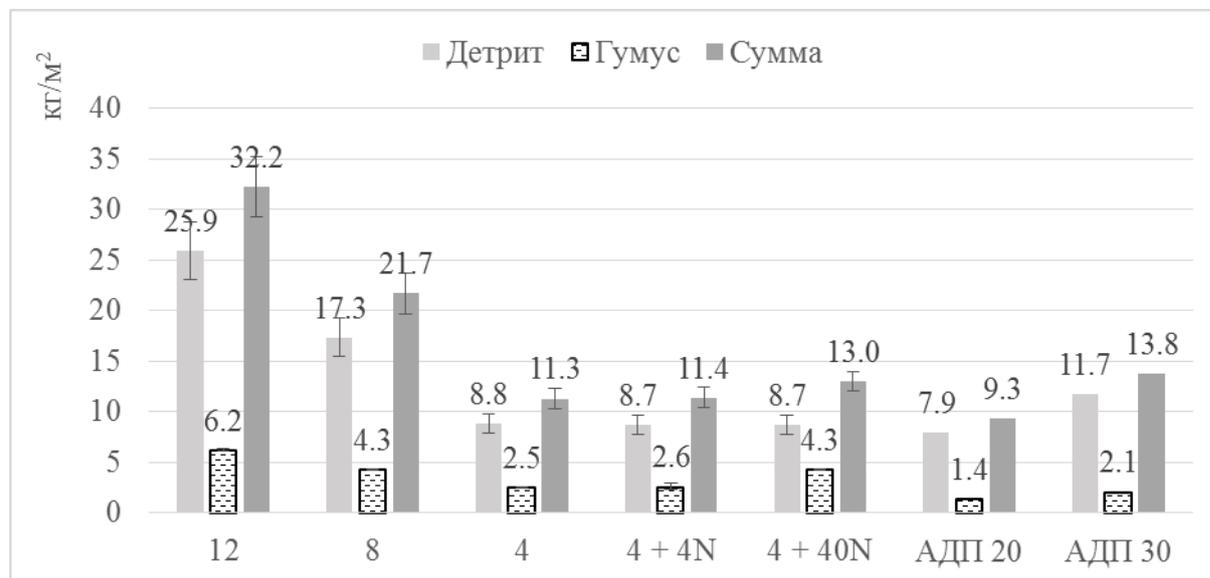


Рисунок 1 – Запасы ОВ агро-дерново-подбура по результатам вычислительного эксперимента (90 лет). Варианты: 12, 8 и 4 – кг/м² торфа; 4+4N и 4+40N – 4 кг/м² торфа и 4 и 40 г/м² N. Даны средние величины за периоды стабилизации запасов ОВ: 12 и 8 – за последние 30 лет, 4 – за последние 60 лет моделирования. АДП 20 и АДП 30 запасы ОВ в слое 20 и 30 см

Расчетные величины дыхания почв коррелируют с экспериментальными данными для опытного поля Ямальской агрохимической станции (Тихановский, 2021), что подтверждает адекватность вычислительных экспериментов с математической моделью ROMUL.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стартовое торфование 12 кг/м² с поддерживающим 4 кг/м² раз в 6 лет оптимально для стабилизации запасов ОВ агро-дерново-подбура Ямальской опытной станции.

Работа выполнена при поддержке НЦМУ «Агротехнологии будущего», проект № 075-15-2022-322 от 22 апреля 2022.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.
- Переверзев В.Н., Коробейникова Н.М., Балаганская Е.Д. Влияние органических удобрений на плодородие и продуктивность ново-освоенной подзолистой почвы // Изучение целинных и окультуренных почв Мурманской области. Апатиты: Изд. КФШ СССР, 1987. С. 64–83.
- Переверзев В.Н., Коробейникова Н.М., Балаганская Е.Д. Применение торфа при мелиорации песчаных подзолистых почв в Мурманской области. Апатиты, 1988. 16 с.
- Тихановский А. Н. Картофель на Ямале: Монография. Новосибирск: Академиздат, 2021. 160 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.

МОДЕЛЬ ДЛЯ КАЛИБРОВКИ НЕИЗВЛЕКАЕМЫХ ДАТЧИКОВ ПОТЕНЦИАЛА ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ

Остроумов В.Е.¹, Волокитин М.П.², Шабаев В.П.³, Быховец С.С.⁴

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

v.ostroumov@rambler.ru

²*Институт фундаментальных проблем биологии РАН, Пущино, Россия*

volokitin1@rambler.ru

³*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

vpsh@rambler.ru

⁴*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

s_bykhovets@rambler.ru

Аннотация: Предложена модель, описывающая зависимость между влажностью почвы и потенциалом почвенной влаги, которая позволяет учитывать дрейф стареющих датчиков при проведении почвенно-гидрологического мониторинга. Потенциал почвенной влаги измеряется датчиками Watermark, которые стационарно установлены в почве мониторинговой площадки и на протяжении длительного времени не извлекаются из почвы. Для учета дрейфа датчиков в многолетнем ряду без их извлечения из почвы калибровка проводится по данным периодических измерений влажности почвы в образцах из скважин на площадке с помощью весового метода. По данным лабораторных опытов показано, что в диапазоне потенциала 18 – 40 сантибаров (20-40% объемной влажности изучаемой агросерой почвы) зависимость между потенциалом и влажностью близка к линейной. В этот диапазон укладывается большая часть измерений потенциала и влажности, наблюдаемых на площадке мониторинга. Простая линейная модель с коэффициентами, обновляемыми по данным весового определения влажности, обеспечивает получение данных о динамике влажности почвы с помощью датчиков потенциала Watermark, работающих в неизвлекаемом режиме.

На участке комплексного мониторинга почвенного климата (ПРАО ФИАН, Пущино) в автоматическом режиме проводятся измерения влажности (W), температуры и теплового потока в почве, а также комплекс метеорологических наблюдений. Для мониторинга влажности используются датчики потенциала почвенной влаги (pW) WaterMark, установленные в поверхностном слое почвы и на глубинах 20, 40, 80 и 150 см. Измерения производятся ежечасно, что позволяет рассматривать динамику влажности с детальностью достаточной для построения моделей динамики водного режима почвы.

Перед установкой в почву датчики Watermark прокалиброваны в лаборатории на образцах изучаемой агросерой среднесуглинистой почвы. По данным лабораторных измерений зависимость влажности почвы от потенциала влаги линейна (коэффициент детерминации линейной аппроксимации для каждого из датчиков не менее 0.95) в диапазоне потенциала от 18 до 40 сантибаров, что соответствует пределам объемной влажности 20 и 40 %. Вне указанных пределов наблюдается существенное отклонение зависимости W от pW от линейности, а воспроизводимость измерений снижается. Снижение воспроизводимости делает нецелесообразным как поиск нелинейных аппроксимаций, так и собственно измерения за пределами указанного диапазона потенциала и влажности почвы. Вместе с тем, между значениями pW от 18 до 40 сантибаров находится большая часть амплитуды наблюдаемых колебаний потенциала и влажности почвы. Измерения в этом диапазоне надежно обеспечивают оценку влажности по линейным калибровочным зависимостям.

С момента установки в октябре 2020 г датчики Watermark из почвы не извлекались. Гарантийный срок их годности, заявленный производителем, составляет 1 год. Опыт использования датчиков показывает, что они сохраняют чувствительность много дольше, однако их характеристики со временем значимо изменяются. Это проявляется в дрейфе показаний в многолетних рядах и делает необходимым регулярное обновление калибровок. Для калибровки датчики приходится извлекать из почвы и после обслуживания в лабораторных условиях устанавливать на место. Переустановка датчиков приводит к существенным изменениям сложения массива почвы и к нарушению контакта их активной зоны с вмещающей почвой, что искажает результаты измерений. Чтобы отказаться от регулярной переустановки датчиков предлагается методика обновления калибровок, которая обеспечивает работу датчиков в неизвлекаемом режиме. Методика основана на модели, которая описывает зависимость потенциала влаги, измеряемого каждым датчиком Watermark, от весовой влажности, эпизодически определяемой в пробах почвы из скважин на площадке мониторинга.

Для контроля дрейфа датчиков из-за их старения параллельно с измерениями потенциала влаги на участке мониторинга не реже двух раз в год производится отбор почвенных проб в скважинах, и влажность почвы определяется весовым методом. В указанном выше диапазоне рW датчики Watermark отличаются друг от друга по коэффициентам калибровочной зависимости, что указывает на необходимость использования индивидуальных калибровок. Кроме того, с течением времени показания одних и тех же датчиков, измеренные в одинаковых условиях, начинают отличаться друг от друга на 15% и более. Это подтверждает необходимость проведения повторных калибровок.

С целью получения данных для повторных калибровок без извлечения датчиков на мониторинговом участке эпизодически проводятся определения влажности почвы в скважинах весовым методом. Для каждой пары соседних по времени замеров W и рW строятся линейные зависимости, а для вычисления влажности по измеренным потенциалам почвенной влаги используются соответствующие индивидуальные регулярно обновляемые коэффициенты линейного уравнения.

Для оценки корректности данных определена достоверность различия между единовременными замерами в скважинах в удаленных частях участка с одной стороны и замерами, выполненными в разное время в соседних скважинах с одинаковыми условиями, с другой стороны. С этой целью использовали t-критерий, который показал, что вероятность сходства единовременных замеров в разных скважинах составляет 0.79. Этот же показатель при сравнении двух замеров влажности в разные сроки имеет околонулевую величину ($1.4 \cdot 10^{-6}$). Таким образом, достоверность временных изменений потенциала влаги и влажности почвы, которые наблюдаются на зафиксированной точке, намного выше достоверности изменений, обусловленных пространственной неоднородностью.

В практике мониторинга текущие значения потенциала влаги и влажности, определяемой в образцах из скважин, а также обновляемые коэффициенты калибровочных уравнений вносятся в единую базу данных.

Полученные данные подтверждают необходимость регулярного изменения индивидуальных калибровочных коэффициентов при определении влажности почвы в ходе мониторинга по замерам потенциала почвенной влаги датчиками Watermark. Предлагаемая методика калибровки позволяет эксплуатировать датчики Watermark в неизвлекаемом режиме и получать многолетние ряды данных мониторинга, свободные от погрешностей, связанных со старением датчиков вплоть до критического снижения их чувствительности.

Работа выполнена по программе Государственного задания 122040500038

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СИБИРИ С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММЫ MAXENT

Парфенова Е.И., Чебакова Н.М.

Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
lyeti@ksc.krasn.ru

Аннотация: Для пяти основных лесобразующих хвойных видов Сибири с помощью программы MaxEnt были определены климатические ниши. Источником данных по локализации видов послужила оцифрованная карта "Леса СССР" (1990). Параметры климатических ниш были использованы для построения прогнозных ареалов видов для условий будущего климата середины текущего века по модели общей циркуляции INM-CM5-0 и сценариям CMIP6.

Эдификаторами лесных сообществ являются основные лесобразующие породы, характерные для каждого зоно- или оробитома. Климатические и географические ареалы основных лесобразующих пород могут перекрываться. Для их определения в климатическом гиперпространстве применяется понятие экологической ниши и методы ее моделирования. Наиболее распространенные из них: конвертная модель (Booth et al., 2014) и программа MaxEnt (Elith et al., 2011). Данные для определения климатических ареалов видов по конвертной модели были получены нами из баз данных, составленных на основе лесоустроительных описаний выделов, дополненных расчетными климатическими параметрами их местообитаний (Tshebakova et al., 2016).

Также для определения потенциальных местообитаний основных лесобразующих хвойных видов Сибири (эдификаторов): кедра сибирского (*Pinus sibirica*), пихты сибирской (*Abies sibirica*), ели сибирской (*P. obovata*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) нами, кроме конвертной модели, была применена программа MaxEnt, получившая в последнее десятилетие большое распространение для решения подобных задач (Власенко и др., 2021; Исаев и др., 2019; и т.д.). В качестве климатических слоев были использованы три климатических индекса, представляющих ортогональные и прямодействующие факторы (тепло; холод; условия увлажнения). Источником координат местообитаний лесобразующих видов послужила оцифрованная карта «Леса СССР» (1990). Полигоны каждой породы были растеризованы и переведены в требуемый программой MaxEnt *.csv-файл.

Статистические показатели выходных ареалов MaxEnt демонстрируют хорошее качество полученных моделей для всех пород кроме лиственниц. Возможная причина этого кроется в том, что на карте "Леса СССР" обе лиственницы Сибири – сибирская и даурская показаны одним обозначением, притом, что их экология кардинально различается: только лиственница даурская может произрастать на вечной мерзлоте.

Слои будущего климата и ареалы видов к 2050-м гг. были построены по данным модели общей циркуляции атмосферы и океана (МОЦАО) INM-CM5-0 Института вычислительной математики РАН (Володин, 2022), единственной российской МОЦАО, вошедшей в базу данных CMIP6. Были использованы два крайних сценария: ssp126 (мягкий, предполагающий переход на зеленую энергетику) и ssp585 (жесткий, предполагающий использование ископаемого топлива).

На рисунке 1 приведены ареалы хвойных видов с исходной карты "Леса СССР" и ареалы, полученные по программе MaxEnt для условий базового и будущего климата.

При сравнении распределения ареалов видов, полученных методом конвертной модели и по программе MaxEnt можно заметить их существенные различия. Этот факт объясняется следующими причинами. На Карте «Леса ССР» показано однозначное присутствие породы в пикселе, связанное с ее преобладанием, т.е. оптимумом

существования. Конвертная модель показывает потенциально возможное существование породы в данном местообитании.

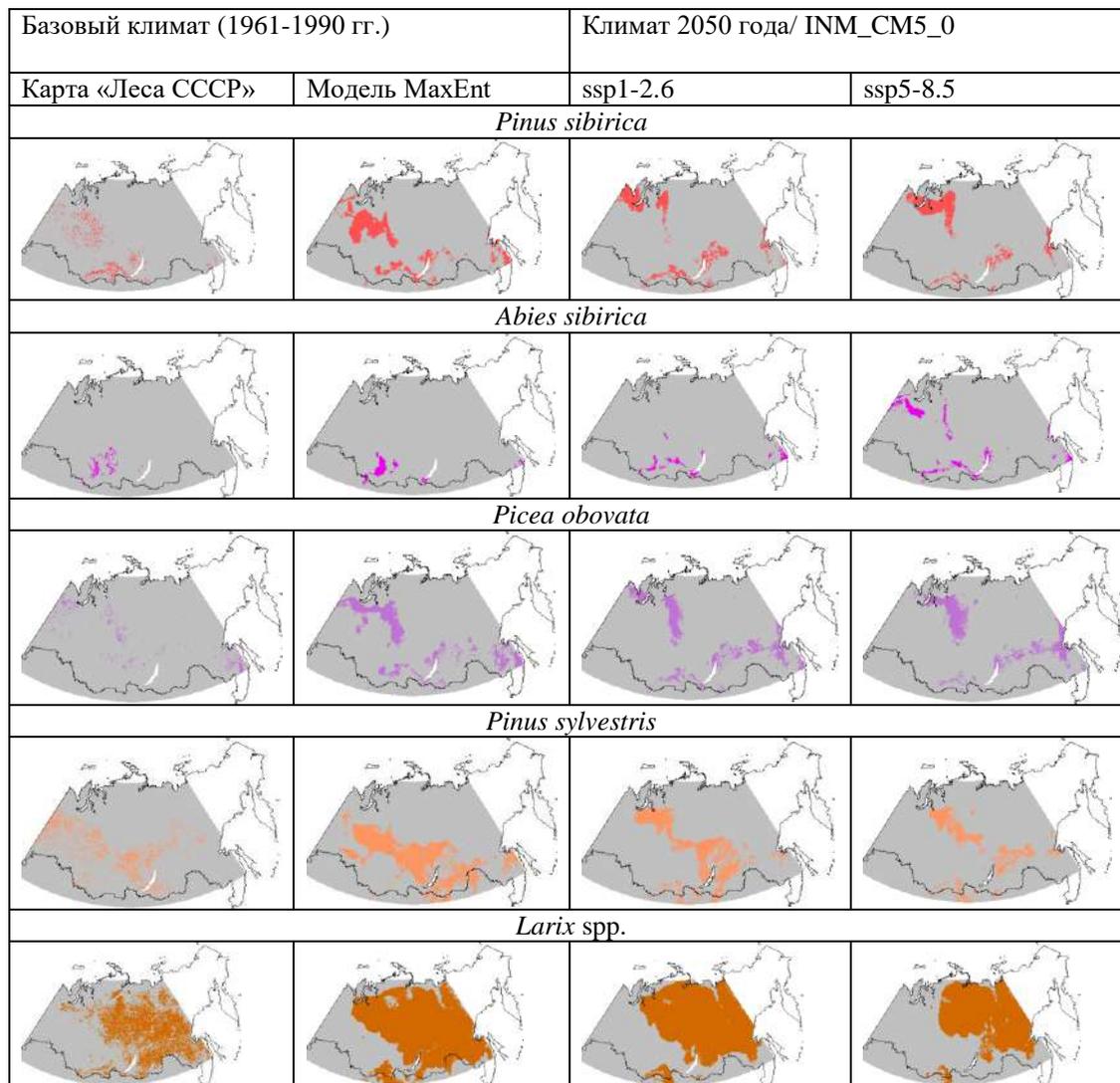


Рисунок 1. Ареалы основных лесообразующих хвойных видов Сибири

ЛИТЕРАТУРА

- Власенко В.А., Турмунх Д., Назын Ч.Д., Власенко А.В. Моделирование ниши и особенности распространения копробионтных грибов в Азии на примере *Suathus stercoreus* // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 3. С. 41–46. DOI: 10.17816/sn2021103105;
- Володин Е.М. Вероятные изменения климата в XXI веке на территории России по данным модели климата INM-CM5-0 // Метеорология и гидрология, 2022. №5, с. 5-13;
- Исаев А.П., Борисов Б.З., Никифорова Е.Н. Биоклиматическое моделирование ареала сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики, 2019, Т. 24, № 3, с. 121-133; DOI 10.31242/2618-9712-2019-24-3-11;
- Booth T.H., Nix H.A., Busby J.R. and Hutchinson M.F. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies // Diversity and Distributions, (Diversity Distrib.), 2014, 20, pp.1–9; doi: 10.1111/ddi.12144;
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E. & Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Diversity and Distributions, 2011, 17, pp. 43–57;
- Tchebakova N.M., Parfenova E.I., Korets M.A., Conard S.G. 2016. Potential change in forest types and stand heights in central Siberia in a warming climate // Environmental Research Letters, 11 (2016) 03501 2016; doi:10.1088/1748-9326/11/3/035016;

АНСАМБЛЕВЫЕ МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИНВАЗИОННЫХ ОКОЛОВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РОССИИ

Петросян В.Г.¹, Осипов Ф.А.¹, Варшавский А.А.¹, Дергунова Н.Н.¹, Хляп Л.А.¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

vgpetrosyan@gmail.com

osipov_feodor@mail.ru

warsh@yandex.ru

ndergunova@gmail.com

khlyap@mail.ru

Аннотация. Представлены карты, построенные на основе ансамблевых моделей распространения трёх инвазионных околотоводных видов млекопитающих (канадский бобр, ондатра, американская норка) в условиях текущего климата и альтернативных моделях при различных сценариях глобального изменения климата до 2100 г. в России. Выявлены закономерности формирования ареала инвазионных млекопитающих и предсказаны регионы, подходящие для их дальнейшего расселения.

1. Введение

Во всем мире в последние годы наблюдается интенсификация исследований в области изменения климата и биологических инвазий. Глобальный мета-анализ изменений границ ареалов 1700 видов из разных таксонов в Северном полушарии показал, что умеренное повышение температуры на 0.74 °C в XX веке приводило к северному смещению ареалов на 6.1 км за десятилетие [Parmesan, Yohe, 2003]. Следовательно, значительное повышение температуры, которое прогнозируется в XXI веке, может привести к еще более значительным сдвигам ареалов видов на север. В настоящее время учеными и политиками для интерпретации прошлых и будущих изменений климата, а также для определения соответствующих мер реагирования на опасные последствия изменения климата используются глобальные климатические модели 40 (GCM) из 6-й фазы международного проекта CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project - phase 6). Однако эти модели характеризуются значительной неопределенностью в терминах метрики равновесной климатической чувствительности (ECS). ECS является важнейшим климатическим параметром, по которому сравниваются GCM CMIP6. По этой причине в нашем исследовании мы использовали все модели GCM, разделенные на три группы: низкие (Lsens ESC от 1.80 до 3.00 °C), умеренные (Msens ESC от 3.01 до 4.50 °C) и высокочувствительные (Hsens ESC от 4.51 до 6.00 °C) модели, для прогноза изменения ареала видов в XXI веке. Цель исследования – на основе ансамблевого подхода изучить современное потенциальное распространение инвазионных видов в России, и предсказать регионы, подходящие для дальнейшего расселения околотоводных видов млекопитающих (*Castor canadensis*, *Ondatra zibethicus*, *Neogale vison*) в условиях глобального изменения климата.

2. Материалы и методика исследований

Для построения ансамблевых моделей используется комплексный подход, который состоит из восьми этапов: (1) создание наборов данных локалитетов (точек находок (ТН)) вида и предикторных переменных в условиях текущего климата; (2) уменьшение автокоррелированности ТН и разреживание предикторных переменных; (3) определение оптимальных параметров индивидуальных моделей (GLM, GAM, GBM; RF, FDA, ANN, MaxEnt); (4) построение индивидуальных моделей (iSDM) с оценкой их качества; (5) построение результирующих ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида в условиях текущего климата; (6) создание растровых слоев биоклиматических переменных для глобальных моделей (GCM) и четырех сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-

8.5) изменения климата; (7) построение ансамблевых (eSDM) моделей распространения вида для различных моделей (GCM) и сценариев изменения климата; (8) оценка динамики ареала при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата. Описание всех этапов достаточно подробно представлено в работах [Хляп и др. 2023; Petrosyan et al., 2023]. Для оценки влияния глобальных изменений климата на динамику ареала околородных млекопитающих нами был проведен анализ GCM CMIP6 для четырёх сценариев изменения климата SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 (SSPx-y) [Petrosyan et al., 2023]. Для выбранных трех групп GCM и 4 сценариев (SSPx-y) были созданы растровые слои в формате *.gtif, включающие биоклиматические переменные Bioclim (Bio01-Bio19). Все слои представлены с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) для периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет, то есть 2021-2040, 2041-2060, 2061-2080, 2081-2100 гг. Растровые слои предикторных переменных были получены с помощью созданного R-скрипта в среде RStudio v. 1.4.1106. Описание всех моделей GCM и сценариев изменения климата представлено в работе [Petrosyan et al., 2023]. Оценка динамики ареалов производилась для каждого конкретного периода времени на основе сравнения бинарной eSDM в условиях текущего климата (1970-2000 г.) с бинарной eSDM, полученной для конкретного периода (2021-2040, ..., 2081-2100 гг.) с использованием трёх индексов – приобретения (Gain), потери (Loss), изменения (Change). Построение моделей iSDM и eSDM проведено с использованием базовых и дополнительных R-пакетов в R v.3.6.2. Визуализация eSDM проводилась в среде ArcGIS Desktop 10.8.1.

3. Результаты и обсуждение

Построенные прогнозные карты ареалов инвазионных млекопитающих в условиях текущего и глобального изменения климата показывают высокую пригодность для их обитания обширных территорий как в европейской, так и в азиатской частях России до конца XXI века. Ареалы всех исследованных видов по мере потепления климата расширялись. В отличие от общеизвестных закономерностей сдвига ареала видов на север в Северном полушарии, которые широко обсуждаются в мировой литературе, впервые для околородных млекопитающих показано, что в Северной Евразии основной сдвиг видовых ареалов происходит в северо-восточном направлении. По литературным данным потепление в XX веке на 0.74 °C приводило к смещению видовых ареалов на север со скоростью 6.1 км за десятилетие [Parmesan, Yohe, 2003]. Наши модели показывают, что потепление в XXI веке на 2°C приведет к увеличению площади пригодных территорий для *C. canadensis*, *O. zibethicus* и *N. vison* на 121, 124 и 106 %, а сдвиг центроидов их ареалов на север будет происходить со скоростью 84, 39 и 32 км за десятилетие, соответственно. Наш опыт показал, что наилучшим подходом построения пространственного распространения видов является ансамблевое моделирование, но только в том случае, если eSDM построены на основе индивидуальных моделей (iSDM) с оптимальными их параметрами. Модели eSDM, построенные на основе iSDM с параметрами по умолчанию в среде Bilomod2, показывают не лучшие результаты, по сравнению с наилучшими iSDM (MaxEnt, RF).

Исследования поддержаны грантом Российского научного Фонда № 21-14-00123.

Литература

- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А., Петросян В.Г. Самые опасные инвазионные околородные млекопитающие России: ансамблевые модели пространственного распространения // Российский журнал биологических инвазий, 2023, № 2. С. 238–271.
- Parmesan, C.; Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // Nature, 2003, 421, P. 37–42.
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // Biology 2023, 12, 1034. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>

ДЕТЕКЦИЯ ДЕРЕВЬЕВ В ЗАРАСТАНИЯХ ПО ЗИМНИМ АЭРОФОТОСНИМКАМ С ПОМОЩЬЮ НЕЙРОСЕТИ YOLOv4

Портнов А.М.¹, Шубин А.С.¹, Фролова Г.Г.¹

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Пущинский научный центр биологических исследований РАН», Пущино, Россия*

alekseyporntnow@gmail.com

Аннотация: На одном и том же датасете, состоящем из вручную размеченных аэрофотоснимков зимних берёзовых зарастаний были обучены 5 нейросетей на основе архитектур YOLOv4 и YOLOv5. Наилучшие результаты показала нейросеть на основе YOLOv4, в которую были добавлены блоки пред- и постобработки данных.

1. ВВЕДЕНИЕ

Детекция отдельных деревьев с целью идентификации их расположения и/или ключевых характеристик является перспективным подходом в оценке запасов углерода (Fujimoto et al., 2019). Традиционно для этого использовались наземные методы, но они сопряжены с логистическими трудностями (Li et al., 2023). В качестве альтернативы активно применяются дистанционные методы, в т.ч. дистанционное зондирование с помощью БПЛА (Neuville et al., 2021).

Для обработки снимков могут использоваться подходы, основанные на плотных облаках точек; алгоритмы, основанные на обработке изображений (алгоритм водораздела, сопоставление шаблонов); алгоритмы на основе машинного обучения (алгоритм K-means, метод опорных векторов, деревья решений, метод случайного леса) и алгоритмы на основе глубокого обучения (свёрточные нейронные сети). В ряде работ показано, что применение свёрточных нейронных сетей для решения задачи детекции деревьев даёт наилучшие результаты (Li et al., 2019; Sun et al., 2022).

YOLO – это популярная модель глубокого обучения для детекции объектов, состоящая из одной свёрточной нейронной сети, интегрированной с извлечением признаков, предсказанием bounding box'ов, алгоритмом non-max supression и контекстным рассуждением (Redmon et al., 2016), существующая на данный момент уже в ряде версий. YOLOv4 при испытаниях на датасете MS-COCO превзошла такие модели, как SSD513, FPN + Faster RCNN и RetinaNet-101-800, как по метрике mAP 0.5, так и по скорости выполнения (Bochkovskiy et al., 2020). YOLOv5 сохранила высокую эффективность четвёртой версии, при этом прибавив в скорости и уменьшив потребление памяти (Nelson and Solawetz, 2020).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные были получены на залежном опытном поле в окрестностях Пущино, зарастающем преимущественно молодыми берёзами. Съёмки проводились в январе и марте 2023 года с помощью квадрокоптеров DJI Phantom IV Pro и DJI Mavic 2, на площади 18×200 м, с высоты 40 м.

Подготовка датасета заключалась в ручной обработке массива фотографий молодых зарастаний, отобранных после аэрофотосъёмки. В ходе обработки на снимках выделялись местоположения всех деревьев путём обозначения ограничивающих их прямоугольников (bounding boxes). Нами было отобрано и подготовлено 102 снимка, которые были разделены на обучающую (n=92) и валидационную (n=10) выборки.

В ходе исследования мы пришли к выводу, что mAP является не идеальной метрикой для определения эффективности нейросетей, детектирующих деревья, а также, что YOLOv5 превосходит YOLOv4, а YOLOv4 с внесёнными нами изменениями является наилучшей.

Даже с учётом вышесказанного, значения метрик, достигнутые базовыми нейросетями, выглядят чрезвычайно низкими. Это можно объяснить небольшим размером датасета, который мы использовали. Таким образом, мы можем заключить, что предлагаемые нами методы пред- и постобработки данных могут повысить эффективность нейросетей, обучаемых на датасетах небольшого размера.

5. ВЫВОДЫ

Мы пришли к выводу, что дополнительная пред- и постобработка данных может улучшить результаты распознавания деревьев нейросетями, обученными на малых датасетах, а также, что метрика mAP 0.5 не является оптимальной для данной задачи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ПНЦБИ РАН (регистрационный № 122111000095-8)

ЛИТЕРАТУРА

- Bochkovskiy A., Wang C. Y., Liao H. Y. M. Yolov4: Optimal speed and accuracy of object detection // arXiv preprint arXiv:2004.10934. – 2020. <https://arxiv.org/abs/2004.10934>
- Fujimoto A., Haga C., Matsui T., Machimura T., Hayashi K., Sugita S., Takagi H. An End to End Process Development for UAV-SfM Based Forest Monitoring: Individual Tree Detection, Species Classification and Carbon Dynamics Simulation // Forests. 2019. V. 10, № 680. <https://doi.org/10.3390/f10080680>
- Li H., Chen L., Yao Z., Li N., Long L., Zhang X. Intelligent Identification of Pine Wilt Disease Infected Individual Trees Using UAV-Based Hyperspectral Imagery // Remote Sensing. 2023. V. 15, № 3295. <https://doi.org/10.3390/rs15133295>
- Li W., Dong R., Fu H., Yu L. Large-Scale Oil Palm Tree Detection from High-Resolution Satellite Images Using Two-Stage Convolutional Neural Networks // Remote Sensing. 2019. V. 11, №11. <https://doi.org/10.3390/rs11010011>
- Nelson J., Solawetz J. YOLOv5 is Here: State-of-the-Art Object Detection in 140 FPS // RoboflowBlog. 2020. URL: <https://blog.roboflow.com/yolov5-is-here/> (дата обращения 15.08.2023)
- Neuville R., Bates J.S., Jonard F. Estimating Forest Structure from UAV-Mounted LiDAR Point Cloud Using Machine Learning // Remote Sensing. 2021. V. 13, № 352. <https://doi.org/10.3390/rs13030352>
- Redmon J., Divvala S., Girshick R., Farhadi A. You only look once: Unified, real-time object detection // Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition. 2016. P. 779-788. doi: 10.1109/CVPR.2016.91.
- Sun C., Huang C., Zhang H., Chen B., An F., Wang L., Yun T. Individual tree crown segmentation and crown width extraction from a heightmap derived from aerial laser scanning data using a deep learning framework // Frontiers in plant science. 2022. V. 13, 914974. doi:10.3389/fpls.2022.914974

МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОГЕННОГО КРУГОВОРОТА УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ С УЧЕТОМ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И НЕОДНОРОДНОСТИ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ

Припутина И.В.¹, Фролов П.В.¹, Шанин В.Н.^{1,2,3}, Быховец С.С.¹

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия

priputina@pbcras.ru; frolov@pbcras.ru; bykhovets@pbcras.ru

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

³Институт математических проблем биологии РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия

shaninvn@gmail.com

Аннотация: Представлены результаты имитационного моделирования биогенного круговорота углерода в лесных экосистемах с использованием системы моделей EFIMOD3, которая позволяет воспроизводить пространственно-видовую структуру растительных сообществ и неоднородность почвенных условий. Модельные оценки отражают влияние пространственных различий в составе опада и гидротермических условий под пологом древостоя на вариабельность пулов и потоков углерода в лесных почвах.

1. ВВЕДЕНИЕ

Имитационное моделирование динамики биологических систем со сложной внутренней структурой, начатое работами А.С. Комарова и О.Г. Чертова (Чертов и др., 2019; Chertov et al., 2003; Komarov et al., 2003), нашло свое развитие в системе моделей EFIMOD3 (Шанин и др., 2022). Новая версия включает в себя следующие блоки: подмодель начальной инициализации микрорельефа, подмодель начального размещения деревьев, подмодели конкуренции за ФАР и доступный растениям азот почвы, подмодель продукции биомассы деревьев и ее распределения по органам, подмодель пространственного распределения напочвенного и внутрипочвенного растительного опада и стволового опада, подмодель динамики органического вещества почвы, подмодель гидротермических условий в почве, и подмодель динамики травяно-кустарничкового яруса.

Пилотное тестирование EFIMOD3 выполнено на примере участка сосново-широколиственного леса в Приокско-Террасном государственном природном биосферном заповеднике, для которого имеется многолетний ряд еженедельных полевых измерений почвенного дыхания (интенсивности суммарного потока C-CO₂ с поверхности почвы) (Kurganova et al., 2022), данные которого были использованы для валидации системы моделей.

2. МЕТОДЫ

Система моделей EFIMOD3, реализованная на языке статистического программирования R v. 4.1.3, функционирует с годичным шагом, внутренний шаг отдельных подмоделей или отдельных процедур может быть более дробным (месячным или суточным). Вычислительные эксперименты выполняются на квадратной имитационной площадке в виде решетки, которая разделена на квадратные ячейки, размер которых может быть произвольным (в данной работе размер имитационной площадки 25×25 м, размер ячеек 0.5×0.5 м).

Вычисления проведены для климатических условий Южного Подмосковья в 1991–2021 гг., с суточным шагом, для каждой ячейки, с учетом положения деревьев и видов напочвенного покрова в пространстве имитационной площадки. Сгенерированная в EFIMOD3 пространственно-видовая структура древостоя соответствует формуле и таксационным характеристикам реального лесного участка (4С3Лп2Ос1Б ед. Д, относительная полнота 0.7–0.8). Видовая структура напочвенного покрова сгенерирована по данным геоботанических

описаний. Количество всех фракций опадов древесного яруса и напочвенного покрова рассчитывали в рамках соответствующих блоков EFIMOD3 с учетом видоспецифичного содержания С и N. Начальные запасы $C_{орг}$ в лесной подстилке и органоминеральной части почвенного профиля приняли одинаковыми для всех ячеек имитационной решетки – 0.646 кг/м^2 в подстилке и 2.135 кг/м^2 в органоминеральной части профиля; соответствующие им значения C:N равны 25 и 9.3.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты вычислительного эксперимента адекватно отражают формирование пространственной неоднородности распределения запасов органического вещества в лесных почвах, связанное с различиями в поступлении количества растительного опада, его качественным фракционным составом и особенностями гидротермических условий под пологом леса в разные сроки вегетации. В качестве примера, на рисунке приведены результаты расчетов почвенных запасов $C_{орг}$ для конца вегетационного сезона 2018 г. Согласно полученным данным, в пределах рассматриваемого участка возможно 3-4-кратное варьирование углеродного пула почв – от 2 до $6-8 \text{ кг/м}^2$ в пересчете на $C_{орг}$.

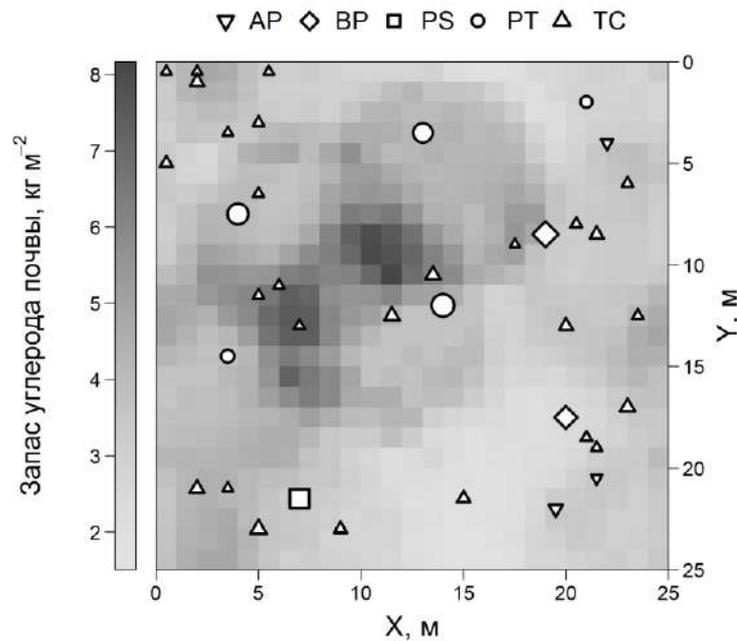


Рисунок – Варьирование почвенных запасов $C_{орг}$ в пределах имитационного участка для условий ноября 2018 г. (расположение деревьев показано условными знаками: AP – *Acer platanoides*, BP – *Betula* spp., PS – *Pinus sylvestris*, PT – *Populus tremula*, TC – *Tilia cordata*; размер знаков пропорционален диаметру деревьев; результаты вычислений представлены с пространственным разрешением $1 \times 1 \text{ м}$)

Сравнение результатов моделирования сезонной динамики интенсивности почвенного дыхания (суммы корневого и гетеротрофного потоков $C-CO_2$) на уровне средних значений для имитационной площадки с данными полевых измерений показало их хорошее соответствие ($R^2 = 0.84$, $s = 1.06$, $p < 0.0001$).

Исследования выполнялись в рамках реализации ВИПГЗ «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках

климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

ЛИТЕРАТУРА

- Чертов О.Г., Грабарник П.Я., Шанин В.Н., Быховец С.С., Петропавловский Б.С., Припутина И.В., Фролов П.В., Зубкова Е.В. Динамические модели наземных экосистем для количественной оценки продуктивности растительности // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 2. С. 151–169.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020031>
- Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В., Чертов О.Г., Быховец С.С., Зубкова Е.В., Портнов А.М., Фролова Г.Г., Стаменов М.Н., Грабарник П.Я. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. Статья № 112. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-112>
- Chertov O., Komarov A., Kolström M., Pitkänen S., Strandman H., Zudin S., Kellomäki S. Modelling the long-term dynamics of populations and communities of trees in boreal forests based on competition on light and nitrogen. – For. Ecol. Manag. 2003. 176(1): 355–369. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00284-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00284-0)
- Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova. EFIMOD 2 – A model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecol. Model. 2003. 170(2–3): 373–392.
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature sensitivity of soil respiration in two temperate forest ecosystems: The synthesis of a 24-year continuous observation // Forests. 2022. V. 13. 1374.

РАСЧЁТ ПАРАМЕТРОВ ПОРЯДКА И ДИНАМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ СОСТОЯНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОСНОВЕ СЕРИИ МДДЗ.

Пузаченко М.Ю.¹, Байбар А.С.^{1,2}

¹*Институт географии РАН, Москва, РФ*

m.yu.puzachenko@igras.ru

²*Национальный исследовательский университет "Высшая школа экономики", Москва, РФ*
baybaranastasia@yandex.ru

Аннотация: Исследована структура отражения для различных квазиустойчивых состояний растительного покрова на основе последовательного обобщения МДДЗ Landsat 4-9 за весь период измерений методом главных компонент для ЦЛГПБЗ и прилегающих территорий. Для каждого из них рассчитаны параметры порядка и динамические параметры, описывающие структуру отражения и его динамику.

1. ВВЕДЕНИЕ

Использован методический подход опирающийся на представление о ландшафте, как о сложной динамической системе (Пузаченко, 2010), смена состояний которой, есть положение ее элементов в пространстве признаков в момент времени. МДДЗ даёт набор признаков, отражающих процессы преобразования солнечной энергии, в первую очередь, растительным покровом. Набор измерений состояний во времени, даёт траекторию как отдельных элементов системы, так и всей системы в целом. В качестве теоретико-методологического основания для исследования рассматривается синергетика вводящее представление о параметрах порядка (ПП) системы – небольшом числе независимых переменных, определяющих всё наблюдаемое разнообразие состояний функциональных переменных системы (Хакен, 1980, 2001), что, фактически, тождественно представлению об инварианте геосистемы (Сочава, 1961) как о некоторой пространственной структуре неизменной на определенном временном интервале. В сообщении демонстрируется выделение ПП для различных квазиустойчивых состояний растительного покрова на фоне динамических изменений на основе серии измерений отраженной солнечной радиации съемочными системами спутников Landsat для территории Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы все безоблачные и малооблачные сцены Landsat 4-9 (1986-2022 гг., 34 сцены) для ЦЛГПБЗ и его окрестностей площадью 139 200 га. Дальний(ие) инфракрасные канал(ы) были исключены из анализа, так как многие снимки имеют артефакты их съемки в виде полос, что исключает возможность их совместного анализа с остальными каналами.

Выделение состояний растительного покрова проведено на основе общих ПП (общих инвариантов отражения) рассчитанных для всей территории (Байбар, Пузаченко и др., 2023) с помощью их совместной дихотомической классификации с определением среднегеометрического центра тяжести классов по метрике Евклида. Качество разделения полученных классов оценивалось с помощью пошагового дискриминантного анализа от главных компонент снимков (Байбар, Пузаченко и др., 2023) за все сроки наблюдений.

Выделение ПП и динамических параметров (ДП) проводится для каждого из выделенных состояний растительного покрова на основе главных компонент снимков. Компоненты снимков за все сроки обобщаются методом главных компонент согласно их связи с исходными каналами. В дальнейшем анализе остаются переменные, которые имеют высокие коэффициенты корреляции (КК) с большинством сроков съемки, либо высокие КК с отдельными сезонами при доле описания варьирования больше 1 (частные ПП), а также те,

что имеют линейную или квадратичную связь с компонентами снимков от сроков съемки (частные ДП). Далее частные ПП и ДП обобщаются методом главных компонент с выделением общих ПП и ДП.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе 3-его уровня классификации выделены 6 основных классов состояний растительного покрова (таблица): 1) еловые леса - 35.9% от площади, 2) смешанные леса (мелколиственно-хвойные и хвойно-мелколиственные часто с примесью широколиственных пород) – 39.9%, 3) мелколиственные и широколиственно-мелколиственные леса – 8.8%, 4) верховые болота – 5.9%, 5) залежи и поймы (древесно-кустарниково-луговая растительность) – 5.2%, 6) луга и селитебные земли – 4.3%. Качество дискриминации полученных классов от компонент снимков составило 72% при наихудшем для пятого (38%) и третьего (54%) классов.

Как было показано (Байбар, Пузаченко и др., 2023) для зимнего периода выделяется два независимых компонента снимков, общая яркость (ОЯ), интегрирующая все каналы съемки с наибольшими КК, и отражение в коротковолновых инфракрасных каналах (КИК). В начале вегетации возникает третий компонент - отражение в ближнем инфракрасном канале (БИК), вес которого достигает максимума в летний период. В результате, для каждого класса проводится расчёт частных ПП и ДП интегрирующих компоненты ОЯ, КИК и БИК, которые далее обобщаются с выделением общих ПП и ДП

Таблица – Результаты расчёта ПП и ДП для классов растительного покрова ("_" - отрицательная связь)

Класс растительности	Кол-во и нагрузка на частные ПП	Кол-во и нагрузка на частные ДП	Общие ПП и нагрузка	Общие ДП и нагрузка
1	2 ОЯ 50%, 2 БИК 50%, 2 КИК 25%	2 ОЯ 20%, 2 БИК 14%, КИК 11%	КИК зима и БИК лето 30%, КИК сентябрь_лето и БИК апрель-сентябрь 22%	КИК_ОЯ линейный тренд 35%, БИК линейный тренд_ОЯ квадратичный тренд 29%
2	2 ОЯ 48%, 3 БИК 53%, 2 КИК 30%	2 ОЯ 18%, 2 БИК 9%, КИК 8%	БИК лето и КИК зима 32%, КИК апрель-сентябрь_ОЯ апрель 29%	КИК и БИК линейный тренд 39%, БИК линейный тренд_ОЯ квадратичный тренд 34%
3	2 ОЯ 65%, 3 БИК 43%, 4 КИК 40%	2 ОЯ 12%, 4 БИК 9%	ОЯ год и КИК апрель 26%, КИК зима 20%, КИК сентябрь 17%, КИК лето и БИК год 14%	БИК_ОЯ линейный тренд 38%
4	2 ОЯ 67%, 2 БИК 47%, 2 КИК 43%	ОЯ 7%, БИК 10%, КИК 6%	ОЯ год 43%, ОЯ апрель 28%	БИК линейный тренд 47%
5	2 ОЯ 64%, 3 БИК 40%, 2 КИК 25%	2 ОЯ 15%, 2 БИК 8%, КИК 7%	ОЯ год 30%, БИК и КИК год 21%, ОЯ апрель 17%	ОЯ_КИК линейный тренд 40%, ОЯ квадратичный тренд_БИК линейный тренд 28%
6	ОЯ 43%, 2 БИК	ОЯ 8%, БИК	БИК и ОЯ год 33%,	ОЯ_БИК линейный

	26%, 3 КИК 28%	9%	КИК зима 25%, КИК и БИК апрель 23%	тренд 71%
--	-------------------	----	---------------------------------------	-----------

4. ВЫВОДЫ

Проведенное исследование показало различия как в количестве, так и в семантике общих ПП и ДП для различных состояний растительного покрова. Наиболее простая организация у верховых болот, наиболее сложная у залежей и мелколиственных лесов. Для всех состояний отмечается наличие линейного тренда БИК в общих ДП.

Работа выполнена по теме № FMGE-2019-0007 Госзадания Института географии РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Байбар А.С., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н. Ландшафтные инварианты - параметры порядка динамической системы // Изв. РАН. Сер. геогр. 2023. № 3. С.370-390.
- Пузаченко Ю. Г. Инварианты динамической геосистемы //Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. №. 5. С. 6-16.
- Сочава В. Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Вопросы классификации растительности. Свердловск: Уральский филиал АН СССР, 1961. С. 5-22.
- Хакен Г. Синергетика. М. Изд-во МИР, 1980. 405 с.
- Хакен Г. Принципы работы голоногого мозга: Синергетический подход к активности мозга, поведению и когнитивной деятельности// М: Изд. Пер СЕ. 2001. 351 с.

НОВЫЙ МЕТОД ЩАДЯЩЕГО ИЗУЧЕНИЯ РЕАКЦИИ ПТИЦ НА БЕСПОКОЙСТВО

Романов М.С.¹, Мастеров В.Б.²

¹Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В.Келдыша РАН, Пущино, Россия

michael_romanov@inbox.ru

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

haliaeetus@yandex.ru

Аннотация: Предложен новый, щадящий метод исследования реакции птиц на беспокойство. Вместо обязательного вспугивания особей регистрируется их реакция (слетели или нет). Итоговая таблица, таким образом, содержит цензурированные данные, по которым строятся эмпирические кривые и рассчитываются радиусы буферных зон.

Одним из основных методов для защиты местообитаний птиц является организация буферных зон, или зон покоя, чей размер должен быть достаточным, чтобы не беспокоить большую часть популяции. Для расчёта этих размеров требуются количественные оценки реакции птиц на беспокойство; одним из характерных показателей является дистанция вспугивания (flush distance, flight initiation distance, response distance) (Glover et al., 2011).

Оценка дистанции вспугивания происходит прямым методом: наблюдатель приближается к птицам до тех пор, пока потревоженная птица не взлетает и фиксирует минимальное расстояние, на которое ему удалось приблизиться (Goodship, Furness, 2022). Однако данный подход сам по себе оказывает беспокоящее воздействие на популяцию. Кроме того, иногда вспугнуть птицу всё же не удастся; такие данные называются цензурированными (Leung, Elashoff, 1997) и при стандартном подходе исключаются из выборки.

На наш взгляд, цензурированные данные также несут ценную информацию, которую можно и нужно использовать. В работе предложен щадящий метод исследования реакции птиц на беспокойство, для применения которого не требуется обязательное вспугивание птиц; более того, его можно реализовывать параллельно ходу других видов работ в местах обитания птиц, не создавая дополнительного беспокойства.

В 2004–2021 гг. проводили мониторинг популяции белоплечего орлана на о. Сахалин, учитывая, помимо прочего, встречи особей орланов. При этом регистрировали расстояние до птицы, ряд параметров, описывающих условия наблюдения, и реакцию птицы (слетела или нет). Важно, что при этом мы не старались специально вспугивать птиц, и приближались к ним не более, чем того требовала текущая задача. В результате были собраны данные, часть которых была цензурирована как слева (птица не вспугнута), так и справа (птица появлялась перед наблюдателями уже будучи вспугнутой). По данным наблюдений построили эмпирические кривые, соответствующие зависимости доли слетевших особей от расстояния до источника беспокойства (напр., рис. 1).

На их основе рассчитаны радиусы буферных зон различных типов (для разных групп птиц, сезонов года, типов источников беспокойства). Для защиты 95% особей требуются буферные зоны радиусом от 210 м до 530 м, в зависимости от времени и места. Минимальный радиус буферных зон требуется в местах, где используются транспортные средства (210 м в случае движения на лодках и 300 м для автомобильных дорог), максимальный радиус (502–530 м) нужен на ранних стадиях гнездового периода и для скоплений орланов. Для взрослых особей нужна буферная зона радиусом 414 м, для молодых — 343 м. В целом для большинства случаев достаточно буферной зоны радиусом 400 м.

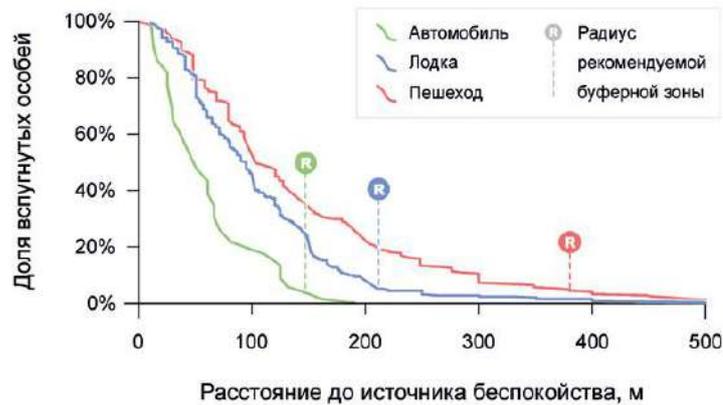


Рисунок 1 – Эмпирические кривые зависимости реакции орланов от расстояния до источников беспокойства и рекомендуемые радиусы буферных зон. Типы источников беспокойства: автомобиль (n = 39), моторная лодка (n = 335), пешеход (n = 218)

Основная информация, которую можно извлечь из эмпирических кривых, — это соотношение слетевших и не слетевших особей на каждой отдельно взятой дистанции до источника беспокойства. Разделение выборки на группы, соответствующие разным факторам, позволяет сравнить влияние разных факторов, но только на качественном уровне.

Между тем, по своей структуре исходные данные напоминают данные о выживаемости, для которых хорошо разработан математический аппарат и существует много различных моделей (Goel et al., 2010; Nelson, 1969; Cox, 1972). В пользу перспективности применения моделей выживаемости говорит их способность работы с двухсторонне (справа и слева) цензурированными данными.

В ходе реализации исследования мы планируем провести сравнение различных моделей выживаемости (метод Каплана-Мейера, процесс Нельсона-Аалена, регрессия Кокса и некоторых других) для изучения реакции птиц на беспокойство с целью выбора лучшей (которая точнее описывает эмпирические данные и чьи параметры можно интерпретировать с биологической точки зрения).

Предложенная методика щадящего изучения реакции птиц на беспокойство, при которой не требуется специально добиваться вспугивания птицы, является перспективной и может быть рекомендована к применению, особенно при работе с редкими и уязвимыми видами. Уже на уровне построения и анализа эмпирических кривых наш метод позволяет рассчитывать радиусы буферных зон, и мы надеемся, что применение моделей, разработанных для анализа выживаемости, откроет новые возможности в области параметризации эмпирических кривых и количественной оценки влияющих на них факторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Cox D. R. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. 1972. V. 34(2). P. 187–220.
- Glover H.K., Weston M.A., Maguire G.S., Miller K.K., Christie B. A. Towards ecologically meaningful and socially acceptable buffers: Response distances of shorebirds in Victoria, Australia, to human disturbance. 2011. *Landscape and Urban Planning*. V. 103. P. 326–334. doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.08.006.
- Goel M.K., Khanna P., Kishore J. Understanding survival analysis: Kaplan-Meier estimate. *International Journal of Ayurveda Research*. 2010. V. 1(4). P. 274–278. doi: 10.4103/0974-7788.76794.
- Goodship N.M., Furness R.W. Disturbance distances review: an updated literature review of disturbance distances of selected bird species. *NatureScot Research Report 1283*. 2022.
- Leung K.-M., Elashoff R.M. Afifi A.A. Censoring issues in survival analysis. *Annual Review of Public Health*. 1997. V. 18. P. 83–104. doi: 10.1146/annurev.publhealth.18.1.83.
- Nelson W. Hazard plotting for incomplete failure data. *Journal of Quality Technology*. 1969. V. 1. P. 27–52.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВАКЦИНАЦИИ ПРОТИВ SARS-COV-2 ДЛЯ БУДУЩЕЙ РАЗРАБОТКИ СТРАТЕГИЙ ВАКЦИНАЦИИ

Рузин И.М.¹, Рожнова Г.²

¹Институт Эволюционной Физиологии и Биохимии, Санкт-Петербург, Россия
igor.rouzine@iephb.ru

²Julius Center for Health Sciences and Primary Care, University Medical Center Utrecht, Utrecht University, Utrecht, The Netherlands
G.Rozhnova@umcutrecht.nl

Аннотация: Хотя массовая вакцинация оказалась весьма эффективной в снижении госпитализаций и смертей, она возможно ускоряет эволюцию SARS-CoV-2 в областях, связывающих антитела. Пользуясь сходством между оболочечными белками SARS-CoV-2, гриппа, и ВИЧ, мы обсудили последствия для эволюции и будущей стратегии вакцинации против SARS-CoV-2 в свете математических моделей, разработанных ранее для гриппа и ВИЧ.

Ускользящая мутация в эпитопе увеличивает вероятность передачи вируса следующему человеку на относительную величину (коэффициент селекции)

$$s = \frac{1}{a} f(R_0), \quad (1)$$

где функция f зависит от свойств перекрестного иммунитета и растет медленнее, чем линейная функция; R_0 - базовое число передачи в популяции без иммунитета, и $f(1) = 0$. Эти результаты, полученные для естественного иммунитета (Rouzine and Rozhnova 2018; Yan, et al. 2019; Marchi, et al. 2021), можно обобщить для иммунитета, индуцированного вакцинацией, следующим образом (Rouzine and Rozhnova 2023). Из-за иммунного ответа у вакцинированных лиц общее давление отбора, обозначаемое s_{tot} , увеличивается за счет дополнительного члена, обозначаемого s_{vac}

$$s_{tot} = s + s_{vac} \quad (2)$$

где s задано уравнением 1, а s_{vac} соответствует эффекту вакцинации, усредненному по времени. Поскольку частота замен V линейно пропорциональна давлению отбора (уравнение 1), он линейно увеличивается с s_{vac} .

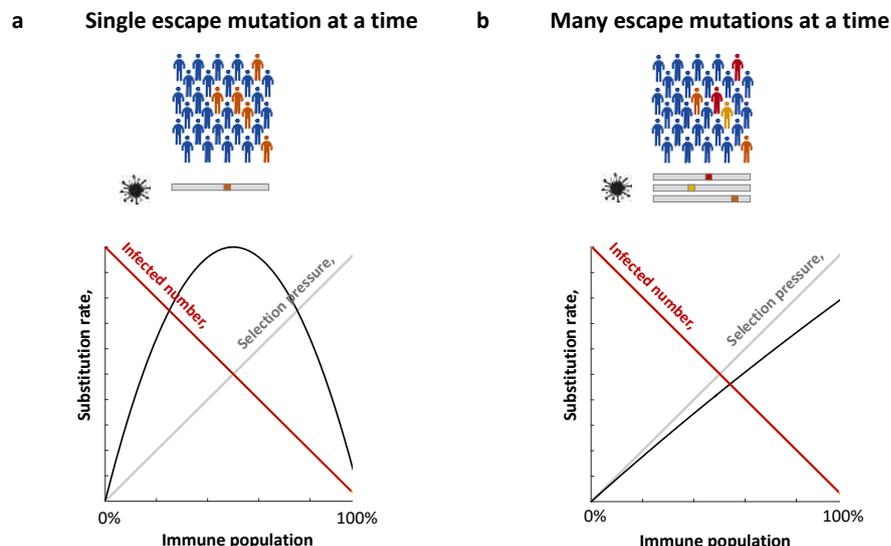


Рисунок 1 – Схема зависимости частоты замен от доли иммунного населения (Rouzine and Rozhnova 2023)

Иммунная популяция состоит из лиц, перенесших естественную инфекцию и прошедших вакцинацию. Используя математические модели, частоты замен в эпитопах на популяционном уровне, V , может быть выражена через s_{tot} , эффективное число инфицированных людей, N_{inf} , и частоту мутаций, U_b , определяемую как вероятность ускользающей мутации на одну передачу в эпитопах (Рисунок 1).

Сценарий А: При низкой частоте мутаций на популяцию на эпитоп на передачу, $N_{inf} U_b \ll 1$, запас иммунных ускользающих мутаций низкий. Как следствие, мутации и побега распространяются в популяции одна за другой. Частота замен в геноме на уровне популяции V (черная линия) пропорциональна давлению иммунного отбора в популяции s_{tot} (серая линия) и общему числу инфицированных особей, у которых могут появиться ускользающие мутанты N_{inf} (красная линия). Зависимость V от доли иммунного населения имеет максимум (черная линия).

Сценарий В: При высокой частоте мутаций $N_{inf} U_b \gg 1$ многие ускользающие мутации в разных положениях вирусного генома распространяются в популяции практически одновременно и конкурируют друг с другом за человека-хозяина. Скорость замещения V (черная линия) пропорциональна давлению отбора s_{tot} (серая линия) и слабо зависит от N_{inf} (красная линия), так что V монотонно увеличивается с увеличением доли иммунной популяции. На панелях (А, В), синие люди выздоровели. Оранжевые, желтые и красные люди заражены вариантами вируса с различными мутациями, ускользающими от иммунитета (геномы ниже). Эволюция сезонного гриппа и SARS-CoV-2 совместима со сценарием В, а не А.

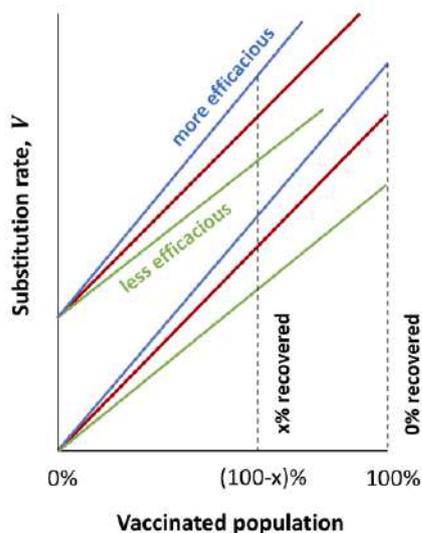


Рисунок 2 – Схема зависимости частоты замен от соотношения вакцинированного и выздоровевшего населения, а также от относительной эффективности вакцины по сравнению с естественным иммунным ответом (Rouzine and Rozhnova 2023)

Частота замен в эпитопах показана на рисунке 2 в присутствии (три верхние линии) и в отсутствие (три нижние линии) выздоровевших лиц по мере увеличения доли вакцинированного населения. Красные, зеленые и синие линии соответствуют эффективности вакцины в обеспечении защиты от инфекции, равной, более низкой или более высокой, чем естественный иммунный ответ. Предполагается отсутствие полностью восприимчивых (наивных) особей.

И.М.Р. работал в рамках государственного задания ФАНО России, тема АААА-А18-118012290142-9. Г.Р. получила поддержку фонда Евросоюза VERDI, проект 101045989, и фонда Португалии Fundação para a Ciência e a Tecnologia, проект 2022.01448.PTDC.

ЛИТЕРАТУРА

- Marchi J, Lassig M, Walczak AM, Mora T. Antigenic waves of virus-immune coevolution. // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2021. V. 118. P. e2103398118.
- Rouzine IM, Rozhnova G. Antigenic evolution of viruses in host populations. // *PLoS Pathog*. 2018. V. 14. P. e1007291.
- Rouzine IM, Rozhnova G. Evolutionary implications of SARS-CoV-2 vaccination for the future design of vaccination strategies. // *Commun Med (Lond)* 2023. V. 3. P. 86.
- Yan L, Neher RA, Shraiman BI. Phylodynamic theory of persistence, extinction and speciation of rapidly adapting pathogens. // 2019. *Elife*. V. 8e44205.

РАСЧЁТНАЯ ОЦЕНКА ИНТЕНСИВНОСТИ АНАЭРОБНОГО ОКИСЛЕНИЯ МЕТАНА В ИНКУБАЦИОННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ

Сабреков А.Ф.¹, Литти Ю.В.², Глаголев М.В.^{1,3}, Терентьева И.Е.⁴

¹*Югорский Государственный Университет, Ханты-Мансийск, Россия*

sabrekovaf@gmail.com

²*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Москва, Россия*

litty-yuriy@mail.ru

³*Московский Государственный Университет, Москва, Россия*

m_glagolev@mail.ru

⁴*Университет Калгари, Калгари, Канада*

irina.terenteva@ucalgary.ca

Аннотация: Предложен и протестирован простой алгоритм вычисления доли анаэробно окисленного метана (CH₄) при проведении инкубационных экспериментов с торфом. Расчёт основан на динамике стабильных изотопов углерода и водорода метана в экспериментах без и с внесением фторметана (ингибитора ацетотрофного метаногенеза).

ВВЕДЕНИЕ

Исследования последних 15 лет показывают, что учёт анаэробного окисления метана (АОМ) важен для понимания того, как в переувлажнённых экосистемах устроен цикл метана, одного из ключевых парниковых газов (Blazewicz et al., 2012). В глубинных слоях торфа анаэробная продукция углекислого газа (CO₂) часто намного выше, чем продукция CH₄, хотя теоретически полное разложение целлюлозы в анаэробных условиях должно приводить к эквимольной продукции этих парниковых газов, как это наблюдается для поверхностных (глубиной <50 см) слоёв торфа (Wilson et al., 2017). Одним из возможных объяснений этого противоречия может быть АОМ, которое превращает CH₄ в CO₂ (Wilson et al., 2017).

Существует несколько методов измерения интенсивности АОМ: с внесением ингибитора, с разбавлением изотопно-меченного метана и по накоплению изотопно-меченного углекислого газа. Каждый из этих методов обладает определёнными недостатками: влияние ингибитора на окисление, учёт и разделением синтезированного микроорганизмами и внесённого CH₄ и т.д. (Blazewicz et al., 2012). Два последних метода, кроме того, требуют внесения дорогостоящего изотопно-меченного метана.

В настоящей работе мы предлагаем и тестируем алгоритм для вычисления доли АОМ от общей продукции по результатам классических анаэробных инкубационных экспериментов с ингибитором, проводимых для определения вклада разных путей метаногенеза в общую продукцию метана.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Пробы торфа для анаэробной инкубации при 5°C были отобраны в трёх олиготрофных болотах средней тайги Западной Сибири: Мухрино (на глубине 1, 2 и 3 м - образцы M1, M2 и M3), Лемпино (1 и 2 м - L1 и L2) и Чистое (1 м - Ch1). Кроме того, пробы, отобранные в болоте Мухрино на глубине 10-20 и 40-50 см от поверхности, анаэробно инкубировались при 15 и 10°C соответственно. Эксперимент ставился для каждой пробы в 2-3 кратной повторности и в двух вариантах: без внесения чего-либо (контроль) и с внесением фторметана (ингибитора ацетотрофного метаногенеза). В ходе инкубации (60 дней для поверхностных образцов, 150 - для глубинных) методом газовой хроматографии измерялись концентрации углекислого газа и метана, методом газовой хроматографии - масс-спектрометрии изотопных отношений измерялись составы стабильных изотопов углерода и

водорода в метане и углерода в углекислом газе. По результатам инкубационных экспериментов сначала вычислялась доля метана, произведённого из ацетата (S), по разнице его продукции без и с внесением фторметана (P_{un} и P_{inh} , соответственно):

$$S = \frac{P_{un} - P_{inh}}{P_{un}} \quad (1)$$

Далее по данным только для поверхностных образцов были определены специфичные для каждого из путей метаногенеза составы стабильных изотопов ($\delta^{13}C_{hyd}$ и $\delta^{13}C_{ac}$, ‰, для гидрогенотрофного и ацетотрофного метаногенеза, соответственно). Продукция метана ими на порядки превышает известные значения интенсивности АОМ, поэтому последняя не влияет на изотопный состав в экспериментах с ними. Затем на основе уравнения баланса массы рассчитывался изотопный состав метана, который должен наблюдаться в экспериментах, если предположить, что АОМ отсутствует ($\delta^{13}C_p$, ‰):

$$\delta^{13}C_p = S \cdot \delta^{13}C_{ac} + (1 - S) \cdot \delta^{13}C_{hyd} \quad (2)$$

Доля неокисленного метана (f_c) определялась на основе уравнения Рэлея:

$$f_c = \exp\left(\frac{\delta^{13}C_{un} - \delta^{13}C_p}{\epsilon_{ox,C}}\right) \quad (3)$$

где $\delta^{13}C_p$, ‰ - состав стабильных изотопов по результатам контрольного эксперимента, $\epsilon_{ox,C}$, ‰, - заимствованный из литературы фактор фракционирования для окисления метана. Все расчёты для вычисления доли неокисленного метана на основе изотопного состава водорода в метане (f_D) полностью аналогичны описанным выше расчётам для углерода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты приведены на рисунке 1. Доля неокисленного метана при независимых расчётах на основе состава изотопов углерода и водорода оказывается довольно близкой. Эта доля падает при облегчении изотопного состава углерода в углекислом газе, что отражает окисление более лёгкого по изотопному составу углерода метана.

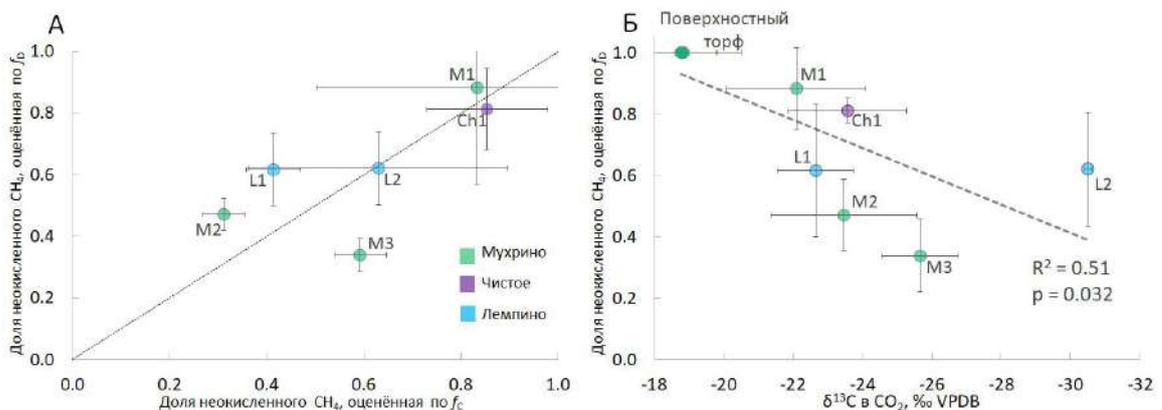


Рисунок 1 – (А) Доля неокисленного при АОМ метана, вычисленная для разных образцов торфа на основе состава изотопов углерода (f_c) и водорода (f_D); (Б) Связь неокисленной при АОМ доли метана и состава изотопов углекислого газа в эксперименте

ЛИТЕРАТУРА

- Blazewicz S.J., Petersen D.G., Waldrop M.P., Firestone M.K. Anaerobic oxidation of methane in tropical and boreal soils: Ecological significance in terrestrial methane cycling // J. Geophys. Res.-Biogeo. 2012. V. 117. G02033.
 Wilson R.M., Tfaily M.M., Rich V.I., Keller J.K., Bridgham S.D., Medvedeff-Zalman C., Meredith L., Hanson P.J., Hines M., Pfeifer-Meister L., Saleska S.R., Crill P., Cooper W.T., Chanton J.P., Kostka J.E. Hydrogenation of organic matter as a terminal electron sink sustains high CO₂: CH₄ production ratios during anaerobic decomposition // Organic Geochemistry. 2017. V. 112. P. 22–32.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ГОРНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОГО ПРИХУБСУГУЛЬЯ ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ

Петржик Н.М.¹, Сандлерский Р.Б.^{1,2}

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*
petrzhik.nat@mail.ru

²*НИУ ВШЭ, Москва, Россия*
srobert_landy@mail.ru

Аннотация: Для горных лесных экосистем северо-западного Прихубсугулья оценено пространственно-временное варьирование термодинамических переменных, рассчитанных по мультиспектральной сканерной съемке Landsat 8. На основе метода главных компонент получены инварианты переменных. Для каждого инварианта оценен вклад морфометрических характеристик на различных иерархических уровнях организации рельефа.

ВВЕДЕНИЕ

Горные леса Монголии, приуроченные к ее северным областям, несмотря на небольшую долю площади (менее 7%), играют весьма значительную роль в ландшафтном покрове, обеспечивая значительную долю стока, поддерживая циркуляцию атмосферной влаги на региональном уровне, а также консервируя вечную мерзлоту и содержащийся в ней углерод. Темпы потепления и аридизации климата для данного региона опережают среднемировые, что, в совокупности с высокой антропогенной нагрузкой (перевыпас, вырубки и пожары), создает для горных лесных экосистем ощутимую угрозу. В силу труднодоступности, функционирование этих экосистем изучено весьма слабо (в Монголии постоянно функционирует всего один комплекс измерений eddy covariance), однако, резко-континентальный климат способствует регулярности и накоплению дистанционной информации, которая в сочетании с экспедиционными исследованиями, создает широкие возможности для оценки параметров их работы. В сообщении рассматриваются основные термодинамические параметры преобразования поглощенной солнечной энергии горных лесных экосистем, полученные на основе мультиспектральной дистанционной информации в период с 2013 по 2021 год и их варьирование в зависимости от морфометрических характеристик рельефа и свойств растительности, полученных в ходе полевых исследований в 2021-2022 гг.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись горные лесные ландшафты, расположенные в северном секторе хребта Хорьдол-Сарьдаг в районе заповедника Улаан-Тайга (99°56'35"с.ш., 50°53'54"в.д). Они представляют собой горно-таежные подгольцовые кедровые леса, переходящие в альпийские луга, в основном на органогенных почвах с многолетнемерзлыми горизонтами. Область характеризуется экстремально континентальным климатом с теплым, коротким влажным летом и холодной, сухой зимой.

Термодинамические параметры рассчитывались по мультиспектральной съёмке Landsat 8 OLI TIRS с пространственным разрешением 30x30 м по 23-м безоблачным сценам. Расчет составляющих энергетического баланса поглощенной солнечной энергии и структурно-информационных характеристик, осуществлялся по методике, предложенной Ю.Г. Пузаченко с соавторами (Пузаченко и др. 2019) в рамках модели неэкстенсивной статистической механики Тсаллиса (Tsallis, 2009). Для каждой сцены были получены: приходящая солнечная энергия, альбедо, поглощенная энергия, эксергия солнечной радиации (затраты на эвапотранспирацию), связанная энергия (рассеяние энергии в атмосферу с

тепловым потоком и энтропией), вегетационный индекс, энтропия отраженной солнечной радиации, q -параметр деформации Тсаллиса (q -индекс), приращение информации по Кульбаку, мера самоорганизации Форстера. Пространственно-временное варьирование термодинамических параметров обобщалось путем выделения инвариантных состояний методом главных компонент (РСА) сначала для каждой из переменных за 23 срока отдельно, затем, для сезонных инвариантов групп переменных. Влияние рельефа на преобразование энергии оценивалось с помощью множественной регрессии полученных инвариантов от морфометрических характеристик рельефа (рассчитаны для различных иерархических уровней).

Полевые измерения свойств экосистем (комплексные описания почвы и растительности, измерения сумм площадей сечений древостоя и индекса листовой поверхности) осуществлялись на трансекте длиной 1 км (с шагом опробования 20 м), заложенном вдоль склона южной экспозиции от 2000 до 2350 н.у.м.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Метод главных компонент позволил выделить для каждой термодинамической переменной три инвариантных состояния, отражающих зимнее (ноябрь-март), летнее (июнь-сентябрь) и переходное (апрель и октябрь) состояния, для температурного поля переходного состояния не выделяется. Зимние инварианты описывают в среднем 60-70% варьирования переменной, летние - 15-20%, переходные - 5-7%. Регрессионный анализ полученных летних инвариантов в зависимости от характеристик рельефа показал, что уровень детерминации рельефом термодинамических параметров составляет 30-40%. Для инвариантов составляющих энергетического баланса коэффициент детерминации (R^2) составляет: поглощенная энергия - 0.3, эксергия и приращение внутренней энергии - 0.5, связанная энергия - 0.3; для альбедо - 0.3, для вегетационный индекс - 0.4, температура - 0.6; для информационно-структурных характеристик: приращение информации по Кульбаку - 0.3, энтропия отраженной солнечной информации - 0.1, q -индекс - 0.3, самоорганизация по Форстеру - 0.1. Основной вклад рельеф вносит на мезоуровне с линейными размерами структур 570-1380 м. Затраты на эвапотранспирацию и производство биологической продукции максимальны на вогнутых низких позициях, а рассеяние тепловой энергии в атмосферу на выпуклых и высоких. С ростом освещенности растет прежде всего связанная энергия (рассеяние энергии в атмосферу). Для территории в целом средний вертикальный градиент температуры для летних сроков - 0.2° , для осенних - $0.8^\circ/100$ м.

Анализ зависимости термодинамических характеристик от свойств растительности, показал, что в летний период продуктивность увеличивается с ростом индекса листовой поверхности, а в переходные периоды - с ростом суммы площадей сечений. По мере увеличения последней, уменьшается тепловое рассеяние энергии в атмосферу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллективу Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ, сотрудникам Института ботаники АМН Жаргалсайхан Т. и Дамдинжав З.

Работа выполнена при поддержке РФФ № 22-27-00781.

ЛИТЕРАТУРА

- Пузаченко Ю.Г., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю. Сандлерский Р.Б., Широная И.И. Оценка термодинамических параметров ландшафтного покрова по мультиспектральным измерениям отражённой солнечной радиации Landsat на основе неэкстенсивной статистической механики // Доклады Академии наук. 2019. Т. 487(3). С. 310-316
- Tsallis C. Introduction to nonextensive statistical mechanics. NY: Springer. 2009. 382 p.

ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗ О ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ОБЪЕКТА НА ОСНОВЕ ОБРАБОТКИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Соколов А.В.

¹*Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия*
alexander.v.sokolov@gmail.com

Аннотация: Рассматривается общая постановка задачи идентификации. Обсуждаются вопросы изменения множества допустимых решений при добавлении дополнительных (изменении существующих) гипотез. Для связи математических моделей с данными используется технология сбалансированной идентификации. На реальных примерах (физиология растений и загрязнение Кольского полуострова) исследуется динамика некоторых статистических оценок точности моделирования при добавлении “правильных и неправильных” гипотез.

ВВЕДЕНИЕ

Один и тот же объект, процесс или явление могут быть описаны разными математическими моделями. Выбор модели среди возможных кандидатов остается одной из существенных проблем прикладной математики. Математическое описание зависит как от качественных знаний об объекте (которые можно формализовать в виде математических утверждений), так и от наличия количественных данных, их объема, детализации, достоверности и точности. Чем сложнее рассматриваемое явление и соответствующая математическая модель, тем детальнее и надежнее должны быть измерения.

1. МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ

Технология сбалансированной идентификации (Соколов, Волошинов, 2018; Sokolov, Voloshinov, 2020) является средством построения (выбора) математических моделей, соответствующих количеству и качеству (погрешности) экспериментальных данных. Выбор осуществляется на основе минимизации среднеквадратичной ошибки кроссвалидации (CV%).

Обычно построение математической модели осуществляется эволюционным способом - от простого к сложному. При этом снижение CV% при очередной модификации модели (например, при добавлении дополнительной гипотезы) является аргументом в пользу такого изменения.

Такой подход иллюстрируется двумя реальными примерами: построением модели фотосинтеза сосны (Соколов и др., 2019) и модели загрязнения озер Кольского полуострова тяжелыми металлами (Соколов и др., 2023).

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке 1 представлены результаты моделирования фотосинтеза сосны (Pqt) как функции радиации (Q) и температуры (T). Модель Б отличается от А дополнительным условием не убывания фотосинтеза при увеличении радиации Q : $dPqt/dQ \geq 0$. Ошибка кроссвалидации для модели Б (CV% = 50.65) оказалась меньше, чем для модели А (CV% = 50.95). Таким образом, гипотеза о не убывании фотосинтеза при увеличении радиации может быть принята.

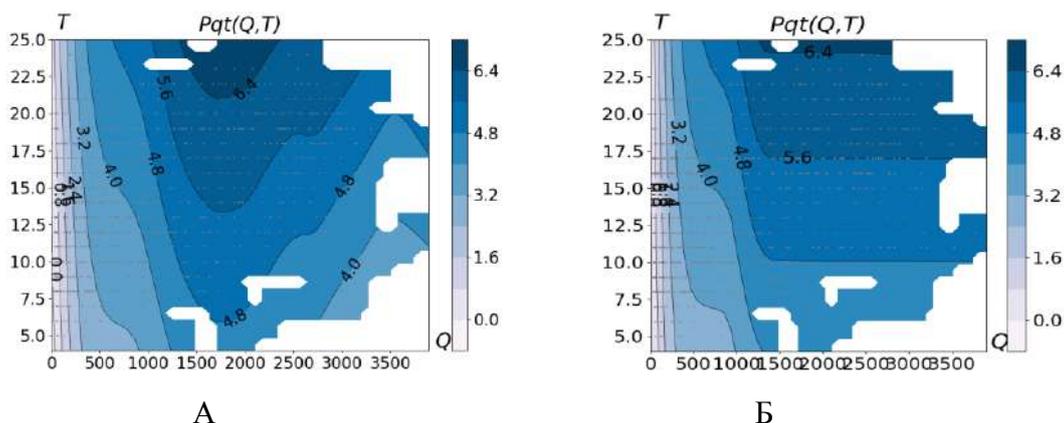


Рисунок 1 – Две модели фотосинтеза сосны.

На рисунке 2 представлены результаты моделирования концентрации Ni в воде озер Кольского полуострова как функции координат X и Y . Модель Б отличается от А дополнительным предположением, что источники загрязнения находятся в трех точках. Ошибка кроссвалидации для модели Б ($CV\% = 42.5$) оказалась заметно меньше, чем для модели А ($CV\% = 54.4$). Таким образом, гипотеза о трех источниках загрязнения может быть принята.

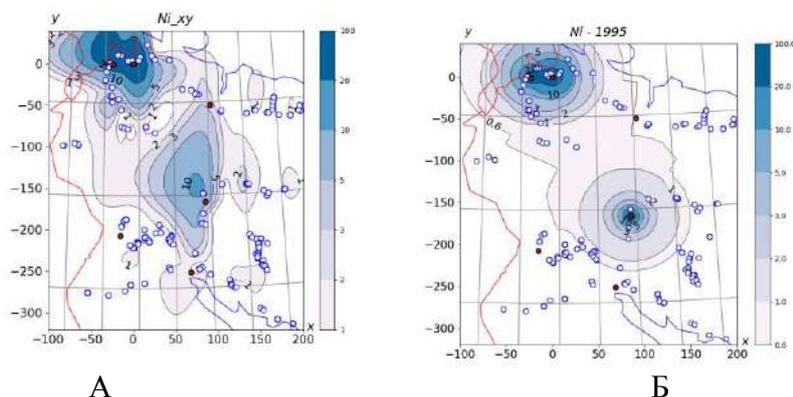


Рисунок 2 – Загрязнение никелем (Ni) озер Кольского полуострова.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные результаты демонстрируют эффективность использования среднеквадратичной ошибки кроссвалидации и стандартного отклонения для исследования приемлемости дополнительных гипотез.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-11-00317.

ЛИТЕРАТУРА

- Соколов А.В., Болондинский В.К., Волошинов В.В. Технология сбалансированной идентификации для выбора математической модели транспирации сосны. Математическая биология и биоинформатика, 2019. Т. 14. № 2. С. 665–682.
- 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
- Соколов А. В., Моисеенко Т. И., Гашкина Н. А., Таций Ю. Г. Моделирование и прогноз состояния природных сред в зоне воздействия медно-никелевого комбината: сбалансированная модель трансформации атмосферных выпадений на водосборе и в озере. ГЕОХИМИЯ, 2023, том 68, № 7, с. 737–749
- Sokolov A.V., Voloshinov V.V. Model selection by balanced identification: the interplay of optimization and distributed computing. Open Computer Science 2020; Volume 10, pp. 283–295.

РЕТРОСПЕКТИВА И ПРОГНОЗ ДЫХАНИЯ ПОЧВЫ В ЮЖНОМ ПОДМОСКОВЬЕ

Суховаева О.Э.¹

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*

olgasukhoveeva@gmail.com

Аннотация: Две имитационные модели, RothC и T&P (Райха-Хашимото), были параметризованы и верифицированы для оценки эмиссии CO₂ из почвы в лесном, луговом и аграрном ценозах в Московской области. С их помощью восстановлена динамика дыхания почвы за 1991-2021 гг. Дан прогноз на 10 лет отклика дыхания почвы на изменение климата.

1. ВВЕДЕНИЕ

Дыхание почвы – один из ключевых потоков CO₂ из экосистем в атмосферу, остро реагирующий на изменение внешних условий. Важнейшим подходом к оценке потоков и пулов углерода в экосистемах является моделирование. Оно позволяет воспроизвести их в прошлом и спрогнозировать в будущем при различных сочетаниях условий окружающей среды. Цель исследования состояла в оценке и прогнозе эмиссии CO₂ из почвы в сукцессионных залежных хронорядках с помощью имитационных углеродных моделей.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В качестве основных инструментов расчета были выбраны: модель круговорота органического углерода в верхних слоях автоморфных почв RothC и регрессионная модель T&P в модификации Райха-Хашимото, оценивающая климатообусловленное дыхание почвы.

Объекты исследования представляли собой трехступенчатый разновозрастный хроноряд "агроценоз – луговой ценоз – лесной ценоз", расположенный на дерново-слабоподзолистых почвах (Retisols) на юге Московской области. На этих объектах в 1997-2019 гг. сотрудниками ИФХиБПП РАН (под руководством проф. И.Н. Кургановой) проводились круглогодичные измерения эмиссии CO₂ из почвы методом закрытых камер. Для оценки успешности параметризации и точности моделирования использовались коэффициент эффективности моделирования Нэша-Сатклиффа и коэффициент несоответствия Тейла. Климатические характеристики были взяты из базы данных метеостанции Данки, расположенной рядом с площадками измерений.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В модель RothC было внесено важное изменение: был удален влажностной коэффициент. Причиной послужило то, что поправка на влажность почвы в летний период приводила к существенному занижению расчетных значений эмиссии CO₂. После удаления этого коэффициента динамика моделируемого летнего дыхания почвы стала соответствовать его реальному ходу.

На уровне входных данных, моделирование для природных экосистем с помощью RothC отличалось от расчетов для аграрных экосистем тем, что растения находятся на поверхности почвы постоянно (соответственно, коэффициент покрытия почвенного покрова не меняется), а растительный материал поступает в почву круглогодично.

В модели T&P константы были индивидуально параметризованы для каждого типа ценозов с помощью пакета анализа «Поиск решения» в MS Excel. Результаты настройки этой модели представлены в таблице 1.

Оценка точности моделирования показала отличные результаты для обеих моделей как в лесном, так и в луговом ценозе, хотя результаты для агроценоза выглядели несколько хуже.

Воспроизведенные двумя параметризованными моделями графики эмиссии CO₂ из почвы (рисунок) за три десятилетия (1991-2021 гг.) схожи между собой и демонстрируют явную температурообусловленность. Этот результат можно считать успешным, поскольку каждая модель обладает особым математическим аппаратом и использует различные переменные. Схожесть их выходных данных говорит о том, что модели были эффективно настроены для воспроизведения потоков углерода в конкретной природной зоне.

Дыхание почвы, как и любая химическая реакция, ускоряется при повышении температуры. Согласно расчетам, температура воздуха в южной части Подмосковья растет со скоростью 0,66°/10 лет. Взяв за основу параметризованные модели и среднемесячные значения эмиссии CO₂ из почвы, можно рассчитать, что дыхание почвы при современном потеплении климата в ближайшее десятилетие усилится на 4,0-5,5% (таблица 2).

4. ВЫВОДЫ

Параметризованные для отдельных ценозов углеродные модели предсказывают усиление дыхания почвы в ответ на потепление климата.

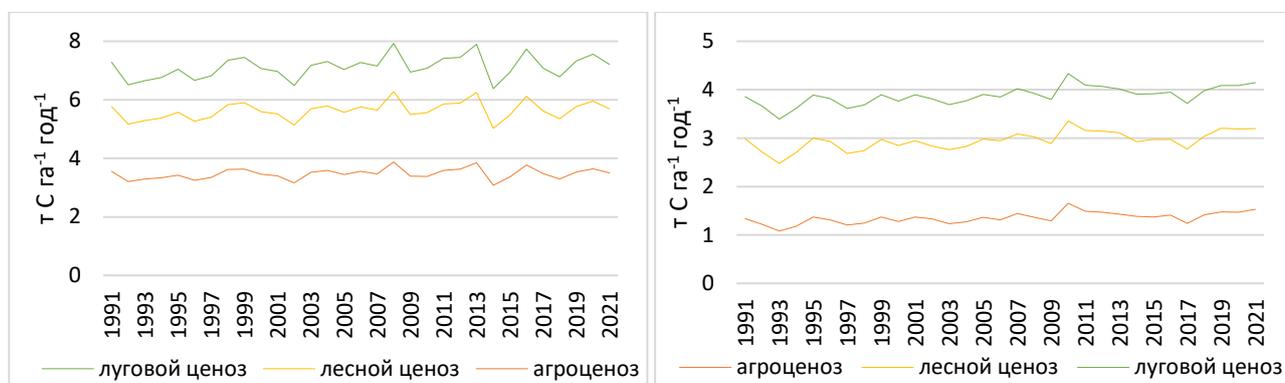


Рисунок – Воспроизведение дыхания почвы моделями T&P (слева) и RothC (справа)

Таблица 1. Результаты параметризации модели T&P

Константа	Исходное значение	Луговой ценоз	Лесной ценоз	Агроценоз
Дыхание почвы при 0°C в отсутствие ограничения по увлажнению, г С м ⁻² сут ⁻¹	1,76	1,94	1,59	1,05
Параметры температурной функции, °C ⁻¹	0,049	0,050	0,048	0,042
	0,0006	0,0006	0,0006	0,0006
Константа полунасыщения зависимости дыхания почвы от количества осадков, см	1,46	1,43	1,49	1,57
Параметр функции осадков	0,47	0,47	0,47	0,47

Таблица 2. Отклик дыхания почвы на изменение климата

Экосистема	Луговой ценоз			Лесной ценоз		
	Современные данные, т С/га	Прогноз, т С/га	Оценка роста, %	Современные данные, т С/га	Прогноз, т С/га	Оценка роста, %
Измерения	7,28	-	-	5,82	-	-
RothC	7,21	7,53	+4,4	5,78	6,10	+5,5
T&P	7,46	7,80	+4,5	5,91	6,15	+4,0

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ, тема № 122111000095-8.

РАСЧЕТ ПОТОКОВ УГЛЕРОДА В АГРОЭКОСИСТЕМАХ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Суховеева О.Э.¹, Карелин Д.В.¹, Золотухин А.Н.¹

¹*Институт географии РАН, Москва, Россия*
olgasukhoveeva@gmail.com

Аннотация: Имитационные модели DNDC и RothC были использованы для воспроизведения дыхания почвы, динамики почвенного органического углерода и чистого экосистемного обмена в агроценозах Курской области. Они предсказывают потери углерода из пахотных почв под всеми культурами, кроме озимой пшеницы, а также указывают, что агроэкосистемы могут выступать поглотителями углерода за счет его секвестрации в фитомассе.

1. ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то, что сельское хозяйство является одним из основных источников парниковых газов, вызывающих современные климатические изменения, в его производственных процессах, особенно в области растениеводства, существует множество возможностей для их поглощения. В рамках данной работы имитационное моделирование было применено для динамической оценки запасов органического углерода в почве (C_{org}), ее дыхания, а также нетто-баланса углерода в агроэкосистемах Курской области – одного из ключевых сельскохозяйственных регионов России.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Были использованы две широко применяемые в мире имитационные модели, настроенные и верифицированные для европейской территории России: DNDC и RothC. Принципы подготовки входной информации для моделей и их настройка для условий России подробно описаны нами ранее (Суховеева, 2018, 2020).

В качестве объектов выступали шесть наиболее распространенных в регионе культур: озимая пшеница, ячмень, соя, кукуруза, подсолнечник, картофель.

Основой для верификации моделей стали данные круглогодичного мониторинга дыхания почвы, проводимого с 2017 г. на Курской биосферной станции ИГ РАН. Использовались три критерия: коэффициент эффективности моделирования Нэша-Сатклиффа, коэффициент несоответствия Тейла, коэффициент корреляции Пирсона.

Поскольку DNDC рассчитывает потоки углерода с суточным шагом, ее верификация проводилась отдельно для каждого года, когда культура возделывалась. Шаг RothC составляет один месяц, поэтому ее верификация по каждой культуре проводилась для всего ряда данных в совокупности, т.е. для каждой культуры суммарно за весь период наблюдений (2017-2021).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модель DNDC успешно прошла верификацию для зерновых культур; она отличалась высокими показателями эффективности и сильными корреляциями между измеренными и расчетными величинами, хотя показатели для картофеля были несколько хуже. Полученные значения критериев для RothC позволяют судить о высокой эффективности ее применения для оценки дыхания почвы под всеми культурами, кроме ячменя.

В дальнейшем обе имитационные модели были использованы для воспроизведения потоков углерода в агроэкосистемах Курской области за 1990-2021 гг.

В выходных данных DNDC динамика эмиссии CO_2 из почвы и запасов C_{org} в ней имеет свой характер для каждой культуры – максимумы и минимумы наблюдаются в разные годы, повышения и понижения не совпадают. Тогда как в RothC из-за малого количества переменных наблюдается явная температурная обусловленность результатов, когда из года в

год их значения меняются синхронно. Динамика дыхания почвы, рассчитанная с помощью RothC, прямо коррелирует с ходом температуры воздуха. В годы с интенсивным дыханием почвы запасы $C_{орг}$ уменьшаются, а в прохладные, когда минерализация идет менее интенсивно, запасы увеличиваются за счет поступления фитомассы.

Модель RothC дает более высокие оценки потерь $C_{орг}$ из почвы, чем DNDC (таблица). Кроме того, первая модель для всех культур прогнозирует потерю $C_{орг}$, тогда как по данным DNDC возможны не только его потери, но и накопление при возделывании озимой пшеницы. Оценки дыхания почвы под культурами в разных моделях различаются: диапазон результатов расчетов DNDC ($3,4-8,4 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$) гораздо шире, чем у RothC ($4,9-5,5 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$).

Выходные данные DNDC более разнообразны и включают такой важный показатель как нетто-экосистемный обмен, или баланс углерода в экосистеме. Он формируется как соотношение между поглощением при фотосинтезе и эмиссией в результате дыхания экосистемы. По результатам расчетов DNDC, все агроценозы в период произрастания культур выступают поглотителями CO_2 интенсивностью не менее $0,5 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, т.е. в период нахождения культур на полях их можно рассматривать как стоки углерода. Наиболее интенсивно идет поглощение в агроценозах сои, кукурузы и ячменя – более $1,1 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$.

4. ВЫВОДЫ

В агроценозах Курской области, не смотря на интенсивное дыхание почвы и потери $C_{орг}$, возможно его накопление в почве под озимой пшеницей, а также секвестрация углерода в фитомассе.

Таблица. Средние значения потоков углерода в Курской области за 1990-2021 гг. по данным моделирования, $\text{кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$

Модель	DNDC			RothC		
	Чистый экосистемный обмен	Изменение содержания $C_{орг}$ в почве	Дыхание почвы	Изменение содержания $C_{орг}$ в почве	Дыхание почвы	
Кукуруза	-1311,64 ± 994,76	-240,85 ± 494,43	4535,57 ± 384,53	-305,73 ± 50,84	5539,61 ± 453,72	
Ячмень	-1113,48 ± 497,82	-255,20 ± 311,51	6896,98 ± 255,16	-338,33 ± 56,26	5242,72 ± 416,63	
Картофель	-989,75 ± 695,35	-189,61 ± 493,76	6758,05 ± 342,58	-412,00 ± 55,91	4923,13 ± 418,83	
Соя	-1861,39 ± 339,59	-422,76 ± 236,10	3385,73 ± 232,90	-414,07 ± 56,21	4919,32 ± 417,81	
Подсолнечник	-487,15 ± 928,29	-240,91 ± 670,52	5448,32 ± 576,75	-346,03 ± 51,57	4945,67 ± 406,63	
Пшеница озимая	-939,22 ± 720,83	270,18 ± 478,24	8433,71 ± 718,61	-293,82 ± 53,48	5479,54 ± 419,56	

Финансирование: работа выполнена за счет средств гранта РФФ № 23-26-00191.

ЛИТЕРАТУРА

- Суховаева О.Э. Приложение модели DNDC к оценке параметров углеродного и азотного обмена в пахотных почвах Нечерноземья // Известия РАН. Серия географическая. 2018. № 2. С. 74-85. DOI 10.7868/S2587556618020073
- Суховаева О.Э. В помощь к использованию модели RothC в России: методика подготовки входной информации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2020. Т. 32, № 3-4. С. 133-148. DOI: 10.21513/0207-2564-2020-3-133-148

ФЛУКТУАЦИОННО-ДИССИПАЦИОННАЯ ТЕОРЕМА И ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ДЕРЕВЬЕВ В НАСАЖДЕНИЯХ К НАПАДЕНИЮ НАСЕКОМЫХ- ВРЕДИТЕЛЕЙ

Суховольский В.Г.¹, Красноперова П.А.², Ковалев А.В.³, Иванова Ю.Д.⁴, Аханаев Ю.Б.⁵,
Мартемьянов В.В.⁵

¹*Институт леса СО РАН, Красноярск, Россия*
soukhovolsky@yandex.ru

²*Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*
for_polli@mail.ru

³*ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия*
sunhi.prime@gmail.com

⁴*Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия*
lulja@yandex.ru

⁵*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия*
akhanaev@mail.ru; martemyanov79@yahoo.com

Аннотация: для оценки риска нападения насекомых на деревья предложено использовать характеристики рядов первых разностей ШГК (ПР ШГК), описывающие процессы высокочастотной регуляции роста годичных колец с помощью двух показателей – характерного времени обратной связи и амплитуды колебаний ПР ШГК. Показано, что эти показатели различаются у деревьев в будущих очагах массового размножения лесных насекомых и у деревьев в контрольных неповрежденных насекомыми насаждениях.

Важной проблемой при изучении пространственной структуры очагов массового размножения лесных насекомых является объяснение причин развития первичных очагов вспышки в определенном локальном местообитании. Возникает ли первичный очаг в зависимости от характеристик лесного насаждения, в котором он начинается? Но так как исследователь практически всегда попадает в зону вспышки уже после ее начала, то оценка состояния деревьев в очагах и вне их до начала вспышки затруднена. При анализе различий свойств деревьев в будущих очагах и в неповрежденных насаждениях в настоящей работе использованы данные о ширинах годичных колец (ШГК) в период до начала вспышки.

Изменения ШГК после воздействия насекомых-филлофагов было показано для многих видов. Однако для оценки риска нападения насекомых на деревья необходимы методы оценки свойств ШГК у деревьев перед вспышкой. Для этого в настоящей работе было предложено использовать ряды первых разностей ШГК (ПР ШГК), описывающие процессы высокочастотной регуляции роста годичных колец с помощью двух показателей – характерного времени обратной связи и амплитуды колебаний ПР ШГК.

В физических системах для описания реакции системы на внешнее воздействие используется так называемая флуктуационно-диссипативная теорема (ФДТ), согласно которой спектр характеристик системы до воздействия связан с диссипационными изменениями в ней после воздействия (Kogan, 1996; Тимашев, 2007, Kubo et al., 2012).

Соотношения, характеризующие ФДТ, можно в упрощенном виде представить следующим образом:

$$S(f) = KA''(f) \quad (1)$$

где $S(f)$ – спектральная мощность спектра характеристики системы до воздействия, $A''(f)$ – мнимая часть отклика системы на воздействие на частоте f , характеризующая восприимчивость системы, K – некоторая константа, специфичная для системы.

Для поиска различий в процессах радиального роста деревьев в будущих очагах массового размножения перед началом вспышки массового размножения и в насаждениях, которые с точки зрения насекомых оказались неприемлемыми в качестве корма, были выбраны несколько зон вспышек массового размножения – непарного шелкопряда в березняках Западной Сибири, сосновой пяденицы в борах юга Красноярского края и сибирского шелкопряда в хвойных насаждениях Саян.

Было найдено, что спектры рядов первых разностей деревьев в очагах и в контроле различаются: у большинства деревьев в контроле значения частоты максимума спектра $f(max)$ равны максимально возможному значению (частоте Найквиста $f = 0.5$), тогда как у деревьев в очаге величина $f(max)$ значительно меньше.

Ряды ПР ШГК можно рассматривать как индикаторы высокочастотных регуляторных процессов у деревьев относительно медленных (в течение десятилетий и столетий) трендовых процессов роста дерева. При больших значениях частоты пика спектральной функции и малых величинах стандартного отклонения ряда ПР ШГК (именно такие показатели характерны для деревьев на контрольных пробных площадях), система будет быстро и не чрезмерно интенсивно реагировать на возможные воздействия. Таким образом, можно предположить, что деревья в контрольных неповрежденных насаждениях могут характеризоваться быстрым, но не очень сильным откликом на возможные атаки насекомых и развитием антибиозных реакций.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 21-46-07005)

ЛИТЕРАТУРА

- Тимашев С.Ф. Фликкер-шумовая спектроскопия: информация в шумовых сигналах. М.ФИЗМАТЛИТ. 2007. 248 с.
- Kogan Sh. M. Electronic noise and fluctuation in solid. Cambridge University Press 1996. 354 p.
- Kubo R., Toda M., Hashitsume N. *Statistical Physics II: Nonequilibrium Statistical Mechanics, Vol. 31*. Berlin, Germany: Springer Science & Business Media. 2012.

ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ И ТРАНСФОРМАЦИЯ ФИТОМАССЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Суховольский В.Г.¹, Ковалев А.В.², Тарасова О.В.³, Иванова Ю.Д.⁴, Цикалова П.Е.²,
Овчинникова Т.М.¹

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

soukhovolsky@yandex.ru

²Федеральный исследовательский центр КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
sunhi.prime@gmail.com

³Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
olvitarasova2010@yandex.ru

⁴Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия
lulja@yandex.ru

Аннотация: В ходе вспышки массового размножения лесных насекомых происходит выделение диоксида углерода. На примере локальной вспышки массового размножения уссурийского полиграфа в пихтовом насаждении на территории Дивногорского лесхоза рассмотрен алгоритм расчета потоков диоксида углерода в атмосферу в ходе пост-вспышечных процессов.

Вспышка массового размножения лесных насекомых связана с повреждением фотосинтетического аппарата или луба деревьев и выделением диоксида углерода. Ежегодные площади вспышек в России достигают 250 – 300 тыс. га, и провести натурные измерения на всех этих территориях невозможно. Однако на примере локальной вспышки массового размножения уссурийского полиграфа в пихтовом насаждении на территории Дивногорского лесхоза (55.919867°N, 92.339180°E) возможно рассмотреть алгоритм расчета потоков диоксида углерода.

Для очага массового размножения уссурийского полиграфа анализировалась динамика NDVI летом и осенью в течение 2013 – 2022 гг. Вспышка с повреждением деревьев насекомыми происходила с 2014 по 2017 гг. Период после 2017 гг., когда насекомые уже не оказывают воздействия на лес, можно рассматривать как пост-вспышечный процесс.

Начиная с лета 2017 г. по данным дистанционных наблюдений оценивалась функция плотности распределения NDVI на территории очага вредителя. Найдено, что осенью 2017 г., функция плотности $f(\text{NDVI})$ сильно сдвинулась в сторону более низких значений, что можно трактовать как результат повреждений деревьев вредителем в 2014 – 2017 гг. После гибели деревьев начинается их вывал. Скорость вывала оценивалась по данным измерений с помощью БПЛА. Используя снимки с БПЛА, определялось число деревьев, принадлежащих к одному из трех классов: выпавшие, стоячий сухостой, живые хвойные деревья (деревья второго яруса и подрост, не поврежденные вредителем).

Основываясь на данных учетов, оценивалась динамика вывала деревьев в очаге по уравнению

$$p(t) = \begin{cases} 1, & t \leq t_0 \\ a \exp(-\lambda t), & t > t_0 \end{cases} \quad (1),$$

где $p(t)$ – доля невыпавших деревьев в очаге.

Дистанционные измерения с помощью БПЛА и расчет дал следующие значения параметров уравнения: $t_0 = 4$, $a = 1.83$, $\lambda = 0.301$. Согласно модели (1), 95% деревьев выпадут через 10 – 12 лет после начала вспышки. Полагая, что фитомасса пихтового насаждения на изученной территории в среднем составляет около 110 т га⁻¹ и зная число выпавших

деревьев, можно оценить объем выпавшей в год t после окончания вспышки фитомассы. Фитомасса $W(t)$, выпавшая в год t , оценивалась согласно следующему уравнению:

$$W(t) = W(t_0) \exp(-\mu t) \quad (2)$$

На следующем этапе пост-вспышечных процессов выпавшие деревья начинают гнить. Скорость разложения фитомассы стволов варьирует в зависимости от породы дерева и климатических условий. В среднем можно полагать, что доля древесины экспоненциально падает, начиная с момента вывала, со скоростью $\mu = 0.1$ т год⁻¹. Суммарное количество $V(t)$ выброшенного в атмосферу углерода, исходя из уравнения (2), можно описать следующим уравнением:

$$V(t) = \frac{1}{2} At \exp(-\gamma t) \quad (3)$$

где A и γ – некоторые константы.

Расчеты дают следующие значения коэффициентов модели (3): $A = 1.45$, $\gamma = 0.17$.

Таким образом, за 20 лет после окончания вспышки объем чистого углерода, инициированного рассмотренной вспышкой и выброшенного в атмосферу, составит около 43.5 т га⁻¹.

На основе предложенной расчетной схемы трансформации фитомассы насаждения после вспышки массового размножения лесных насекомых, были даны оценки выбросов углерода в атмосферу в результате вспышек массового размножения лесных насекомых на территории России. Основой расчетов послужили данные Рослесхоза о площадях повреждений лесов насекомыми разных экологических групп. Расчеты по описанной выше методике показали, что при стационарной во времени динамике развития вспышек разных видов в среднем в течение одного года в атмосферу выбрасывается около 3.8 млн. т С и в ближайшее 20 лет в результате повреждений лесов насекомыми в атмосферу будет выброшено около 75 млн. т С.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЦЭПЛ РАН (регистрационный номер 1022090800034-7-1.6.19) в соответствии с Распоряжением Правительства Российской Федерации от 2 сентября 2022 года №25-15р в целях реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения, направленного на создание единой национальной системы мониторинга климатически активных веществ.

ШИРОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СТЕПЕЙ И ВЕЛИЧИН ИХ НАДЗЕМНОЙ ПРОДУКЦИИ В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Титлянова А.А.

Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия
atitlyanova@mail.ru

Аннотация: Проанализированы данные распределения по широтному градиенту величин надземной продукции (ANP) в экосистемах луговых, настоящих и сухих степей. Показано, что выделяемые в литературе луговые степи не отличаются от настоящих степей ни по месту расположения, ни по величине ANP. Сделан вывод о правомочности объединения луговых и настоящих степей в единую степную зону.

1. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Полоса степей в Северной Евразии охватывает пространство от 36° до 116° в.д. и от 56° до 43° с.ш. Обычно все пространство степей делят на 3 зоны: луговых, настоящих и сухих степей (Базилевич, 1993). А существуют ли отдельные зоны луговых, настоящих и сухих степей? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим распределение степных экосистем и величин их надземной продукции (ANP) по широтному градиенту.

2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего рассмотрено 37 вариантов степных фитоценозов, из них — 9 луговых, 17 настоящих и 11 сухих степей. Включены как заповедные варианты, так и с легкой пастбищной нагрузкой. В северной части ареала от 56° до 53° с.ш. исследованы фитоценозы 5 луговых и 3 настоящих степей (Таблица). Степи лежат в пределах от 39° до 91° в.д.

Таблица – Распределение исследованных степных фитоценозов по широтному градиенту

Широта, °	Количество фитоценозов		
	Луговые степи	Настоящие степи	Сухие степи
42 - 43			2
43 - 44			3
44 - 45			
45 - 46			1
46 - 47			
47 - 48		2	
48 - 49			
49 - 50		2	
50 - 51	1	2	2
51 - 52	3	4	2
52 - 53		4	1
53 - 54		1	
54 - 55	3	2	
55 - 56			
56 - 57	2		

В следующую группу степей, лежащих от 53° до 50° с.ш., входят фитоценозы 4 луговых, 10 настоящих и 5 сухих степей, которые находятся в широком диапазоне долгот от 36° до 116° в.д. В пространстве от 50° до 42° с.ш. исследованы 4 фитоценоза настоящих степей, лежащих на западе на 38-39° в.д.; и 6 вариантов сухих степей в диапазоне долгот от 43° до 78° в.д.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Считается, что луговые степи продуктивнее настоящих. Продукция луговых степей в интервале широт от 50° до 56° меняется от 3.1 до 10.2 т/га в год, настоящих степей — от 2.2 до 6.7 т/га в год. Следовательно, продукция от 3.1 до 6.7 т/га в год может принадлежать как луговым, так и настоящим степям. Зона сухих степей выражена достаточно хорошо, однако на площади этой зоны имеются настоящие степи, лежащие на самом западе рассматриваемой территории, где всего теплее и влажнее. Среднее значение ANP для настоящих степей в этой зоне составляет 4.4; для сухих — 2.0 т/га в год.

Представленные данные показывают, что большинство луговых степей не отличаются от настоящих ни по месту расположения, ни по величине продукции. Следовательно не существует отдельно зоны луговых и настоящих степей, а существует лишь степная зона, включающая как луговые, так и настоящие степи. Сухие степи низкопродуктивны, продукция сухих степей меняется от 1.3 до 3.7 т/га в год, они занимают широкое пространство и представляют собой отдельную зону, отличаясь от луговых и настоящих степей величиной ANP, почвами и видовым составом растений, большинство из которых ксерофиты.

Следовательно, все степи образуют две зоны: степную и сухостепную.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 1993. 293 с.

О ТЕОРЕМЕ ОТБОРА В СИСТЕМАХ С НАСЛЕДОВАНИЕМ

Топаж А.Г.

ООО "Бюро Гиперборея", Санкт-Петербург, Россия
aleksandr.topazh@bureauhyperborea.ru

Аннотация: В докладе приводится анализ теоремы А.Н. Горбаня об отборе в системах с наследованием. Приведены контрпримеры, которые ставят под сомнение универсальность основного утверждения теоремы о дискретности носителя предельного устойчивого распределения и очерчивают границы его применимости.

ВВЕДЕНИЕ

В своей масштабной работе (Gorban, 2007) А.Н. Горбань сформулировал так называемую теорему отбора для систем с наследованием. Она представляет собой следующее утверждение. Пусть рассматривается динамика численности и структуры неоднородной популяции под действием механизмов наследования и естественного отбора. Изменение численности каждого клона внутри популяции подчиняется обобщённому мальтузианскому уравнению

$$\frac{d\mu(x)}{dt} = k_\mu \cdot \mu(x), \quad (1)$$

где x – значение количественного признака, по которому производится классификация клонов, $\mu(x)$ – численность клона с данным значением признака, а k_μ – коэффициент репродукции или приспособленность клона. Эта приспособленность может произвольным, сколь угодно сложным образом зависеть как от значения признака, так и от численностей как самого этого клона, так и всех остальных клонов популяции. В общем случае выражение (1) представляет собой нелинейное интегро-дифференциальное уравнение. Его характерной особенностью является то, что изменение численности пропорционально самой численности, то есть особи одного клона не могут быть произведены особями других клонов (абсолютная наследственность и отсутствие мутационной изменчивости). Будучи переписано в терминах частоты, (1) превращается в основное репликаторное уравнение (Page, Novak, 2002)

$$\frac{df_\mu(x)}{dt} = f_\mu(x) \cdot (k_\mu - \bar{k}), \quad (2)$$

где \bar{k} – среднее значение приспособленности по всей популяции.

Теорема Горбаня гласит, что если существует решение уравнения (1) в виде асимптотически стабильного предельного распределения, то его носитель всегда будет дискретным. Иными словами, если под действием отбора популяция не вырождается, то в ней, в конце концов, остаётся только счётное конечное число клонов с конкретными значениями признака $x_i, i = 1, \dots, N$. Данный вывод является частным случаем принципа конкурентного исключения Гаузе, во всяком случае, он ему не противоречит. Для большого количества конкретных примеров и видов функции приспособленности он действительно оказывается справедливым (Топаж, 2021). И любое исходное непрерывное распределение признака стремится в пределе к одной или сумме нескольких дельта-функций (в популяции остаётся только один или несколько одинаково приспособленных конкретных клонов, а всё остальное их многообразие элиминируется). Математическое доказательство теоремы Горбаня строится на простом факте – любое гипотетическое непрерывное предельное распределение оказывается неустойчиво к бесконечно малому в интегральном смысле возмущению – игольчатой вариации полного исключения из популяции конкретного клона. Так как согласно (1) после этого данный клон никак не сможет появиться в ней снова.

Однако, несмотря на математическую строгость и формальную неопровержимость данного доказательства, существует ряд контрпримеров и соображений, которые ставят под

сомнение универсальность выводов из теоремы. В этих примерах предельное распределение для исходного непрерывного распределения признака при его "естественной" эволюции всё-таки оказывается непрерывной функцией. Ниже приводится их краткий перечень и анализ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Первым и самым очевидным контрпримером может служить случай, когда в качестве функции приспособленности выбирается простейшая формализация $k_\mu = A - \mu(x)$. Легко показать, что тогда все клоны в популяции эволюционируют независимо друг от друга, подчиняясь одинаковому логистическому уравнению. А предельной и устойчивой структурой будет равномерная функция распределения всех клонов на интервале допустимых значений признака.

Второй пример – неоднородное логистическое уравнение, когда функция приспособленности каждого клона одинаково зависит от общей численности популяции N .

$$k_\mu = b(x) \cdot \left(1 - \frac{N}{N_{LIM}}\right). \quad (3)$$

Нетрудно показать (Karev, 2010), что в этом случае предельное асимптотическое распределение численностей также остаётся непрерывным. Это объясняется тем, что вследствие плотностного лимитирования ёмкость экологической ниши для ВСЕХ клонов достигается гораздо быстрее, чем происходит вытеснение менее приспособленных клонов из популяции под прессом естественного отбора. Здесь уместно поговорить о том, насколько эти две формализации являются биологически обоснованными, но это не умаляет математического смысла соответствующих результатов.

И, пожалуй, наиболее впечатляющий контрпример – результаты теоретического исследования динамики частот клонов популяции, в которой разделяющий признак – это вероятность выбора одной из двух альтернатив для смешанной стратегии в простейшей эволюционной игре (Karev, 2018). В упомянутой работе показано, что если соотношение базовых выигрышей отвечает конфигурации "ястребы-голуби", то предельным распределением соответствующего репликаторного уравнения всегда будет непрерывная функция, то есть "выжившими сильнейшими" в дарвиновском смысле окажутся все без исключения клоны в популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Перечень контрпримеров позволяет взглянуть на теорему отбора с новой точки зрения. Видимо, правильным будет утверждать, что её базовое утверждение о дискретности носителя предельного устойчивого распределения справедливо лишь для очень строгого понимания устойчивости. В то же время, для условий "естественного" и "гладкого" течения процесса отбора (без случайных полных вымираний или, наоборот, инвазии нового клона) оно в ряде случаев оказывается неверным.

ЛИТЕРАТУРА

- Gorban A.N. Selection theorem for systems with inheritance // *Mathematical Models of Natural Phenomena*. 2007. 2(4), P. 1–45
- Karev G.P. On mathematical theory of selection: continuous time population dynamics // *Journal of Mathematical Biology*. 2010, (60), P. 107–129.
- Karev G.P. Evolutionary games: Natural selection of strategies. In: *Modeling Evolution of Heterogenous Populations* 2018.
- Page K.M., Nowak M.A. Unifying evolutionary dynamics // *Journal of Theoretical Biology*. 2002, 219(1), P. 93–98.
- Топаж А.Г. Экология, экономика и этика сообществ простейших социальных организмов. В сборнике: Математическое моделирование в экологии (ЭкоМатМод). Материалы Седьмой Национальной научной конференции с международным участием. Пущино, 2021. С. 133–135.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОЛЕЗНОЙ МУТАЦИИ В КОНТЕКСТЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ С ИНВАЗИВНЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Устинова Е.Н.¹, Лысенков С.Н.²

¹*Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия*
ustinolena@ya.ru

²*Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия*
s_lysenkov@mail.ru

Аннотация: В работе представлено моделирование распространения мутантного аллеля, позволяющего насекомым-фитофагам потреблять инвазивные растения так же эффективно, как аборигенные. Ключевыми факторами, влияющими на успешную адаптацию и расширение трофической ниши, являются большое число поколений, высокая численность инвазивных растений, высокая частота условно нейтрального аллеля и ассортативное скрещивание.

1. ВВЕДЕНИЕ

Инвазивные растения во вторичном ареале, как правило, избавлены от пресса фитофагов, что позволяет им вкладывать меньше ресурсов в защиту, а использовать их на рост и распространение, однако со временем у местных насекомых-фитофагов могут появиться и распространиться полезные мутации, позволяющие эффективно потреблять инвазивные виды.

Математическая основа для анализа распространения полезных мутаций в популяции была разработана Рональдом Фишером в его работе "The Genetical Theory of Natural Selection" (Fisher, 1930). Мы использовали эту концепцию, чтобы ответить на вопрос, в каких случаях в популяции фитофага может закрепиться и распространиться полезная мутация, позволяющая более эффективно потреблять инвазивное растение. При этом нашей основной целью было определение факторов, влияющих на распространение этой мутации, вместо прямой оценки адаптивной ценности мутации в традиционном смысле.

2. МЕТОДЫ

В нашей модели мы рассматриваем два вида растений – аборигенное и инвазивное, поражаемые одним видом насекомого-фитофага. У фитофага есть две популяции, связанные с этими двумя видами растений, размеры которых моделируются отдельно. Фитофаг имеет две экологические расы, определяемые одним диаллельным локусом: у дикого типа эффективность питания инвазионными видами ниже на аборигенном растении, у мутанта одинаково эффективно питаются как аборигенные, так и инвазионные виды растений. Гетерозиготы имеют фенотип дикого типа (полное доминирование).

На первом этапе модели мы имитируем питание фитофагов и их экспоненциальный рост в зависимости от численности растений (Kang et al., 2008). При этом эффективность превращения биомассы растений в биомассу насекомых у дикого типа при питании на инвазивных растениях ниже, чем на местных, в то время как у мутантов эти показатели одинаковы на обоих типах растений. Это означает, что обе расы фитофагов способны питаться и на местных, и на инвазивных растениях, но у дикого типа ухудшается адаптивность при питании на инвазивных растениях. Рост численности фитофагов ограничивается конкуренцией в среде, задаваемой численностью растения. Модель предполагает, что фитофаги не оказывают влияния на растения. Это допущение обосновано тем, что фитофаги могут существенно влиять на растения только при очень высокой численности.

На следующем этапе происходит расселение фитофагов: 99% популяции остаются на том же растении, на котором питались, а 1% переходит на другое. Это создает поток генов между популяциями фитофагов, обитающими на разных растениях. Третий этап – скрещивание (панмиктическое или полное асортативное) с выбором среды: фитофаги скрещиваются на том же виде растений, на котором они оказались после предыдущего этапа. В следующем поколении снова происходит питание, рост численности, расселение и скрещивание.

Мы запускали модель при разных исходных параметрах и смотрели соотношение аллелей дикого типа и мутантного в популяциях, живущих на аборигенном и инвазивном растениях. В каждой из популяций может происходить один из трех вариантов: элиминация аллеля дикого типа (таковой считали ситуацию, когда его частота в популяции была меньше 0.05), элиминация мутантного аллеля, сосуществование двух морф (частоты обоих аллелей больше 0.05).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно результатам моделирования, распространение мутантного аллеля, полезного в присутствии инвазионного вида, проходит следующие последовательные этапы: преобладание дикого типа на обоих растениях -> сосуществование обеих морф на инвазивном растении, тогда как дикий тип по-прежнему преобладает на аборигенном растении -> сосуществование обеих морф на обоих растениях -> мутантный аллель преобладает на инвазивном растении, тогда как оба аллеля все еще сосуществуют на аборигенном растении -> преобладание мутанта на обоих растениях. На темп этого перехода влияют разные факторы, которые определяют диапазоны параметров для достижения каждой конкретной стадии через определенное количество поколений. Наша модель выделяет несколько ключевых факторов, влияющих на темпы распространения условно полезных мутантных аллелей, позволяющих расширить трофическую нишу за счет возможности эффективно потреблять инвазивное растение.

Во-первых, результаты моделирования показывают, что процесс фиксации мутаций требует значительного числа поколений, поэтому скорость размножения и время генерации насекомых играют важную роль в распространении мутаций. Во-вторых, для вытеснения аллеля дикого типа требуется высокая относительная численность инвазивного растения. В-третьих, на результаты моделирования сильно влияет исходное распределение частот генотипов: для быстрого и успешного распространения мутантный аллель должен уже достичь заметного обилия в исходной популяции, что возможно если мутантный аллель не влияет на приспособленность на аборигенном растении и может свободно распространяться в этой популяции (Креславский-Смирнов, 1987). В-четвертых, распространению мутантных аллелей может способствовать асортативное скрещивание.

Таким образом, наша модель выявляет несколько критически важных факторов, воздействующих на скорость распространения полезных мутаций среди фитофагов, а также подчеркивает, как исходные условия и допущения могут влиять на динамику распространения этих мутаций.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00090).

ЛИТЕРАТУРА

- Креславский-Смирнов А.Г. Эколого-генетическая структура популяций у насекомых. Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: МГУ. 1987. 31 с.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford. 1930. 272 p.
- Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant–herbivore model. *Journal of Biological Dynamics*. 2008. V. 2. № 2. P. 89–101.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОБЩИХ РЕСУРСОВ – ПРОСТЫЕ ПРИЧИНЫ ОТЛИЧАТЬСЯ ОТ ДРУГИХ

Ухманьски Я.

Университет Кардинала Стефана Вышиньского в Варшаве, Польша
j.uchmanski@uksw.edu.pl

Аннотация: Существуют простые примеры того, как индивидуальная изменчивость количества ресурсов, поглощаемых особями из окружающей среды, может возникать из-за физической природы этих ресурсов, без взаимодействия между особями: (1) особи вида фитопланктона случайно перемещающиеся в освещенном сверху столбе воды, (2) сидячие организмы, случайно распределенные в двухмерной плоскости, и (3) хищники, охотящиеся за пищей в виде частиц.

1. ВВЕДЕНИЕ

Экологи исследовали скорость потребления, ассимиляции и респирации у многих видов животных (Duncan, Klekowski, 1975). Эти опыты проводились в лабораторных условиях и по одной из двух схем. Исследовался либо энергетический баланс отдельного организма, либо рассматривались суммарные значения параметров энергетического баланса для большего числа особей, а затем результаты усреднялись путем деления их на число особей, участвовавших в эксперименте. Классические модели математической экологии описывают динамику плотности популяций и поэтому интересуются переменными, которые по своей природе игнорируют тот важный факт, что популяция состоит из особей. В последние два десятилетия очень интенсивно развивается так называемый индивидуальный подход к моделированию динамики экологических систем (Grimm, Railsback, 2005). Он состоит в математическом описании судеб отдельных особей в популяции. Таким образом, если в индивидуальной модели мы хотим описать рост особей, а затем производство потомства, возникает вопрос об индивидуальной изменчивости параметров энергетического баланса. Цель данной работы — привлечь внимание к проблеме индивидуальной изменчивости и ее важности для рассмотрения динамики экологических систем, указав несколько простых ситуаций, в которых, в силу чисто физических характеристик среды и весьма общих для всех особей особенностей их поведения при использовании доступных ресурсов, количество получаемых особями ресурсов будет отличаться.

2. ФИТОПЛАНКТОН

N клеток фитопланктона распределены в начальный момент случайным образом на двухмерной плоскости, освещенной сверху. Модель имитирует случайные движения клеток фитопланктона. На каждом временном шаге записывается интенсивность света, с которой столкнулась клетка фитопланктона, и которая экспоненциально зависит от расстояния между текущим местоположением клетки и верхним краем пространства, где интенсивность света максимальна. Результаты были добавлены к индивидуальной истории интенсивности света, с которой каждая клетка сталкивалась во время своего движения. На рис. 1 показан пример распределения суммарной интенсивности света, полученной индивидуальными клетками.

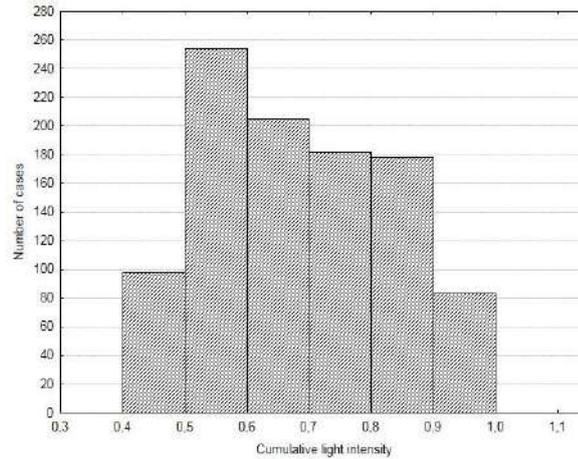


Рис. 1. Распределение кумулятивной интенсивности света при $N = 1000$, после 1000 временных шагов. Параметры экспоненциальной функции: $I_{\max} = 100$ и $\varepsilon = 0,01$. По горизонтальной оси отложены относительные значения кумулятивной интенсивности света как доли от его максимального кумулятивного значения.

3. СИДЯЧИЕ ОРГАНИЗМЫ

Сидячие организмы, случайно расположенные на плоской двухмерной поверхности, разделенной на квадратные ячейки одинакового размера. Условия жизни организмов определяются расстояниями до ближайших соседей. На рис. 2 показан пример такой ситуации. На рис. 3А показано распределение кумулятивных расстояний до соседей, когда учитывались только соседи, находящиеся на расстоянии одной ячейки. Для результатов, показанных на рис. 3В, учитывались также соседи, которые находились на расстоянии двух ячеек.

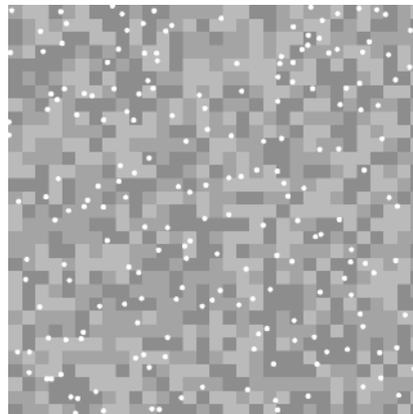


Рис. 2. Изображение поверхности, разбитой на 900 квадратных ячеек. Для отображения ячеек использовались различные оттенки серого. Белые точки представляют собой 200 сидячих организмов, случайно распределенных по поверхности. В клетке может быть не более одного организма.

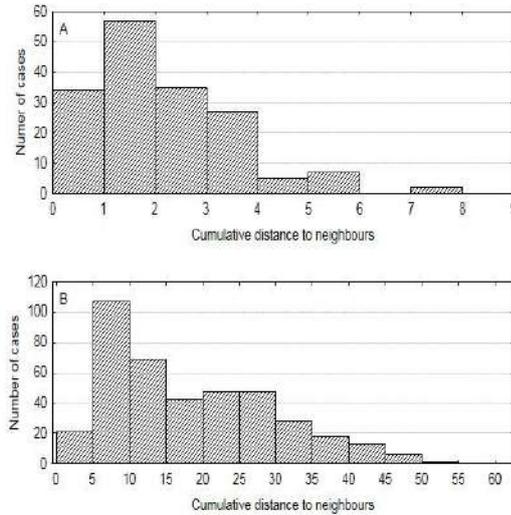


Рис. 3. Распределения кумулятивных расстояний до ближайших соседей для 200 организмов, случайно распределенных по поверхности из 900 ячеек: А, подсчитывались соседи на расстоянии не более 1 ячейки; В, подсчитаны соседи в пределах 2 ячеек.

4. ХИЩНИКИ

Добычей хищника являются частицы. Хищник имеет вероятность p поймать пищевую частицу. Моделирование проводилось для 100 хищников, каждый из которых провел по 100 охот. Результаты проиллюстрированы распределением числа пойманных частиц пищи (рис. 4А, В, С). Расчеты проводились также для ситуации, когда в окружающей среде присутствуют два вида частиц-жертв. Вероятность поймать частицу одного из них равна p_1 , а другого - p_2 . Рис. 4D иллюстрирует двухмерное распределение количества захваченных частиц обоих типов.

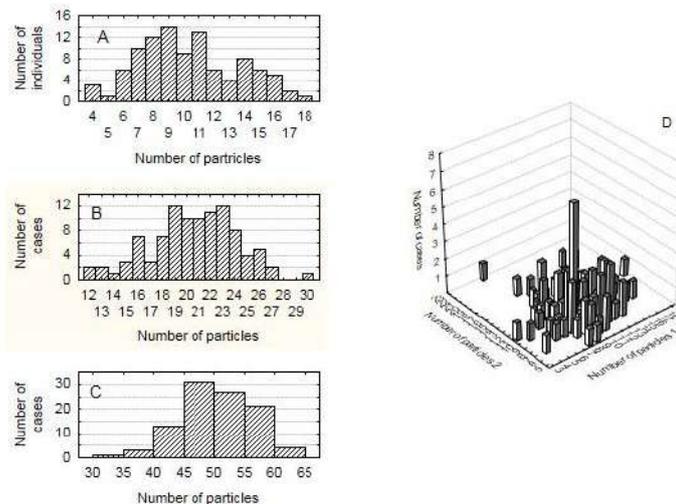


Рис. 4. Распределения числа частиц-жертв, пойманных 100 хищниками, каждый из которых совершил по 100 охот. Один тип частиц: А, $p = 0,1$; В, $p = 0,2$; С, $p = 0,5$. Два типа частиц: D, распределения числа захваченных частиц двух типов, расчеты проводились для $p_1 = 0,1$ и $p_2 = 0,1$.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость природы обычно принимается как своего рода шум, который необходимо убрать. Это то, что делают экологи-теоретики, когда строят модели динамики плотности популяций. То же самое делают полевые экологи и экспериментаторы, когда изучают различия в средних значениях. В теоретической экологии при анализе причин наблюдаемых явлений часто используются так называемые нейтральные или нулевые модели и гипотезы (Hubbell, 2001; Chave, 2004; Leight, 2007). Они используются для обозначения случайных или небиологических факторов, которые могут вызывать появление тех или иных особенностей экологических систем. Примеры, представленные в этой статье, как раз и являются такими нуль-моделями. Они показывают, что индивидуальная изменчивость количества ресурсов, получаемых индивидами, может быть обусловлена физическим характером среды, в которой они живут, характером необходимых для них ресурсов и общими для всех индивидов характеристиками образа жизни. Ни один из приведенных выше примеров не предполагал существования экологических взаимодействий между потребляющими ресурсы особями.

Так называемое идеальное свободное распределение индивидов (IFD – Fretwell, Lucas, 1970; Weber, 1998) является лишь одним известным примером нулевой модели, показывающей, что при определенных условиях возможно равное распределение ресурсов между индивидами, пользующимися общими ресурсами. Пусть особи растительноядного зоопланктона активно перемещаются в столбе воды. Градиент питания является дискретным. Глубина измеряется с постоянным пространственным шагом, в каждом интервале глубины количество пищи постоянно, хотя и уменьшается с глубиной. Внутри каждого интервала глубины распределение ресурсов между особями одинаково. Тогда свободно перемещающиеся особи всегда могут быть распределены в этом градиенте таким образом, чтобы все особи во всем градиенте получали одинаковое количество пищи (Maszczyk и др., 2018).

ЛИТЕРАТУРА

- Chave J. Neutral theory and community ecology // *Ecology Letters*. 2004. V. 7. P. 241-253.
- Duncan A., Klekowski R. Z. Parameters of energy budgets // *Methods of Ecological Bioenergetics*. Отв. Ред. Grodziński W., Klekowski R. Z., Duncan A. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1975. С. 97-147.
- Grimm V., Railsback S. F. Individual-based modelling and ecology. Princeton: Princeton University Press, 2005.
- Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- Fretwell S. D. , Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds // *Acta Biotheoretica*. 1970. V. 19. P. 16-36.
- Leight E. G. Neutral theory: a historical perspective // *Journal of Evolutionary Biology*. 2007. V. 20. P. 2075-2091.
- Maszczyk P., Babkiewicz E., Czarnocka-Cieciura M., Gliwicz Z. M., Uchmański J., Urban P. Ideal free distribution of *Daphnia* under predation risk - model predictions and experimental verification // *Journal of Plankton Research*. 2018. V. 40. P. 471-485.
- Weber T. P. News from the realm of the ideal free distribution // *Trends in Ecology and Evolution*. 1998. V. 13. N. 3, P. 89-90.

МОДИФИКАЦИЯ ФУНКЦИИ ЗАВИСИМОСТИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОТ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ В МОДЕЛИ ROMUL_NUM

Фролов П.В.¹, Быховец С.С.¹

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*
frolov@pbcra.ru

Аннотация: предложена функция для описания зависимости микробиологической активности от влажности почвы, разработанная с учетом физико-химических и биологических процессов. Проведенные вычислительные эксперименты показали существенное улучшение прогнозных оценок эмиссии при применении предлагаемой функции в модели Romul_Num.

1. ВВЕДЕНИЕ

Почва является крупнейшим наземным резервуаром углерода (IPCC, 2023), и точность прогнозирования скорости трансформации пулов органического вещества в зависимости от факторов окружающей среды имеет решающее значение для прогнозирования концентрации углекислого газа (CO₂) в атмосфере. Наряду с температурой, влажность является наиболее важным фактором окружающей среды, контролирующим микробиологическую активность (МА) в почве (Moyano et al., 2013), на долю которой приходится около половины эмиссии CO₂ из почв. Низкая влажность снижает МА за счет замедления переноса растворенных веществ в почве и может заставить микроорганизмы впасть в состояние покоя в экстремально сухих условиях (Manzoni et al., 2012). И наоборот, высокая влажность снижает МА в почве, препятствуя поступлению кислорода (O₂) из атмосферы (Moyano et al., 2013). Взаимосвязь между МА и влажностью зависит от типа и характеристик почвы, что усложняет разработку механистических моделей для прогнозирования реакции МА на изменение влажности (Faloan et al., 2011).

Необходимость совершенствования учета в наших моделях влияния влажности почвы на процессы микробиологической трансформации органического вещества была отмечена в недавних работах [Припутина и др., 2020, 2023]. Это стало очевидным, прежде всего, в связи с завышением модельных оценок эмиссии CO₂ в засушливые годы. Для решения этой задачи, помимо перехода с месячного шага моделирования на суточный (Шанин и др., 2022; Припутина и др., 2023), было признано необходимым уточнение функций, описывающих влияние влажности почвы на моделируемые процессы.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На настоящий момент существуют два основных подхода к моделированию зависимости МА от влажности почвы. Первый – это использование эмпирических функций, параметры которых подбираются с использованием наборов данных, полученных на конкретных территориях, что приводит к значительной неопределенности при их применении к другим территориям или распространении на региональные и глобальные масштабы (Faloan et al., 2011). Для уменьшения неопределенности в прогнозировании МА были разработаны механистические модели, включающие физико-химические и биологические процессы, однако их применение часто сильно ограничено, в основном из-за отсутствия количественных связей между параметрами модели и свойствами почвы и, как следствие, сложности параметризации этих моделей (Moyano et al., 2013).

В работах Zhifeng Yan с соавторами (Yan et al., 2016, 2018) была предложена функция зависимости МА от влажности, разработанная с учетом основных физико-химических и биологических процессов, контролирующих МА в почве. Предполагается, что органический углерод первоначально адсорбируется на минеральных поверхностях почвы и потребляется

микроорганизмами в два этапа: ОрВП после десорбции переходит в растворимые формы, а затем диффундирует в районы обитания микроорганизмов, где подвергается биологической деградации. В связи с этим скорость оборота ОрВП связана со степенью коллокации между ОрВП и микроорганизмами. Следовательно, если МА почвы лимитируется доступностью органического углерода, то ее зависимость от влажности должна соответствовать зависимости потока доступного микроорганизмам растворенного ОрВП от влажности. При содержании воды выше оптимального значения, МА почвы становится лимитированной по O_2 . Учитывая, что диффузией O_2 через жидкость можно пренебречь по сравнению с диффузией через воздух (Cussler, 1997), скорость поступления O_2 из атмосферы в почву можно оценить с помощью диффузии газообразного O_2 на границе почва-атмосфера. Поступающий O_2 диффундирует в почву и попадает в воду, образуя растворенный кислород, который в конечном итоге потребляется микроорганизмами. Следовательно, если МА почвы ограничена доступностью O_2 , то ее зависимость от влажности должна соответствовать зависимости потока доступного микроорганизмам растворенного O_2 от влажности.

Таким образом, данный подход предполагает разделение зависимости МА от влажности на две ветви – восходящую, обусловленную ограничением доступности субстрата (МА прекращается при $\theta = 0$), и нисходящую, обусловленную ограничением доступности кислорода (МА прекращается при $\theta = \phi$). Результирующей функцией является минимальное значение этих двух ветвей, то есть предполагается независимое влияние данных факторов. В то же время, при низкой, но ненулевой влажности почвы, влага остается только внутри почвенных агрегатов, и, соответственно, оказывается недоступной для микроорганизмов. Связь между МА и доступностью воды в почве является результатом ряда взаимодействующих эффектов, начиная от ограничений диффузии и заканчивая физиологическими, биохимическими и экологическими процессами, которые часто действуют разнонаправленно (Mouano et al., 2013). В связи с этим более целесообразным выглядит не выбор минимального значения отклика из двух ветвей функции, а перемножение соответствующих значений. Следствием такого подхода является то, что значение влажности, при котором МА максимальна, является результатом мультипликативного взаимодействия двух факторов и, соответственно смещается относительно θ_{op} в зависимости от свойств почвы.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом вышесказанного функция зависимости МА от влажности почвы, предложенная в работе (Yan et al., 2018), нами была модифицирована следующим образом:

$$f_{\theta} = \frac{K_{\theta} + \theta_{op} - \theta_{th}}{K_{\theta} + \theta - \theta_{th}} \times \left(\frac{\theta - \theta_{th}}{\theta_{op} - \theta_{th}} \right)^{1+a \times ns} \times \left(\frac{\phi - \theta}{\phi - \theta_{op}} \right)^b, \quad (1)$$

где f_{θ} – относительная МА (значение которой в дальнейшем нормируется на локальный максимум МА при θ в диапазоне $\theta_{th} \dots \phi$); θ – объемная влажность почвы ($m^3 m^{-3}$); θ_{th} – влажность, при которой МА прекращается; θ_{op} – влажность, при которой лимитирование МА недостатком растворенного O_2 уравнивает лимитирование МА недостатком растворенного ОрВП при независимом взаимодействии лимитирующих факторов; K_{θ} – константа, отражающая влияние содержания воды на десорбцию органического углерода; ns – степень насыщения, отражающая влияние связности пор на диффузию растворенного ОрВП; ϕ – полная влагоемкость почвы a и b – эмпирические параметры (Yan et al., 2018). Значение θ_{th} рассчитывается согласно (Moldrup et al., 2007):

$$\theta_{th} = 0.8 \times D_B \times \left(\frac{clay}{2.7} + C_C \right), \quad (2)$$

где C_C – концентрация C в почве ($kg\ kg^{-1}$), D_B – плотность естественного сложения почвы ($Mg\ m^{-3}$), $clay$ – доля илистой фракции ($<0.002\ mm$).

На рисунке 1 представлена зависимость микробиологической активности от объемной влажности почвы, рассчитанная по трем уравнениям для органогенного и органоминерального горизонтов почв, характерных для участков мониторинга эмиссии CO₂ с лесных почв: супесчаного дерново-подбура на территории Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника (ПТЗ) и суглинистой серой лесной почвы Опытной полевой станции ИФХиБПП РАН (ОПС).

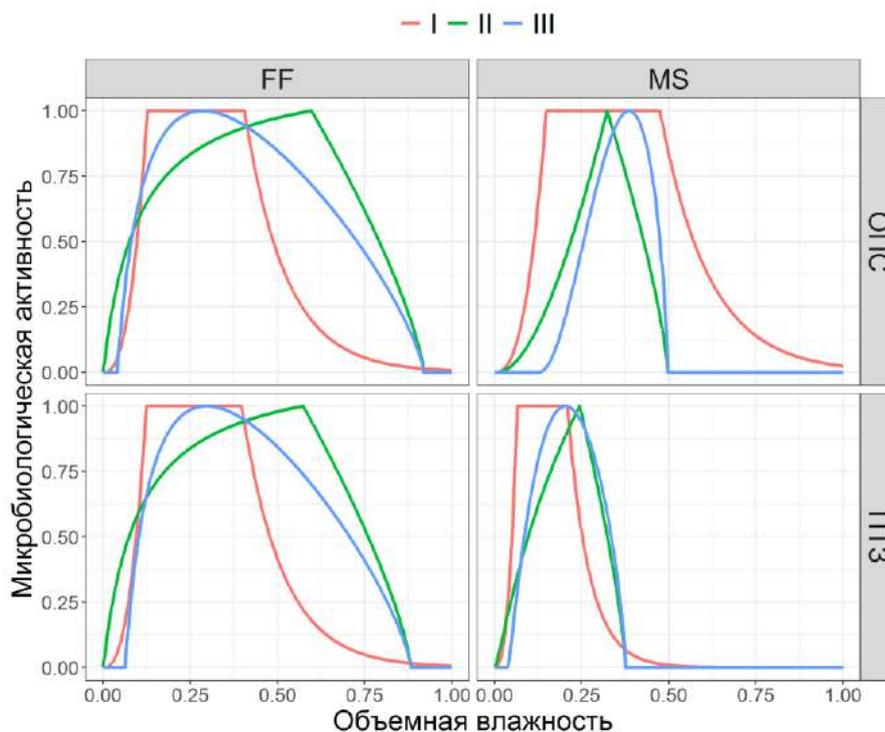


Рисунок 1 – Зависимость микробиологической активности от объемной влажности почвы. FF – органогенный горизонт, MS – органоминеральный горизонт почвы, I – функция, используемая в модели Romul_Hum (Komarov et al., 2017), II – функция, предложенная в работе (Yan et al., 2018), III – модифицированная нами функция, ПТЗ и ОПС – почвы соответствующих ключевых участков

Проведенные вычислительные эксперименты показали существенное улучшение модельных оценок эмиссии при применении предлагаемой функции вместо ранее использовавшейся, в особенности в сочетании с переходом на суточный шаг при моделировании гидротермического режима и динамики органического вещества в новой системе моделей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках выполнения государственного задания № 122040500037-6

ЛИТЕРАТУРА

- Припутина И.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Чертов О.Г., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Мякшина Т.Н. Применение математических моделей ROMUL и Romul_Hum для оценки эмиссии CO₂ и динамики органического вещества в серой лесной почве под листовым лесом в южном Подмосковье // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1262–1275.
- Припутина И.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., Быховец С.С., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Зубкова Е.В., Мякшина Т.Н., Хорошаев Д.А. Имитационное моделирование дыхания лесных почв на примере дерново-подбура хвойно-широколиственного леса в южном Подмосковье // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1128–1142.

- Шанин В.Н., Фролов П.В., Припутина И.В., Чертов О.Г., Быховец С.С., Зубкова Е.В., Портнов А.М., Фролова Г.Г., Стаменов М.Н., Грабарник П.Я. Моделирование динамики лесных экосистем с учетом их структурной неоднородности на разных функциональных и пространственных уровнях // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3.
- Cussler E.L. Diffusion (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1997).
- Falloon P., Jones C.D., Ades M., Paul, K. Direct soil moisture controls of future global soil carbon changes: an important source of uncertainty // Glob. Biogeochem. Cycles. V. 25. 2011. 263–294.
- IPCC. IPCC sixth assessment report (IPCC, Geneva, 2023).
- 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 // Ecol Modell. 2017. V. 345. P. 113–124.
- Manzoni S., Schimel J.P., Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis // Ecology 2012. V. 93P. 930–938.
- Moldrup P., Olesen T., Blendstrup H., Komatsu T., de Jonge L.W., Rolston D.E. Predictive-descriptive models for gas and solute diffusion coefficients in variably saturated porous media coupled to pore-size distribution: IV. Solute diffusivity and the liquid phase impedance factor // Soil Sci. 2007. V. 172. № 10. P. 741–750.
- Moyano F.E., Manzoni S., Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 59. P. 72–85
- Yan Z., Liu C., Todd-Brown K.E., Liu Y., Bond-Lamberty B., Bailey V.L. . Pore-scale investigation on the response of heterotrophic respiration to moisture conditions in heterogeneous soils // Biogeochemistry. 2016. V. 131. P. 121–134.
- Yan Z., Bond-Lamberty B., Todd-Brown K.E., Bailey V.L., Li S., Liu , Liu C. . A moisture function of soil heterotrophic respiration that incorporates microscale processes // Nat Commun. 2018. V. 9. 2562.

АГЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ: ВЛИЯНИЕ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ

Фурсова П.В., Ризниченко Г.Ю., Конюхов И.В., Погосян С.И.

Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия
fursova@biophys.msu.ru

Аннотация: Исследовано поведение агентной модели динамики численности популяции фитопланктона в зависимости от параметров среды. Среда состоит из двух слоёв, в каждом из которых организмам доступен только один из необходимых ресурсов: свет или минеральные вещества. Показано, что различные режимы поверхностной освещенности позволяют получить разнообразные распределения численностей клеток в верхнем и нижнем слое.

1. ВВЕДЕНИЕ

В специализированной интегрированной среде разработки NetLogo (NetLogo, 2023) разработана агентная модель динамики численности популяции диатомовых водорослей, обитающих в двухслойной среде. Компьютерная популяция состоит из совокупности клеток-агентов. Среда обитания представляет собой плоскость, состоящую из ячеек. Каждая ячейка характеризуется двумя величинами: интенсивностью света и содержанием питательных веществ. В верхнем слое содержание питательных веществ принимается равным нулю, интенсивность света падает с глубиной (по вертикали) в соответствии с экспоненциальным законом. В нижнем слое освещенность отсутствует, питательные вещества распределены равномерно, находятся в достатке, их содержание в ячейке не изменяется при потреблении клетками-агентами. Такие особенности среды характерны для краевых северных морей: наличие двух слоев воды с разной плотностью и соленостью обусловлено большим материковым стоком речных вод и таянием льдов. Поступление минеральных веществ из глубинных вод восполняет их содержание в горизонте, доступном для фитопланктона. Популяция клеток водоросли разбита на 2 группы – клетки, находящиеся в верхнем слое среды (ups) и нижнем (downs). Состояние агента описывается плотностью и внутриклеточным содержанием минеральных веществ. Для каждой клетки возможны следующие действия: увеличение или уменьшение плотности; запасание или расходование минеральных веществ; деление; смерть; переход из одной группы в другую; случайное перемещение на заданное расстояние. Функциональные зависимости и значения параметров, использованные в модели, описаны в работе (Фурсова и др., 2023). В основе правил поведения агентов лежит следующая гипотеза. В освещенном слое воды клетка накапливает биомассу за счет фотосинтеза. При этом она увеличивает свою плотность за счет сохранения объема, обусловленного наличием твердых кремниевых створок. С увеличением плотности клетка постепенно опускается до тех пор, пока ее плотность не сравняется с плотностью более соленой и плотной воды. В этом слое, богатом минеральными веществами, клетка восполняет свои внутриклеточные запасы. Оказавшись в условиях отсутствия света, клетка начинает тратить накопленные углеводы на различные метаболические процессы, в том числе дыхание. Выделяющийся углекислый газ удерживается вокруг клетки в образующемся слизевом мешке. При этом удельная масса этого «образования» (клетка + «мешок») постепенно падает. По достижении критического значения плотности клетка всплывает на поверхность, а пузырек газа схлопывается (Фурсова и др., 2023).

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модельные эксперименты демонстрируют существенную зависимость характера поведения общей численности популяции, а также распределения агентов между группами, в зависимости от параметра поверхностной освещенности.

Как увеличение, так и снижение освещенности относительно условной максимально благоприятной может приводить к увеличению периода изменения общей численности. В условиях избыточного освещения происходит более частая гибель клеток. Кроме того, ускоренный расход внутриклеточных запасов минеральных веществ на солнце приводит к более длительному периоду их восполнения в нижнем слое. В результате количество клеток верхней группы варьируется сильнее, периодически снижаясь до 0. При снижении поверхностной освещенности можно наблюдать последовательную смену максимумов численностей агентов в верхнем и нижнем слое. Отметим, что данные экспедиционных исследований свидетельствуют о высокой пространственной и временной неоднородности содержания хлорофилла. Максимум содержания хлорофилла может находиться вблизи поверхности и на глубинах ниже скачка плотности воды или в верхнем и нижнем слоях одновременно. При повторных измерениях смещение судна за счет дрейфа сильно изменяет профиль распределения (Экосистемы..., 2021).

Один из параметров модели задает расстояние, на которое агент смещается в случайном направлении в каждый момент времени. Его можно сопоставить с условиями среды, вызывающими вынужденные перемещения клеток фитопланктона. Так, сильное увеличение этого параметра будет соответствовать повышению волнения на море. Кроме того, влияние на нахождение фитопланктона в той или иной точке среды может оказывать и фактор турбулентности разных видов. Проведенные численные эксперименты показали, что увеличение расстояния, на которое смещаются клетки, в условиях благоприятной поверхностной освещенности приводит к снижению общей численности клеток в сравнении с аналогичным экспериментом в отсутствии значительных перемещений. В условиях более высокой поверхностной освещенности общая численность клеток, перемещающихся на большие расстояния, становится выше, поскольку они оказываются в меньшей степени подверженными фотодеструкции. Динамика численностей каждой из групп также изменяется: при благоприятной поверхностной освещенности максимумы численностей верхних и нижних клеток сменяют друг друга так же, как при пониженной освещенности и несущественных перемещениях.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ №121032500060-0 и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова "Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды".

ЛИТЕРАТУРА

- Флинт М.В., Арашкевич Е.Г., Артемьев В.А. и др. Экосистемы морей Сибирской Арктики. Материалы экспедиционных исследований 2015 и 2017 гг. Москва: Институт океанологии им П.П. Ширшова РАН, 2018. 232 с.
- Фурсова П.В., Ризниченко Г.Ю., Конюхов И.В., Погосян С.И. Агентная модель динамики численности популяций диатомовых водорослей краевых арктических морей в летний период (гипотеза) // Океанология. 2023. Т. 63, № 5. С. 1-11.
- Экосистемы Карского моря и моря Лаптевых. Экспедиционные исследования 2016 и 2018 гг. М.: Издатель Ерхова И.М., 2021. 368 с.
- NetLogo. URL: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/> (дата обращения: 14.08.2023)

РАЗНООБРАЗИЕ КСИЛОБИОНТНЫХ ГРИБОВ НА ВАЛЕЖЕ В СМЕШАННОМ ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЗАВИСИТ ОТ СТАДИИ РАЗЛОЖЕНИЯ И ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ УПАВШИХ ДЕРЕВЬЕВ

Ханина Л.Г.¹, Волобуев С.В.^{1,2}, Шелякин П.В.³, Тутукина М.Н.^{3,4}, Бессонова Т.А.⁵, Бобровский М.В.^{1,6}

¹ *Институт математических проблем биологии РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*

khanina.larisa@gmail.com

² *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

sergvolobuev@binran.ru

³ *Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия*

f.serval@gmail.com

⁴ *Сколковский институт науки и технологий, Москва, Россия*

masha306@gmail.com

⁵ *Институт биофизики клетки РАН, обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*

tatianabessonova66@gmail.com

⁶ *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия*

maxim.bobrovsky@gmail.com

Аннотация: Оценка разнообразия ксилотрофных грибов проводилась через 14 и 15 лет после массового ветровала в широколиственном лесу заповедника «Калужские засеки». Разнообразие грибов оценивалось по учету и сбору плодовых тел базидиомицетов на валежинах восьми видов деревьев и по результатам метагеномных исследований. Анализ показал значимое увеличение разнообразия грибных сообществ в ходе разложения валежа. Наличие стволов разных видов деревьев значимо увеличивало общее гамма разнообразие грибных сообществ.

1. ВВЕДЕНИЕ

Валеж является существенным компонентом функционирования лесных экосистем; он играет важную роль в круговороте питательных веществ в качестве временного запаса углерода и макроэлементов, которые становятся доступными для биоты в процессе деструкции валежа. Одним из основных деструкторов валежа являются деревообитающие грибы. Разлагая валеж, грибы поддерживают биоразнообразие лесных экосистем, способствуют стабилизации углерода, превращая углерод древесины в органическое вещество почвы. Сообщества ксилотрофных грибов отличаются высоким уровнем разнообразия и включают редкие и исчезающие таксоны; особое значение для исследования грибов приобретают молекулярные и в частности метагеномные исследования, позволяющие провести анализ разнообразия грибов не только по плодовым телам, но и выявить их скрытое разнообразие (Kahl et al., 2017; Müller et al., 2020). Целью нашего исследования являлась оценка разнообразия ксилобионтных грибов на валеже восьми видов деревьев, упавших одновременно в результате массового ветровала, который произошел в 2006 г. в широколиственных лесах в заповеднике «Калужские засеки».

2. МЕТОДЫ

Полевые исследования проводили в 2020-2021 гг. на участках массового ветровала, расположенных в экотопах флювио-гляциальных песков и покровных суглинков (Бобровский, Стаменов, 2020). Исследование включало (1) учет и сбор плодовых тел ксилотрофных базидиомицетов на лежащих стволах восьми видов деревьев, упавших во время ветровала, и (2) сбор древесной стружки (стерилизованными сверлами с последующей

заморозкой) с валежа 8 видов деревьев и 5 стадий разложения (не менее, чем в 3х-кратной повторности) для последующего метагеномного анализа. Исследовали валеж семи лиственных видов деревьев *Quercus robur* (далее – дуб), *Fraxinus excelsior* (ясень), *Ulmus glabra* (вяз), *Tilia cordata* (липа), *Acer platanoides* (клен), *Populus tremula* (осина), *Betula pendula* (береза) и одного хвойного вида *Picea abies* (ель). Стадию разложения (от минимальной первой до максимальной пятой) оценивали по общепринятой методике (Renvall, 1995) с модификациями для валежа широколиственных видов деревьев (Khanina, Bobrovsky, 2021; Ханина и др., 2023). Плодовые тела грибов учитывали на площадках длиной 1 м на 17 стволах (383 площадки) и 33 поперечных спилах на 27 стволах. Фиксацию плодовых тел грибов выполняли в соответствии с общепринятыми методами изучения макромицетов (Lodge et al., 2004); идентификацию образцов проводили с использованием методов световой микроскопии и стандартного набора реактивов. В 144 пробах, отобранных для метагеномного анализа, выделяли тотальную ДНК (Qiagen DNeasy PowerSoil Pro Kit). Для оценки состава грибного сообщества секвенировали ампликоны внутреннего транскрибируемого спейсера 2 (ITS2) и выполняли последующий биоинформатический анализ. Таксономическую классификацию вариантов последовательностей ампликонов (ASV) грибов проводили на основе базы данных UNITE с привлечением эталонных последовательностей, полученных путем секвенирования (по Сэнгеру) плодовых тел макромицетов, собранных на исследуемых участках ветровала.

Разнообразие, выявленное на основе плодовых тел базидиомицетов, оценивали суммарно для 17 обследованных стволов и для 7 суррогатных стволов, полученных путем объединения данных по спилам для одного вида дерева; суммарное число встреч макромицетов на площадках в пределах "ствола" использовалось в качестве суррогатного значения их обилия. Для визуализации схожести стволов деревьев и образцов по таксономическому составу грибов использовали методы снижения размерности, такие как метод главных координат (PCoA) и метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Для оценки статистической значимости различий видового состава сообществ грибов, обитающих на различных видах деревьев либо на древесине разной стадии разложения, использовали пермутационный анализ вариаций PERMANOVA (Anderson, 2014). Генерализованную линейную модель (GLM) с пуассоновским распределением ошибок и логарифмической функцией связи использовали для оценки влияния факторов среды (видовая принадлежность валежа, степень его разложения, размерные характеристики и т.п.) на видовое богатство грибных сообществ. Вклад альфа и бета разнообразия в общее гамма разнообразие макромицетов оценивали через аддитивное разбиение биоразнообразия (Crist et al., 2003).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

На исследованных 24 стволах лежащих деревьев по плодовым телам было выявлено 127 видов базидиальных грибов, принадлежащих к 13 порядкам класса Agaricomycetes и 1 порядку класса Dasyscytetes. В отношении типа ксилолиза преобладающей группой (74%) оказались грибы белой гнили (обладающие лигнолитической активностью); грибы бурой гнили (целлюлозоразрушители) составляли 19%. Видовое богатство базидиомицетов значимо позитивно зависело от среднего арифметического значения стадии разложения ствола, рассчитанного для метровых площадок в пределах ствола, и длины ствола. Видовой состав грибного сообщества значимо определялся видовым составом древесного субстрата и стадией его деструкции. Наличие стволов разных видов деревьев являлось значимым фактором при формировании общего гамма-разнообразия макромицетов. Предварительные результаты метагеномного анализа также показывают увеличение видового разнообразия грибного сообщества с увеличением стадии разложения древесины. Грибные сообщества на ранних стадиях разложения часто представлены небольшим количеством доминантных групп. В пределах анализируемой выборки образцов для вида дерева с увеличением стадии разложения доминантные группы грибов меняются, число доминирующих групп

увеличиваются, и группы, обитающие в древесине разных видов на более поздних стадиях разложения, становятся более близкими между собой.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа грибных сообществ, выявленных как по плодовым телам, так и на основе метагеномного анализа, показывают увеличение разнообразия грибных сообществ в ходе разложения валежа. Наличие стволов разных видов деревьев способствуют увеличению общего гамма разнообразия грибных сообществ. Наши результаты, полученные в естественных условиях широколиственного леса, подтверждают результаты полевых экспериментов последних лет (Purahong et al., 2018; Yang et al., 2022) и свидетельствуют о необходимости восстановления и поддержания многовидовых разновозрастных лесов с сохранением валежной древесины.

Работа поддержана проектом РНФ 22-24-01063.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника «Калужские засеки» // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–536.
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э. Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 29–52. doi:10.17223/19988591/62/2
- Andrews S.A. Quality control tool for high throughput sequence data. 2019. Available online: <https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/> (accessed on 16 December 2021).
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C., Summerville K.S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ -diversity // Am. Nat. 2003. V. 162. P. 734–743.
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W. et al. Wood decay rates of 13 temperate tree species in relation to wood properties, enzyme activities and organismic diversities // For. Ecol. Manag. 2017. V. 391. P. 86–95.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // For. Ecol. Manag. 2021. V. 491. 119172.
- Lodge D.J., Ammirati J.F., O'Dell T.E., Mueller G.M., Huhndorf S.M., Wang C.-J., Stokland J.N., Schmit J.P., Ryvarden L., Leacock P.R., Mata M., Umaña L., Wu Q. (Florence), Czederpiltz D.L. Terrestrial and lignicolous macrofungi // Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods. Burlington: Academic Press, 2004. P. 127–172.
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C., Vogel S., Hage J., Weiß I., Baldrian P., Tláškal V., Thorn S. Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent // Oikos. 2020. V. 129. P. 1579–1588.
- Purahong W., Wubet T., Krüger D., Buscot F. Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests // ISME J. 2018. V. 12. P. 289–295.
- Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // Karstenia. 1995. V. 35. P. 1–51.
- Yang S., Poorter L., Kuramae E.E., Sass-Klaassen U., Leite M.F.A. et al. Stem traits, compartments and tree species affect fungal communities on decaying wood // Environmental Microbiology. 2022. doi:10.1111/1462-2920.15953.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОГО ФИТОПЛАНКТОНА ПО ДАННЫМ ОПТИЧЕСКИХ ИЗМЕРЕНИЙ

Хрущев С.С., Плюснина Т.Ю., Дегтерева Н.С., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.

*Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия*
styx@biophys.msu.ru

Аннотация: Предложен комплексный математическо-биофизический подход к оценке физиологического состояния растительных организмов при действии стрессовых факторов. На основе имеющейся в биологической системе иерархии характерных времен проведена редукция детальной модели фотосинтетических процессов, отражающей динамику взаимосвязанных процессов трансформации энергии света и транспорта электронов. Полученная упрощенная модель позволяет провести однозначную идентификацию параметров по экспериментальным данным.

Фотосинтез является ключевым процессом, переводящим энергию солнечного света в доступную для использования живыми существами форму. Фотосинтетический аппарат (ФСА) фототрофных организмов имеет чрезвычайно сложную структурную организацию, обусловленную необходимостью сопряжения физико-химических процессов, имеющих характерные времена в диапазоне от фемтосекунд до секунд и часов. К настоящему времени подробно изучено строение и функционирование ФСА, что позволяет создавать чрезвычайно сложные математические модели, детально воспроизводящие наблюдаемые в экспериментах явления. Такие модели позволяют предсказать, как изменение параметров отдельных реакций скажется на процессе в целом, и понять биофизические механизмы, лежащие в основе функционирования ФСА. Однако детальные математические модели оказываются не слишком эффективными в решении обратной задачи – на основании экспериментальных данных определить параметры происходящих в ФСА процессов. Это связано с тем, что число параметров таких моделей велико, и изменение разных параметров зачастую может приводить к сходным изменениям наблюдаемых в эксперименте сигналов.

Для решения как фундаментальных, так и прикладных задач, связанных с экологическим мониторингом, необходимо разработать упрощенные математические модели, которые могут быть использованы в качестве инструмента для определения параметров происходящих в ФСА процессов на основании экспериментальных данных. Такие модели должны учитывать лишь те процессы, которые являются ключевыми для динамики ФСА. Однако при создании изначально простых моделей неизбежно возникают вопросы: все ли значимые процессы учитываются? Можно ли сопоставить параметры модели с константами скорости конкретных элементарных реакций?

Чтобы ответить на эти вопросы, нами предложен оригинальный математический подход, позволяющий на основе имеющейся в биологической системе иерархии характерных времен провести редукцию детальной модели для получения такой упрощенной модели, которая будет оптимальной для однозначной идентификации параметров по экспериментальным данным (Plusnina et al., 2023). На основе теории сингулярных возмущений проводится редукция блоков детальной модели транспорта электронов в фотосинтетических фермент-субстратных комплексах (фотосистемах I и II, цитохромном b_6/f комплексе, и др.) и формулируются малоразмерные модели, для которых может быть найдено аналитическое решение. Применение этого подхода для создания интегральной модели фотосинтетической электрон-транспортной цепи позволяет существенно уменьшить число уравнений модели. «Медленные» переменные, описывающие динамику редокс-

состояния подвижных переносчиков электрона, в интегральной модели рассматриваются как дополнительные параметры, определяющие состояние трансмембранных комплексов. Это позволяет описать функционирование этих комплексов в терминах «функций отклика», характеризующих зависимость квазистационарной скорости потока электронов через комплекс как от параметров элементарных стадий переноса электрона внутри комплекса, так и от параметров пулов мобильных переносчиков. Получаемая в результате интегральная модель описывается небольшим числом комбинированных параметров, численные значения которых могут быть идентифицированы по экспериментальным данным.

На основе предложенного подхода создана комбинированная модель для оценки гетерогенности кислород-выделяющего комплекса (КВК) и светособирающей антенны фотосистемы II (ФСII). Иерархия характерных времен рассматриваемых в модели процессов позволяет свести модель к системе трех обыкновенных дифференциальных уравнений. Аналитическое решение редуцированной модели с тремя состояниями выражается в виде суммы двух экспоненциальных функций и точно воспроизводит решение всей системы во временном диапазоне от микросекунд до сотен миллисекунд. Сочетание нескольких таких моделей реакционных центров с разными свойствами позволило использовать ее в качестве инструмента для изучения гетерогенности ФСII.

Мы проанализировали кривые индукции флуоресценции, полученные для образцов, обработанных 3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевинной (DCMU):

- 1) для культуры клеток *Chlamydomonas*, выращенной при различной интенсивности света;
- 2) для культуры клеток *Scenedesmus* после кратковременного нагревания с последующим охлаждением;
- 3) для культуры клеток *Chlorella*, выращенной на полной среде и в условиях азотного голодания.

Для уменьшения числа степеней свободы и получения однозначной аппроксимации для каждого случая анализа идентификация параметров проводилась одновременно для всего набора кривых. Для всех случаев была проведена оценка соотношения центров с различным размером антенн (альфа- и бета-центров), а также определена доля активных и неактивных КВК. Модель позволила выявить неочевидные связи между формой кривой индукции флуоресценции хлорофилла *a* и параметрами электронного транспорта в реакционных центрах ФСII.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФ № 22-11-00009.

ЛИТЕРАТУРА

- Plyusnina T.Yu., Khruschev S.S., Degtereva N.S., Voronova E.N., Volgusheva A.A., Riznichenko G.Yu., Rubin A.B.
Three-state mathematical model for the assessment of DCMU-treated photosystem II heterogeneity // Photosyn. Res. 2023, submitted.

МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОГЕННЫХ ЦИКЛОВ В КРУПНОМ ВОДОЕМЕ (НА ПРИМЕРЕ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Цхай А.А.^{1,2}, Агейков В.Ю.¹

¹Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Российская Федерация

²Алтайский государственный технический университет им. И.И. Ползунова, Барнаул, Российская Федерация

tskhai@iwep.ru

Аннотация: Моделируются биогеохимические циклы трансформации лимитирующих элементов в экосистеме крупного водоема. Новизна - в использовании при этом методологии структурно-динамического моделирования. Воспроизведен тренд многолетнего эвтрофирования Новосибирского водохранилища; предсказана реакция изучаемой экосистемы на использование паводковой промывки - метода борьбы с эвтрофированием, используемого в мировой практике.

1. ВВЕДЕНИЕ

Для анализа деградации или восстановления водной экосистемы необходим инструментарий, позволяющий учитывать внутригодовую и многолетнюю сукцессии в звеньях трофической цепи в разных масштабах времени. Методология СДМ (структурно-динамического моделирования) (Jørgensen, 1986) применена для воспроизведения биогенных циклов в пространственно-неоднородном случае крупного водоема.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Рассматривается процесс эвтрофирования в самом крупном в Западной Сибири Новосибирском водохранилище (НВ). Для моделирования пространственно-временной динамики экосистемы последнего используются данные комплексного изучения водоема в 1981 г. и боксовое приближение (Tskhai, Ageikov, 2022). СДМ для поиска реакции экосистемы на нарушение стабильности использует положение о существовании траектории развития, соответствующей максимально возможной упорядоченности живой системы.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

СДМ динамики биогенных циклов (Tskhai, Ageikov, 2021) для семи лет с условиями маловодного 1981 года выявило тренд многолетнего эвтрофирования НВ (рисунок 1).

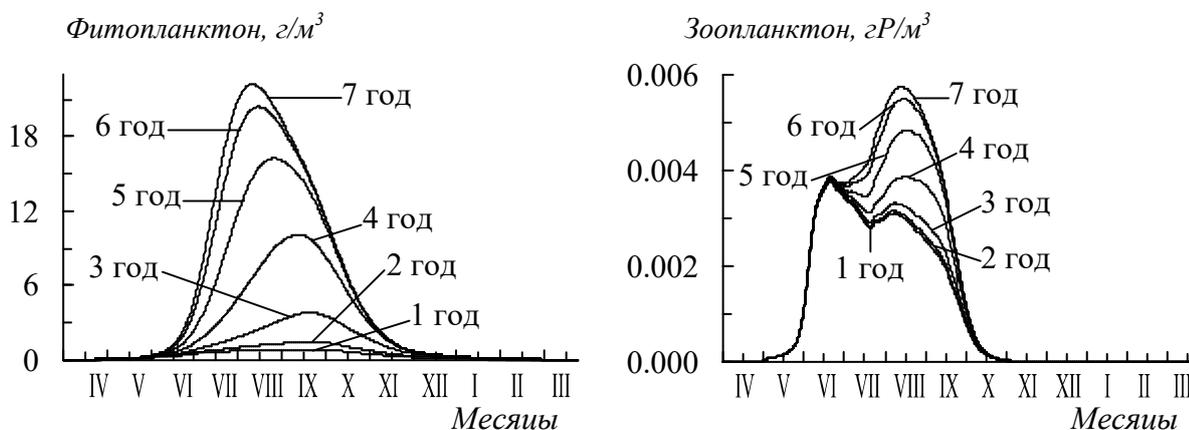


Рисунок 1 - Динамика биомассы фито- и зоопланктона НВ в условиях численного эксперимента (Tskhai & Ageikov, 2021).

Для моделирования реакции экосистемы НВ, помимо реального, 1-го, были сформулированы 2-ой и 3-ий сценарии управления режимом работы ГЭС. Смысл 2-го сценария состоял в том, чтобы пропустить максимальный объем воды через плотину во время паводка, но так, чтобы в ходе дальнейшей эксплуатации можно было проводить речные суда через НВ. В 3-м сценарии, снимается и это ограничение, максимальный уровень воды во время фазы наполнения таков, что в последующие периоды маловодья воды хватает только для водоснабжения населенных пунктов. Результаты расчетов приведены на Рисунке 2.

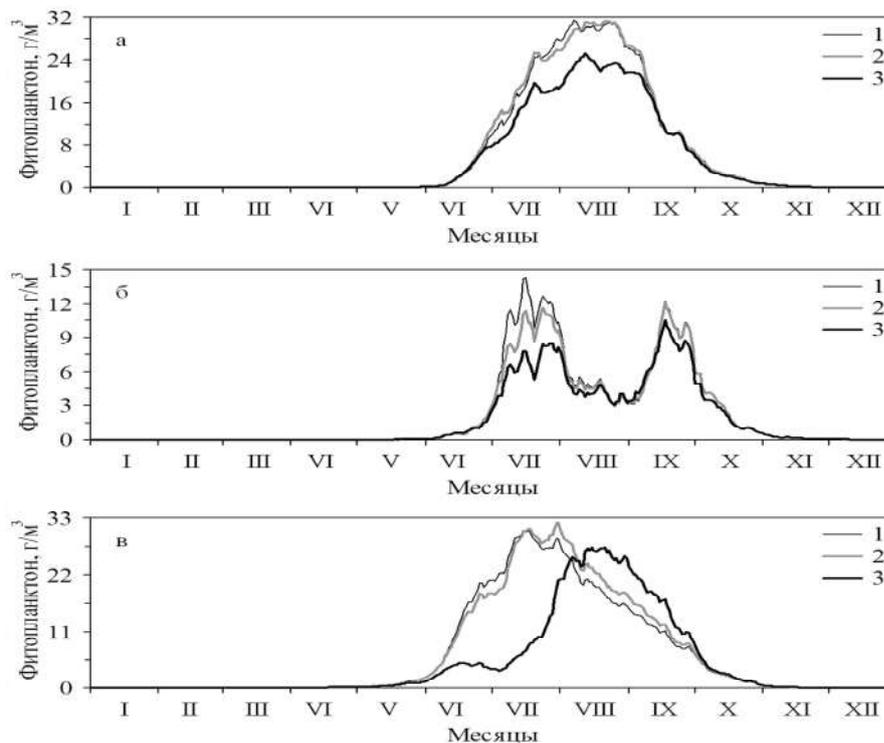


Рисунок 2 – Годовая изменчивость содержания фитопланктона в местах: (а) – максимально подверженных эвтрофированию в центральной части НВ; (б) – у Новосибирского водозабора; (в) у Бердского водозабора для трех режимов эксплуатации НВ в 1981 г.

4. ВЫВОДЫ

Путем применения структурно-динамического моделирования воспроизведен тренд многолетнего эвтрофирования Новосибирского водохранилища с учетом сукцессии планктонных сообществ в разных масштабах времени. Предсказано снижение биомассы фитопланктона до полутора раз в течение года в случае направленного изменения режима эксплуатации гидроузла во время паводка.

Исследование выполнено в рамках научной программы Института водных и экологических проблем СО РАН при поддержке РФФИ, грант № 18-41-220002.

ЛИТЕРАТУРА

- Jørgensen S.E. Structural dynamic model // *Ecological Modelling*. 1986. Vol. 31. № 1–4. P. 1–9.
- Tskhai A.A., Ageikov V.Yu. Spatiotemporal Model of the Ecosystem of the Novosibirsk Reservoir // *Geography and Natural Resources*. 2022. Vol. 43. Suppl. 1. P. S85–S91. DOI 10.1134/S1875372822050171.
- Tskhai A.A., Ageikov V.Yu. Disturbance of sustainability of the reservoir ecosystem: a model approach for assessing and forecasting the long-term process of eutrophication // *Journal of Sustainable Development of Energy, Water and Environment Systems*. 2021. Vol. 9. № 1. 1080327. DOI 10.13044/j.sdewes.d8.0327.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В БИОГЕОХИМИЧЕСКОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ "ПОЧВА- РАСТЕНИЯ-ЖИВОТНЫЕ" В АГРОЭКОСИСТЕМАХ СТЕПНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРО- ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Шешнищан С.С., Шешнищан Т.Л.

*ФГБОУ ВО "Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф.
Морозова", Воронеж, Российская Федерация*
sheshnitsan@gmail.com

Аннотация: Представлены результаты апробации метода наименьших квадратов с предварительной ортогонализацией факторов (МНКО) для моделирования экологического статуса марганца, цинка, меди и молибдена в биогеохимической пищевой цепи степных агроэкосистем. Показано, что использование полученных математических моделей может быть использовано для прогноза элементного статуса животных на основе данных о содержании микроэлементов в почвах и растениях.

Геохимические факторы являются одним из важнейших компонентов окружающей среды, влияющих на жизнедеятельность организмов. Эти факторы охватывают химический состав горных пород, почв и природных вод, а также сложные процессы, связанные с миграцией химических элементов в биосфере. Сложная взаимосвязь микроэлементного состава живых организмов и компонентов биогеохимической пищевой цепи, такими как почва и растения, делает невозможным их раздельное рассмотрение. В ряде исследований показано, что подобная взаимосвязь находит свое отражение в виде тесной корреляционной зависимости между содержанием подвижных форм микроэлементов в почве и их концентраций в тканях животных, в частности, в волосяном покрове крупного рогатого скота (Замана, 2009). В настоящее время метод диагностики элементного статуса сельскохозяйственных животных на основе изучения химического состава волос является одним из самых быстрых и эффективных способов получения адекватной информации при диагностике микроэлементозов и выявления биогеохимических провинций (Ермаков и др., 2018). Однако прямое построение зависимостей содержания микроэлементов в тканях организмов более высоких трофических уровней от валовых концентраций или содержания подвижных соединений в почвах и растениях чаще всего оказывается неоправданным из-за многофакторности самого процесса миграции по биогеохимической пищевой цепи, а также сложных синергических и антагонистических взаимодействий микроэлементов.

Для прогнозирования микроэлементного статуса использовали результаты исследований, полученных авторами ранее в долине нижнего Днестра (Капитальчук и др. 2018; Шешнищан и др., 2018; Шешнищан, 2022). Математическое моделирование при пассивном эксперименте осуществляли методом наименьших квадратов с предварительной ортогонализацией факторов (МНКО) (Долгов, 2010). В качестве факторов оценивали валовое содержание металлов (X_1) и содержание их подвижных форм (X_2) в почвах, а также концентрации элементов в пырее ползучем (X_3) и укосах пастбищных трав (X_4). Зависимой величиной \widehat{Y}_{TE} являлось содержание микроэлементов (TE – trace element) в тканях сельскохозяйственных животных (коров). Математические модели построены для четырёх микроэлементов – марганца, цинка, меди и молибдена, являющихся индикаторными для ландшафтов исследуемого региона. Полученные модели в координатах ортогональных полиномов выглядят следующим образом:

$$\widehat{Y}_{Mn} = 10,70 + 0,0077\Psi_1(Z) \quad (1)$$

$$\widehat{Y}_{Zn} = 27,62 - 0,4217\Psi_1(Z) - 10,39\Psi_2(Z) - 2,9880\Psi_3(Z) \quad (2)$$

$$\widehat{Y}_{Cu} = 9,03 - 0,2297\Psi_1(Z) \quad (3)$$

$$\widehat{Y}_{Mo} = 0,122 + 0,2117\Psi_2(Z) + 0,1315\Psi_3(Z) \quad (4)$$

Нетрудно заметить, что модели построены с учётом не всех четырех факторов. Так, например, марганец (уравнение 1) и медь (уравнение 3) построены с учётом содержания только валовых концентраций элементов в почвах, а цинка (уравнение 2) и молибдена (уравнение 4) – с учётом подвижных форм в почвах и содержания элементов в злаковых растениях. Ни одна из моделей не включает данные по содержанию металлов в пастбищных травах. Дело в том, что для каждого вспомогательного коэффициента модели, стоящего перед соответствующим ортогональным полиномом проводится проверка его значимости при $p < 0,90$ по t-критерию Стьюдента, на основе которой незначимые коэффициенты подлежат исключению из модели. На основании этого косвенно можно судить о вкладе тех или иных биогеохимических факторов в микроэлементный статус животных.

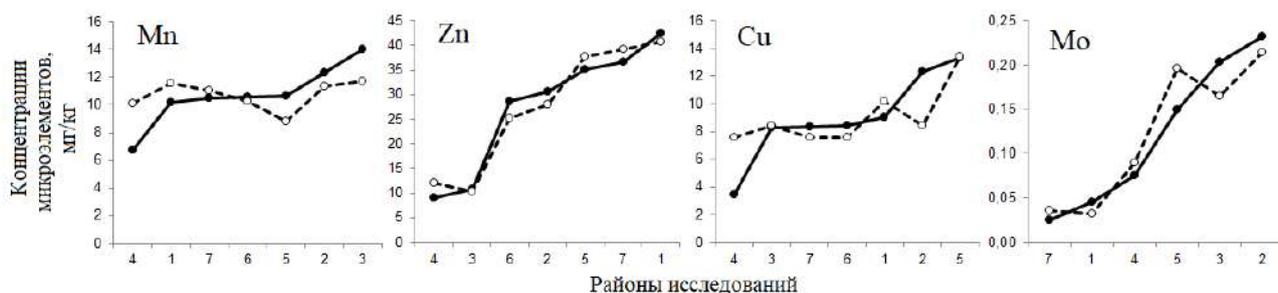


Рисунок 1 – Сравнение результатов моделирования (пунктирная линия) и фактических данных (сплошная линия) для соответствующих районов исследований

Отметим, что все полученные модели подтвердили адекватность экспериментальным данным на основе F-критерия Фишера на 5%-ном уровне значимости. Исходя из рисунка, можно сделать вывод о хорошей сопоставимости результатов моделирования методом МНКО и фактических данных. Действительно, в среднем расхождения составляют 10% для марганца, 7% – для цинка и 11% – для меди. Расхождения результатов моделирования для молибдена оказались в среднем выше и составили 21%.

Таким образом, для прогнозирования экологического статуса марганца и меди требуется оценка валового содержания элементов в почвах как наиболее информативного фактора. Оценка экологического статуса цинка кроме валового содержания в почвах требует оценки подвижных соединений элемента в почвах, а также его концентраций в растительных образцах (злаковые травы). Экологический статус молибдена можно оценить по содержанию его подвижных форм в почвах и содержания в злаковых травах.

ЛИТЕРАТУРА

- Замана С. П. Эколого-биогеохимические принципы оценки и коррекции элементного состава системы почва-растения-животные. М.: ФГБОУ ВО Государственный университет по землеустройству, 2009. 172 с.
- Ермаков В.В., Тютиков С.Ф., Сафонов В.А. Биогеохимическая индикация микроэлементозов. М.: Российская академия наук, 2018. 386 с.
- Шешницан Т.Л., Шешницан С.С., Капитальчук М.В. Содержание марганца, цинка, меди и молибдена в волосяном покрове сельскохозяйственных животных долины Нижнего Днестра // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13, № 4. С. 166–173.
- Капитальчук И.П., Шешницан Т.Л., Шешницан С.С., Капитальчук М.В. Миграция марганца, цинка, меди и молибдена в ландшафтно-геохимических катенах долины Нижнего Днестра // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13, № 2. С. 96–12.
- Шешницан С.С., Шешницан Т.Л. Оценка элементного статуса меди и молибдена в пищевых цепях степных агроландшафтов на основе математического моделирования // Проблемы загрязнения объектов окружающей среды тяжелыми металлами: труды международной конференции. Тула: Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого, 2022. С. 288–292.
- Долгов Ю.А. Статистическое моделирование. Тирасполь: Изд-во Приднестр. ун-та, 2010. 346 с.