



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

Российская академия наук

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 Девятой Национальной научной конференции
с международным участием

Математическое моделирование в ЭКОЛОГИИ

2–4 апреля 2025 года
г. Пущино, Московская область

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

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

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

Московская обл., г. Пущино, ул. Институтская, д. 2, к. 2,
ИФХиБПП РАН.

E-mail: ecomatmod@gmail.com

УДК 57+51-7

ББК 28в6

М34

ISBN 978-5-6043423-5-0



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

Математическое моделирование в экологии / Материалы Девятой Национальной
научной конференции с международным участием, 2–4 апреля 2025 г. –
Пущино, ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2025. 119 с.

Материалы Девятой Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2025) представляют современный уровень научных разработок в этой области знаний. В сборнике представлены материалы докладов, посвященных различным проблемам математического моделирования экологических систем на организменном, популяционном, биогеоценотическом, региональном и глобальном уровнях организации живого покрова. Приведены примеры применения математических моделей в экологических исследованиях, дано описание новых математических методов, используемых для решения задач в разных областях экологии, биологии и почвоведения. 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.

Уважаемые коллеги!

2–4 апреля 2025 г. в городе Пущино прошла Девятая Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2025), 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 биологических и экологических систем, решение которых основано на междисциплинарных взаимодействиях. Применение математических методов и моделей как инструмента поддержки принятия решений востребовано в настоящее время в самых разных областях экологии и управления биоресурсами.

Основными направлениями экологического моделирования в нашей стране традиционно являются моделирование биогеохимических циклов элементов, процессов роста и развития организмов, динамики популяций и сообществ, прогноз изменения биоразнообразия. Важными задачами остаются моделирование инвазии видов, а также влияния на биоту и экосистемы лесных пожаров, всплеск численности насекомых и антропогенных воздействий.

Программа ЭкоМатМод-2025 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-2025 поступило около 70 заявок на доклады из разных научных центров России и других стран. Важным результатом Конференции стало активное участие в ней молодежи.

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, отражая высокий уровень математического моделирования в отечественной науке.

Оргкомитет Конференции выражает благодарность всем, откликнувшимся на инициативу по проведению Конференции.

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> Моделирование метаболизма растительных организмов. Фотосинтез и газообмен в фитопланктоне	7
<i>Адамова В.В.</i> Моделирование потенциальных ареалов чужеродных видов наземных моллюсков на европейской территории России и сопредельных территориях	8
<i>Александров Г.А.</i> О подготовке учебных материалов для обучения «ИИ-специалиста» по поглощению углерода почвами	11
<i>Барцев С.И., Дегерменджи А.Г.</i> Динамика моделей региональных экосистем, взаимодействующих через атмосферу	13
<i>Белотелов Н.В., Сорокина А.Е.</i> Модель лесной растительности с учетом крупных фитофагов и почвенной фауны	15
<i>Горбачева А.Ю., Мешалкина Ю.Л., Добровольская В.А., Романенков В.А.</i> Сравнение методов расчета чистой первичной продукции для оценки потенциала секвестрации органического углерода пахотными почвами выбранных регионов России	18
<i>Гунченкова А.Д., Войтеховский Ю.Л.</i> Скрытый филлотаксис побегов <i>Populus tremula</i>	21
<i>Завалишин Н.Н.</i> Термодинамический вариационный принцип и динамика функционирования биотического круговорота в экосистемах	23
<i>Зеленчук П.А.</i> Эволюционные стратегии конкурирующих популяций в неоднородной среде обитания	26
<i>Зубкова Е.В., Фролов П.В.</i> Развитие подходов к моделированию динамики ценопопуляций растений травяно-кустарничкового яруса	28
<i>Иванова Н.В., Шашков М.П., Созонтов А.Н.</i> Проблемы использования объединенных данных о биоразнообразии для моделирования потенциальных ареалов видов	32
<i>Кивалов С.Н., Курганова И.Н., Быховец С.С., Лопес де Гереню В.О., Хорошаев Д.А.</i> Адекватность использования модельных данных температуры и влажности почвы в эмпирических моделях дыхания почвы	35
<i>Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.</i> Имитационное моделирование процессов восстановления еловых древостоев после выборочных рубок разной интенсивности	38
<i>Колупаева В.Н., Кокорева А.А.</i> Умеем ли мы прогнозировать транспорт пестицидов в почве?	40
<i>Кривина Е.С., Портнов А.М., Темралеева А.Д.</i> Использование различных методов делимитации для разграничения близкородственных видов на примере микроводорослей клады <i>Chlorella</i> (chlorophyta)	42

Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Сапронов Д.В., Хорошаев Д.А. Моделирование интенсивности дыхания почв с использованием гравита Вант-Гоффа	47
Логофет Д.О. Матричные модели популяций с дискретной структурой: новые вызовы и новаторские решения	50
Локишина Л.Я., Вавилин В.А. Модель фракционирования изотопов при ассимиляционном разложении нитрата аэробными метанотрофами	53
Мазина С.Е., Ледащева Т.Н., Назаров С.И., Левашова Е.А., Федоров А.С., Морено Перес Даниэль Алехандро, Головин М.Л., Мальтинова В.Д., Егоров М.И. Моделирование развития ламповой флоры на начальном этапе на примере зеленой водоросли <i>Clorella vulgaris</i>	55
Мартынова А.Л. Изучение пространственной структуры растительных сообществ методами анализа точечных распределений	58
Молчанов А.Г. Расчет баланса углерода в багульниково-сфагновом сосняке и багульниково-сфагновом болоте	60
Мухартова Ю.В., Ольчев А.В., Керимов И.А., Гибадуллин Р.Р., Обаев Е.С. Инверсионное моделирование потоков парниковых газов над неоднородной подстилающей поверхностью	62
Надпорожская М.А. Математические модели для высшего образования естественнонаучного направления	65
Нарыкова А.Н., Плотникова А.С. Геопространственное моделирование запасов углерода лесной подстилки республики Карелия: сравнительный анализ результатов с ранее опубликованными исследованиями	67
Нестеров А.А., Ледащева Т.Н., Даниленко В.Н. Применение регрессионного анализа для моделирования протеомных изменений штамма <i>Devilactobacillus brevis</i> 47F при воздействии бисфенола А	70
Остроумов В. Е. Данные об оптическом поглощении в модели мерзлого суглинка	73
Петросян В.Г., Рубан Г.И., Барабанов В.В., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А. Пространственные модели распространения гребневика <i>Mnemiopsis leidyi</i> в Каспийском море при современных и прогнозируемых климатических условиях в XXI веке	75
Плотникова А.С., Нарыкова А.Н., Архипцева Е.А., Гераськина А.П. Геопространственное моделирование сообществ дождевых червей северо-западного Кавказа методами машинного обучения	78
Припутина И.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., И.Н. Курганова Модельные оценки пространственной неоднородности поступления растительного опада при зарастании пашни лесом	81
Пузаченко М.Ю. Физико-географическое районирование на основе параметров порядка климата, отражения и рельефа	84

<i>Романов М.С., Иванова Н.В.</i> Специфика подготовки первичных данных учётов картирования птиц для публикации в GBIF	86
<i>Сандлерский Р.Б., Деркачева А.А., Котлов И.П., Зигангирова Р.А.</i> Оценка репрезентативности природных условий РФ пунктами наблюдений сети эколого-климатических станций RUFLUX	89
<i>Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.</i> Как оценить влияние закономерно меняющихся во времени факторов на дыхание почвы при анализе многолетних рядов наблюдений? Нормализация данных с использованием машинного обучения	91
<i>Соколов А.В., Болондинский В.К.</i> Умеет ли растение оптимизировать?	93
<i>Суховеева О.Э.</i> Схема расчета поступления и выноса углерода и азота с биомассой сельскохозяйственных культур	95
<i>Суховольский В.Г., Ковалев А.В.</i> Лесные насекомые: как работает природа	97
<i>Суховольский В.Г., Ковалев А.В.</i> Эргодическая гипотеза и динамика численности лесных насекомых	99
<i>Суходоев И.Г.</i> Особенности колебаний трех миграционно связанных популяций	101
<i>Титлянова А.А.</i> Оценки чистой первичной продукции надземной и подземной фитомассы в луговой степи Курской области	103
<i>Топаж А.Г.</i> Генетическая рекомбинация и естественный отбор – аналитические и имитационные модели	105
<i>Ухманьски Я.</i> Почему мне не нравится логистическое уравнение	107
<i>Файкин Г.М., Степаненко В.М., Медведев А.И., Шангареева С.А., Рыжова И.М., Романенков В.А., Хусниев И.Т.</i> Процессы в моделях углеродных циклов в экосистемах суши, через универсальный программный код	112
<i>Хаустов А.П., Редина М.М.</i> Энтропийный метод оценок усложнения биогеохимических систем	114
<i>Цхай А.А., Романов М.А.</i> Моделирование ассимиляции литофильных элементов в экосистеме Телецкого озера	116
<i>Шангареева С.К., Степаненко В.М., Файкин Г.М., Медведев А.И., Рыжова И.М.</i> Применение методов усвоения данных для идентификации почвенных моделей углеродного цикла	118

МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕТАБОЛИЗМА РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ. ФОТОСИНТЕЗ И ГАЗООБМЕН В ФИТОПЛАНКТОНЕ

Абакумов А.И., Пак С.Я.

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

abakumov@dvo.ru

packsa@dvo.ru

Аннотация: в докладе выстраивается цепочка моделей процессов фотосинтеза и дыхания. Основная цель - математически формально описать газообмен в клетках и его роль в метаболических процессах. В докладе приведены примеры компьютерных экспериментов.

Основой жизни являются поступающие в живые организмы энергия и питательные вещества. Метаболизм представляет собой основные процессы преобразования и жизнедеятельности (Rubin, Krendeleva, 2004). Для растительных организмов мы выделили среди них процессы фотосинтеза и дыхания. В балансе этих процессов одну из основных ролей играют газообменные явления: производство и потребление кислорода, углекислоты (Bernard, 2011). В неразрывной связи надо учитывать динамику энергоемких веществ в процессе роста биомассы (Hunter, Laws, 1981).

Построена серия моделей описания процессов газообмена. Модели формализуются как системы дифференциальных уравнений. Исследованы свойства решений: существование равновесных, периодических решений, их устойчивость. В компьютерных экспериментах продемонстрированы более сложные динамические свойства решений. Сделана оценка пригодности моделей к описанию процессов газообмена в растительных организмах. Выбраны модели, наиболее подходящие для исследования процессов газодинамики водных растительных организмов, сконструированы соответствующие модели популяционной динамики.

Модели подготовлены для применения к выбранному району Охотского моря. Предполагается использование данных дистанционного зондирования поверхности моря для исследования газообменных процессов в фитопланктоне с изучением их влияния на функционирование фитопланктона в пространственно распределенном морском регионе.

Благодарности. Работа поддержана грантом РФФИ № 25-21-00070.

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
- 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.
- Rubin A.B., Krendeleva T.E. Regulation of the primary photosynthesis processes // Biophysics. 2004. V. 49(2). P. 239-253.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АРЕАЛОВ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород,
Россия

valeriavladislavna@gmail.com

Аннотация: С помощью методов SDM созданы модели распространения девяти видов наземных моллюсков, которые известны как чужеродные на европейской территории России. Наибольший вклад в модели внесли переменные, содержащие данные о температуре и осадках, а также о типе землепользования. Выявлены регионы, потенциально пригодные для заселения чужеродными видами моллюсков за пределами их нативных ареалов.

Для оценки риска распространения чужеродных видов широко применяются методы экологического моделирования. В частности, с помощью методов моделирования распространения видов (species distribution modeling, SDM) можно определить подходящие местообитания и территории потенциального распространения видов-вселенцев (Srivastava et al., 2019).

Регионом исследования в представленной работе являлась европейская территория России (ЕТР) и сопредельные территории. Расселение наземных моллюсков-вселенцев на эту территорию идет из донорных регионов: Кавказа, Причерноморья, различных регионов Европы (Шиков, 2016). В настоящее время известно, что некоторые наземные моллюски-вселенцы уже образовали достаточно устойчивые популяции в регионе исследования. Эти виды были выбраны в качестве объекта моделирования: *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758; *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828; *Caucasotachea vindobonensis* C. Pfeiffer, 1828; *Harmozica ravergiensis* Férussac, 1835; *Helix lucorum* Linnaeus, 1758; *Helix pomatia* Linnaeus, 1758; *Monacha cartusiana* O.F.Müller, 1774; *Xeropicta derbentina* Krynicki, 1836; *Xeropicta krynickii* Krynicki, 1833.

Данные о находках исследуемых видов были получены из следующих источников: полевых сборов автора; малакологической коллекции Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ; каталога Государственного природоведческого музея НАН Украины (Гураль-Сверлова, Гураль, 2020); литературных источников; наборов данных, размещенные в репозитории GBIF (GBIF, 2024).

Первоначальный слой точек находок был прорежен с использованием пакета spThin в среде R (Aiello-Lammens et al., 2015). Набор предикторов для SDM включал биоклиматические переменные из набора WorldClim 2.1 разрешением 2.5 угловой минуты (WorldClim.org) (Fick, Hijman, 2017), тип земельного покрова/землепользования (landcover/landuse) и расширенный вегетационный индекс EVI (enhanced vegetation index). Для каждого вида моллюсков был составлен набор предикторов на основании тестирования переменных на мультиколлинеарность и вклада переменных в прогноз. Для создания моделей применялись следующие алгоритмы: обобщенная линейная модель (Generalized Linear model, GLM), метод случайных лесов (Random Forest, RF) и метод максимальной энтропии (MaxEnt). Для каждого алгоритма была применена пространственная кросс-валидация выборки методом перегруппировки (k-fold cross validation). После отбора моделей на основании значений AUC и TSS-статистик были созданы ансамблевые модели для каждого вида-вселенца. Регион исследования был разделен на пригодную и непригодную для обитания каждого вида территорию. Пороговое значение рассчитывалось для каждого вида методом максимизации суммы чувствительности и специфичности (maxSSS).

Работа выполнена в среде R версии 4.1.2 (R Core Team, 2021) с использованием пакета «sdm» (Naimi, Araújo, 2016), а также в программе ArcGIS версии 10.7.

В результате моделирования были получены карты территорий, потенциально пригодных для обитания моллюсков-вселенцев (Рисунок). Помимо нативных ареалов, потенциальные ареалы всех исследуемых видов включают пригодные участки, расположенные в Причерноморье, Приазовье, на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской низменности и Нижнедунайской низменности.

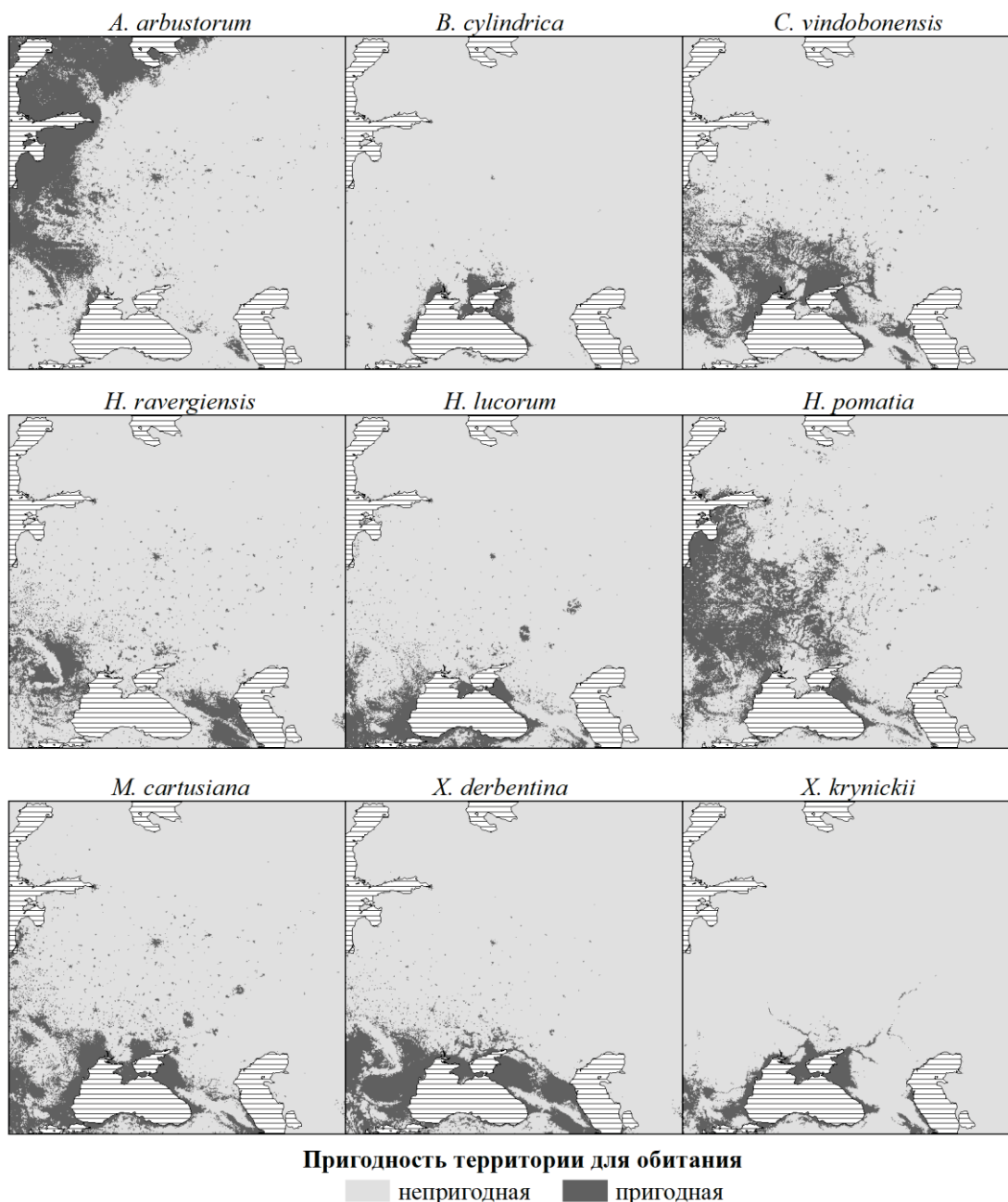


Рисунок – Пригодные для обитания моллюсков-вселенцев территории

За пределами нативных ареалов области потенциальной колонизации для всех видов включают антропогенно измененные территории. Однако и в пределах нативных ареалов исследуемые виды населяют антропогенно измененные биотопы. Это показывает результат моделирования и подтверждается полевыми исследованиями.

Для большинства видов наибольший вклад в модельное распространение видов внесли биоклиматические переменные. Среднегодовая температура оказалась значимой для всех видов вселенцев. Помимо климата, для исследуемых видов значительный вклад в модели внесли переменные, содержащие данные о типе земного покрова: смешанные леса (LU5) и антропогенно измененные территории (LU13).

Результаты моделирования позволяют установить регионы потенциального распространения моллюсков-вселенцев, что может быть использовано для отслеживания заноса исследованных чужеродных видов на ЕТР и сопредельные территории.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамова В.В. Моделирование потенциального распространения наземных моллюсков-вселенцев на территории Восточной Европы // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2025. Т. 18. № 1. С. 2-25.
- Гураль-Сверлова Н., Гураль Р. Каталог колекції наземних молюсків Державного природознавчого музею НАН України. Львів, 2020. 227 с.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // *Ruthenica*. 2016. Т. 26. № 3-4. С. 153–164.
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. V. 38. № 5. P. 541–545.
- 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. No 12. P. 4302–4315.
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/qxy4mc> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/kllyl> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/bmk3ab> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/qn6223> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/pnkuwh> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/fsreqb> (10.06.2024)
- GBIF.org (10 June 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/4f0bmt>. (10.06.2024)
- Naimi B., Araújo M.B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // *Ecography*. 2016. V. 39, № 4. P. 368–375.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021. URL [https:// www.R-project.org/](https://www.R-project.org/) (дата обращения 27.08.2024).
- Srivastava V., Lafond V., Griess V.C. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management // *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2019. V.14, No 020. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914020> (Accessed on 27.08.2024).

О ПОДГОТОВКЕ УЧЕБНЫХ МАТЕРИАЛОВ ДЛЯ ОБУЧЕНИЯ «ИИ-СПЕЦИАЛИСТА» ПО ПОГЛОЩЕНИЮ УГЛЕРОДА ПОЧВАМИ

Александров Г.А.

Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Российская Федерация
g.alexandrov@ifaran.ru

Аннотация: Развитие технологий искусственного интеллекта достигло уровня, на котором становится технически возможным создание информационно-справочной системы, имитирующей специалиста по поглощению углерода почвами (т.е. «ИИ-специалиста»). Однако, "ИИ-специалиста" так же, как и обычного специалиста, нужно обучать, а научных работ, отвечающих на конкретные вопросы, которые возникают при реализации проектов, направленных на поглощение углерода почвами, слишком мало, чтобы обеспечить высокий уровень подготовки «ИИ-специалиста».

Развитие технологий искусственного интеллекта достигло уровня, на котором становится технически возможным создание "ИИ-ученых", компьютерных программ, способных провести анализ научной литературы, выдвинуть гипотезу, проверить ее состоятельность и написать статью для научного журнала, а также подготовить рецензии на эту статью (Castelvecchi, 2024). Что касается "ИИ-специалистов", компьютерных программ, способных отвечать на вопросы, относящиеся к соответствующей сфере науки или техники, то для их создания сейчас нужны только подходящие учебные материалы. "ИИ-специалиста" так же, как и обычного специалиста, нужно обучать, и уровень его подготовки существенно зависит от уровня учебных материалов.

Если мы решим создать "ИИ-специалиста" по поглощению углерода почвами, то вероятно поймем, что вряд ли он сможет дать конкретные ответы на те вопросы, которые могут возникнуть, например, при попытке реализовать на практике инициативу «четыре промилле» (Иванов, Столбовой, 2019; Li et al., 2023; Minasny et al., 2017). Результаты библиографического поиска показывают, что статей, где содержится ответ на вопрос о том, каким может быть поглощение углерода в почвах при конкретных условиях, не так уж много, а по сравнению с разнообразием конкретных условий – ничтожно мало.

Чтобы проиллюстрировать эту проблему, рассмотрим шаблон вопроса, представленный на рисунке 1. Используя этот шаблон можно сгенерировать огромное количество конкретных вопросов. Принимая во внимание число областей, разнообразие типов почв и видов сельскохозяйственных культур, а также механизмов и характеристик поглощения углерода, можно утверждать, что общее количество вопросов, соответствующих этому шаблону, измеряется тысячами, а количество научных статей, содержащих ответы на подобные вопросы (Романовская и др., 2102; Столбовой, Филь, 2023; Husniev et al., 2020; Ilichev et al., 2021; Kudeyarov, 2015; Kurganova et al., 2021), не превышает нескольких десятков. Очевидно, что заготовить ответы на миллион возможных вопросов вручную невозможно.

Автоматизировать подготовку учебных материалов для "ИИ-специалиста" можно с помощью компьютерной программы, которая использует какую-либо математическую модель цикла углерода для оценки поглощения углерода и представляет результаты моделирования в виде развёрнутого ответа на вопрос о поглощении углерода в тех или иных конкретных условиях, т.е. имитирует деятельность ученого, точнее говоря, ее рутинную часть. Неясно только, каким образом сертифицировать эти учебные материалы и кто именно возьмет на себя роль сертифицирующего органа: самоорганизованная группа экспертов, ученый совет ИФХиБПП РАН, или Научный совет РАН по проблемам климата Земли.

Разработка способа систематизации результатов исследований по поглощению углерода в агро-экосистемах Русской равнины проведена в рамках проекта, финансируемого Министерством науки и высшего образования РФ, соглашение № 075-15-2023-581.

Распределение результатов исследований по поглощению углерода в агро-экосистемах по семантическим классам онтологической модели данной предметной области

Выберите семантический класс с помощью списков выбора:

потенциал поглощения углерода в

за счет в результате

на территории занимаемой

произрастающими на

в случае реализации сценария мировой экономики

Рисунок 1 – Скриншот информационной системы, предназначенной для систематизации результатов исследований по поглощению углерода в агро-экосистемах Русской равнины.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А.Л., Столбовой В.С. Инициатива “4 промилле” – новый глобальный вызов для почв России // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2019. Вып. 98. С. 185–202.
- Романовская А. А., Коротков В. Н., Карабань Р. Т., Смирнов Н. С. Динамика элементов баланса углерода на неиспользуемых пахотных угодьях Валдайской возвышенности // Экология. 2012. № 5. С. 347.
- Столбовой В.С., Филь П.П. Оценка содержания углерода в сельскохозяйственных почвах Европейской территории России для климатических проектов // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2023. Т. 87. № 4. С. 568–583. <https://doi.org/10.31857/S2587556623040143>
- Castelvecchi D. Res P. 266. <https://doi.org/10.1038/d41586-024-02842-3> (дата обращения 28.02.2024).
- Husniev I., Romanenkov V., Minakova O. et al. Modelling and prediction of organic carbon dynamics in arable soils based on a 62-year field experiment in the Voronezh Region, European Russia // Agronomy. 2020. V. 10. № 10. P. 1607.
- Ilichev I., Romanenkov, S Lukin, V Pavlova, et al. Arable podzols are a substantial carbon sink under current and future climates: Evidence from a long-term experiment in the Vladimir Region, Russia // Agronomy. 2021. V. 11. № 1. P. 90.
- Kudeyarov V.N. Current state of the carbon budget and the capacity of Russian soils for carbon sequestration // Eurasian Soil Science. 2015. V. 48. № 9. P. 923–933.
- Kurganova I.N., Telesnina V.M., Lopes de Gerenyu, V.O. et al. The Dynamics of Carbon Pools and Biological Activity of Retic Albic Podzols in Southern Taiga during the Postagrogenic Evolution // Eurasian Soil Science. 2021. V. 54. № 3. P. 337–351.
- Li L., Song X., Liu, Y. et al. Emerging new global soil governance structure in agrifood systems: Taking the “4 per 1,000” initiative as an example // Frontiers in Sustainable Food Systems. 2023. Vol. 7. P. 1104252.
- Minasny B., Malone B.P., McBratney A.B. et al. Soil carbon 4 per mille // Geoderma. 2017. V. 292. P. 59–86.

ДИНАМИКА МОДЕЛЕЙ РЕГИОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ, ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ЧЕРЕЗ АТМОСФЕРУ

Барцев С.И., Дегерменджи А.Г.

Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия

bartsev@yandex.ru

ibp@ibp.ru

Аннотация: В ходе изучения моделей региональных экосистем, взаимодействующих через атмосферу, показано, что в зависимости от параметров модели рост концентрации CO_2 либо может стимулировать интенсивную его эмиссию, которая может иметь ограниченный по времени или постоянный характер, либо может запуститься процесс образования детрита, опережающий по темпам прирост CO_2 в атмосфере.

1. ВВЕДЕНИЕ

Единственным постоянно действующим каналом взаимодействия региональных экосистем на характерных временах месячной длительности является атмосфера. Экосистема может существенно влиять на локальную концентрацию углекислого газа при изменении баланса процессов фотосинтез – почвенное дыхание. В ряде работ (Jain et al., 2012; Jerez et al., 2018; Olonscheck et al., 2021; Wang et al., 2019; Wu et al., 2019; Zhang et al., 2015) отмечено, что локальные изменения концентрации CO_2 и влияние этих изменений на растения и почвенное дыхание могут быть значительными. В целом в этих работах отмечается необходимость учета комбинированного воздействия локального и дальнего переноса концентраций парниковых газов. Целью данной работы является оценка взаимного влияния региональных экосистем друг на друга в условиях постоянного роста концентрации углекислого газа в атмосфере Земли вследствие антропогенной эмиссии.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта моделирования выбраны регионально разделенные леса бореальной зоны, поскольку они являются самыми крупными наземными хранилищами углерода. Поскольку нас интересует вклад регионов в динамику CO_2 , что в первую очередь

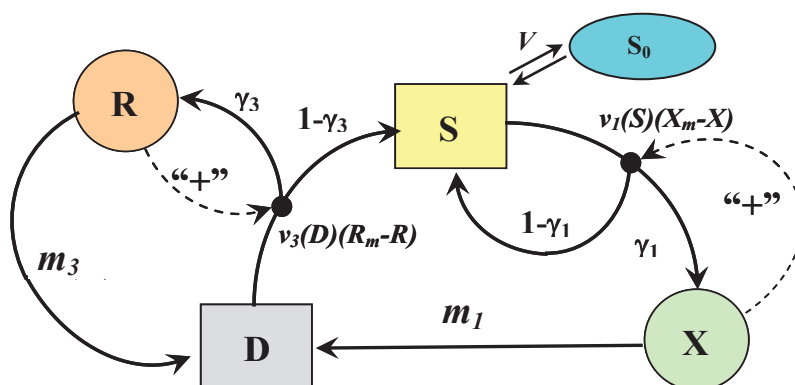


Рисунок 1 – Простейшая графическая модель частично замкнутой по углероду региональной экологической системы, включающая основные трофические уровни круговорота углерода. Обозначения переменных: S – локальная концентрация CO_2 в атмосфере над региональной экосистемой; X – наземные растения; D – органическое вещество почвы; R – редуцент; S_0 – атмосферный пул углекислого газа. Штриховые стрелки условно отображают автокаталитическое действие живых организмов.

определяется чистой первичной продукцией фотосинтеза и почвенным дыханием, мы можем исключить динамику хищников и фитофагов из рассмотрения. Случаи массовых вспышек численности таежных фитофагов не рассматриваются. Набор необходимых переменных модели региональной экосистемы включает: углекислый газ в атмосфере над моделируемым регионом, растительное звено, органику почвы и органических остатков в целом и обобщенной микрофлоры, обеспечивающей разложение органики (рисунок 1).

Эффект влияния CO_2 на температуру воздуха и почвы представлен через формулу, описывающую форсинг парниковых газов. Реакция растений и почвенной микрофлоры на повышение температуры описывается ранее опубликованными формулами (Bartsev, Degermendzhi, Erokhin, 2008). После оценки устойчивости модели отдельной региональной экосистемы (рисунок 1) проводились вычислительные эксперименты по динамике двух подобных экосистем, взаимодействующих через атмосферный пул углекислого газа.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Предложен набросок комплексной методики построения и анализа эколого-климатических моделей средней сложности, включающий «навязывание» модели стационарного состояния по данным наблюдений и подстройку параметров модели для обеспечения этого стационарного состояния, а также использование метода кругов Гершгорина с целью получить представление об устойчивости модели.

2. Показано, что при определенных значениях параметров модели рост концентрации CO_2 может стимулировать достаточно интенсивную его эмиссию, которая может длиться ограниченное время с последующим возобновлением накопления органики либо иметь постоянный характер.

3. Показано, что при определенных условиях при росте атмосферной концентрации CO_2 может запуститься процесс образования детрита, опережающий по темпам прирост CO_2 в атмосфере. Этот режим, в случае его реализуемости, может представлять интерес для решения проблемы снижения концентрации CO_2 в атмосфере.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 0287-2021-0018).

ЛИТЕРАТУРА

- Bartsev S.I., Degermendzhi A.G., Erokhin D.V. Principle of the worst scenario in the modelling past and future of biosphere dynamics // *Ecological Modelling*. 2008. V. 216. P. 160–171.
- Jain C.D., Singh V., Raj A., Madhavan B.L., Ratnam M.V. Local emission and long-range transport impacts on the CO_2 , CO_2 , and CH_4 concentrations at a tropical rural site // *Atmospheric Environment*. 2021. V. 254:118397.
- Jerez S., López-Romero J.M., Turco M. *et al.* Impact of evolving greenhouse gas forcing on the warming signal in regional climate model experiments // *Nat Commun*. 2018. V. 9, 1304.
- Olonscheck D., Schurer A.P., Lücke L. *et al.* Large-scale emergence of regional changes in year-to-year temperature variability by the end of the 21st century // *Nat Commun*. 2021. V. 12, 7237.
- Wang G., Li F., Peng Y. *et al.* Responses of soil respiration to experimental warming in an alpine steppe on the Tibetan Plateau // *Environ. Res. Lett*. 2019. V. 14. 10 p.
- Wu T., Hu A., Gao F. *et al.* New insights into natural variability and anthropogenic forcing of global/regional climate evolution // *Clim Atmos Sci*. 2019. V. 2, 18.
- Zhang, Q., Katul G. G., Oren R., Daly E., Manzoni S., and Yang D. The hysteresis response of soil CO_2 concentration and soil respiration to soil temperature // *J. Geophys. Res. Biogeosci*. 2015. V.120.

МОДЕЛЬ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С УЧЕТОМ КРУПНЫХ ФИТОФАГОВ И ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ

Белотелов Н.В.¹, Сорокина А.Е.²

¹ФИЦ ИУ РАН, Москва, Россия

belotel@mail.ru

²МГТУ имени Н.Э. Баумана, Москва, Россия

srk1nanna@gmail.com

Аннотация: Имитационная модель динамики лесной растительности с учетом крупных фитофагов и почвенной фауны, предложенная в работе, предназначена для исследования влияния крупных фитофагов и почвенной фауны на продукционные процессы в лесной экосистеме. Проведены имитационные эксперименты, показавшие, что при определенной численности животных происходит увеличение продуктивности лесной растительности по сравнению с продуктивности леса без фитофагов.

1. ВВЕДЕНИЕ

Модель создана с целью исследования степени влияния крупных фитофагов и полноценной почвенной фауны на продукционные процессы лесной экосистемы. Проблема совместного рассмотрения продукционных процессов растительности и жизнедеятельности наземной и подземной биоты в настоящее время представляется актуальной задачей. Она является ключевой при анализе влияния биоразнообразия на устойчивое лесопользование. (Лукина и др., 2020).

Целью разработки модели являлось создание инструмента для исследования степени влияния на продукционные процессы лесной экосистемы крупных фитофагов и полноценной почвенной фауны, а также влияние этих факторов на устойчивости биоценоза.

Существующие модели динамики лесной растительности, как правило, не учитывают влияния крупных фитофагов на динамику леса, хотя по мнению многих биологов, это влияние значительно. Оно связано со сложностью согласованного описания двух процессов – роста древостоя и пространственно-временной динамики популяции животных. Взаимодействие этих двух процессов значительно усиливает интенсивность формирования полновозрастной ярусно-мозаичной структуры лесной растительности, а также ускоряет круговорот биогенных элементов в лесной экосистеме за счет процессов переваривания животными растительной пищи. При этом средняя продукция одновозрастного древостоя за большой интервал времени будет меньше средней продукции полновозрастного древостоя, занимающего аналогичную территорию при одинаковых условиях (плодородии почвы, климатических условиях и т.д.).

Крупные фитофаги, потребляя часть первичной продукции растительности, формируют и поддерживают полновозрастной древостой, который в среднем по времени на достаточно длинных интервалах дает суммарную продукцию лесной растительности, которая превышает суммарную продукцию одновозрастных древостоев. Крупные фитофаги в процессе своей жизнедеятельности оказывают значительное влияние на формирование полновозрастного леса (Смирнова, Торопова, 2016. Своей активностью они снижают энергетические затраты на конкуренцию между деревьями, а также ускоряют процесс формирования почвы за счет экскрементов.

Поток продуктов жизнедеятельности оказывает значительное влияние на формирование полноценной почвенной фауны, а именно: почвенной фауны, бактериальных сообществ и грибов, – что позволяет максимизировать скорость процессов, повышающих (поддерживающих) плодородие почвы (Гераськина и др., 2018).

2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Перечисленные выше положения реализованы в модели. Математически они формализуются следующим образом.

Считаем, что рассматриваемый ареал является прямоугольной целочисленной решёткой. В каждом узле (i, j) данной области ($i = 1, \dots, N_1, j = 1, \dots, N_2$) в момент t находится растительность, которая разделяется на два яруса два – верхний и нижний. Верхний ярус растительности замедляет продукционные процессы нижнего яруса за счет конкуренции за свет. Каждый узел решетки является участком растительности, связанным с соседними участками посредством миграции животных и обмена семенами.

В качестве продукционной функции взята производная обобщенной функции роста Ричардса–Чэпмена (Gove, et al., 2008), параметры которой поставлены в зависимость от плодородия почвы. В модели принята гипотеза, что без воздействия фитофагов зарастание свободного участка начинается с нижнего яруса, после чего в зависимости от облесения соседних участков (наличия на них растительности верхнего яруса) происходит замещение растительности нижнего яруса растительностью верхнего.

Изъятие биомассы на соответствующих уровнях происходит за счет опада и за счет активности фитофагов. В модели предусмотрена возможность учитывать случайные факторы, ускоряющие опад (ветровал и т.п.).

Фитофаги возмущают описанную выше динамику растительного покрова. Происходит частичное нарушение верхнего яруса лесной растительности, а также изъятие биомассы нижнего уровня, вплоть до разрушения.

Почва в модели состоит из трех фракций: опад, подстилка и гумус. На интенсивность переходов между уровнями почвы влияет плотность почвенной фауны, а также пищевая активность фитофагов.

Пространственно-временная динамика фитофагов описывается следующим образом. В модели не рассматриваются отдельные особи. Базовой единицей считается *стадо*, описываемое массой, продуктивностью и пространственным перемещением. Стадо фитофагов, потребляя биомассу растительности, получает энергию, которую тратит на рост и перемещение. По достижению определенной критической массы происходит деление стада на две равные по массе части, которые начинают самостоятельное движение. В текущей версии модели конкурентные взаимодействия между стадами не рассматриваются.

Траектория пространственного движения стада представляет собой замкнутую кривую без самопересечений, внутренняя площадь которой зависит от суммарной массы стада. Траектория задается специально разработанной процедурой случайного перемещения, удовлетворяющей вышеуказанным требованиям.

Почвенная фауна в модели потребляет опад и подстилку, переводя их в гумус в результате своей жизнедеятельности. Она характеризуется локальной плотностью, которая при достижении некоторого критического уровня распространяется по пространству по градиентам значений опада в соседних участках. Специализация почвенной фауны на определенном типе субстрата не учитывается в настоящей версии модели.

Факторы температуры и влажности не учитываются в текущей версии модели.

3. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Описанная выше модель реализована на компьютере и с ней проведены имитационные эксперименты с использованием модельных данных.

Обнаружены следующие динамические режимы.

Во-первых, отсутствие фитофагов суммарная продуктивность за длительный период времени оказалась меньше суммарной продуктивности полновозрастной лесной растительности.

Во-вторых, при сравнении продуктивности лесной растительности без фитофагов с продуктивностью леса с фитофагами оказалось, что вторая превышает первую.

В-третьих, продуктивность леса при увеличении численности фитофагов растет, достигает максимального значения, а затем снижается. Иными словами, существует оптимальная численность фитофагов в зависимости от размера ареала лесной растительности.

Также отметим, что при изменении почвенного плодородия или других характеристик модели система выходит на устойчивый режим, в котором наблюдаются колебания численности животных, – как правило, такое поведение присутствует в точечных моделях «ресурс – потребитель».

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Детального параметрического анализа динамических режимов модели пока не проведено, не проводились и имитационные эксперименты с моделью, описывающие различные внешние сценарные воздействия, например, вырубка части леса или изъятие (отстрел) фитофагов. По-видимому, для проведения такого рода расчетов необходима верификация параметров модели.

ЛИТЕРАТУРА

- Гераськина А. П., Киселева Л. Л., Карпачев А. П., Абадонова М. Н.. Влияние реинтродукции зубров на комплексы дождевых червей национального парка «Орловские засеки» // *Russian J. Ecosys. Ecology*. 2018. V. 3. № 4. P. 1–21.
- Лукина Н.В, Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // *Вопросы лесной науки*. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров // *Успехи современной биологии*. 2016. Т. 136. № 2. С. 199–211.
- Gove J.H., Ducey M.J., Leak W.B., Zhang L. Rotated sigmoid structures in managed uneven-aged northern hardwood stands: a look at the Burr type III distribution // *Forestry*. 2008. V. 81. № 2. P. 161–176.

СРАВНЕНИЕ МЕТОДОВ РАСЧЕТА ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ПОТЕНЦИАЛА СЕКВЕСТРАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА ПАХОТНЫМИ ПОЧВАМИ ВЫБРАННЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ

Горбачева А.Ю.¹, Мешалкина Ю.Л.², Добровольская В.А.², Романенков В.А.²

¹Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

aygorbacheva@hse.ru

²МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия

jlmesh@list.ru

Аннотация: В исследовании сравнивались два метода расчета чистой первичной продукции (NPP) для целей моделирования секвестрации почвенного органического углерода с использованием модели RothC. Первый метод основан на глобальных климатических данных, второй — на локализованных данных Росстата. Результаты показали, что использование статистических данных повышает точность прогнозов и позволяет более точно оценить углеродный потенциал регионов.

1. ВЕДЕНИЕ

Выбор точного подхода к прогнозированию чистой первичной продукции (Net Primary Production, NPP) для оценки поступления органического углерода из растительных остатков в почву имеет ключевое значение для динамического моделирования запасов углерода в экосистемах. Для прогнозирования NPP могут применяться различные методы, каждый из которых отличается уровнем сложности, требованиями к входным данным и масштабами. Эти методы включают полевые измерения (например, метод турбулентных вихрей), модельные подходы (например, модели CENTURY, MIAMI) и дистанционное зондирование (например, использование вегетационных индексов).

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В данном исследовании для расчета NPP, необходимой для моделирования секвестрации почвенного органического углерода с использованием модели RothC, применялись два метода. *Первый метод* основан на модели MIAMI, которая оценивает поступление органического вещества, используя данные из глобальных климатических источников (Lieth et al., 1975; Gottschalk et al., 2012). Эта модель рассчитывает NPP на основе данных дистанционного зондирования, среднегодовой температуры и количества осадков. В некотором приближении можно считать, что она показывает общий природный потенциал территории по производству NPP. *Второй метод* включает расчет NPP на основе фактических статистических данных из базы данных Росстата по муниципальным образованиям. Основой для расчетов послужили уравнения регрессии, разработанные Левиным (1977), для оценки массы растительных остатков на основе первичной урожайности. Данные о посевных площадях и урожайности были взяты из базы данных Росстата. На основе этих расчетов были получены данные о надземной и подземной биомассе сельскохозяйственных культур. Для пересчета массы сухого растительного остатка в содержание углерода применялся коэффициент 0,45. Средняя секвестрация оценивалась по медианному значению всех пикселей на оцениваемой территории (Рисунок 1,2).

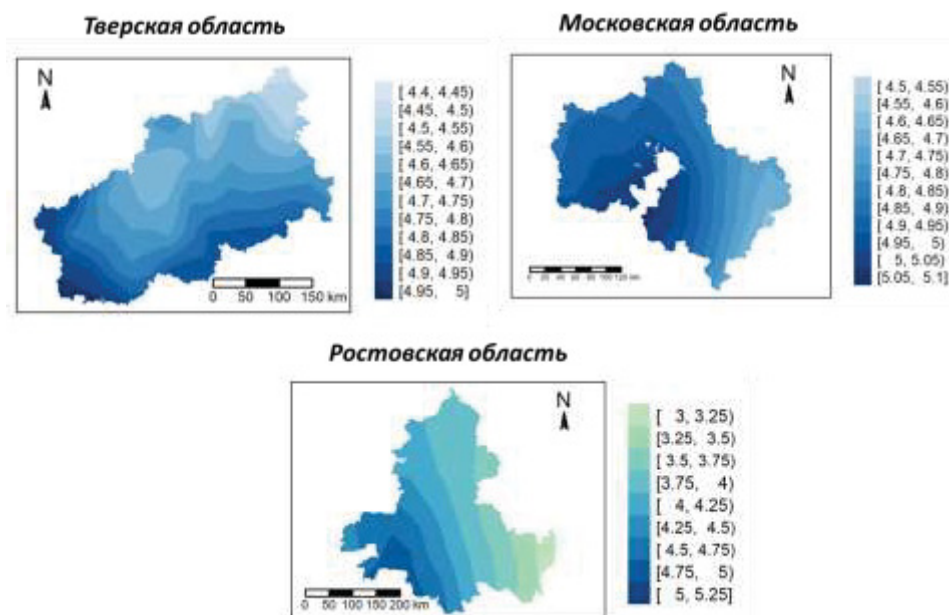


Рисунок 1 – Чистая первичная продукция (NPP, т Ц/га в год) по методологии MIAMI для зонального ряда европейской территории Российской Федерации от Тверской области (на севере) до Ростовской области (на юге).

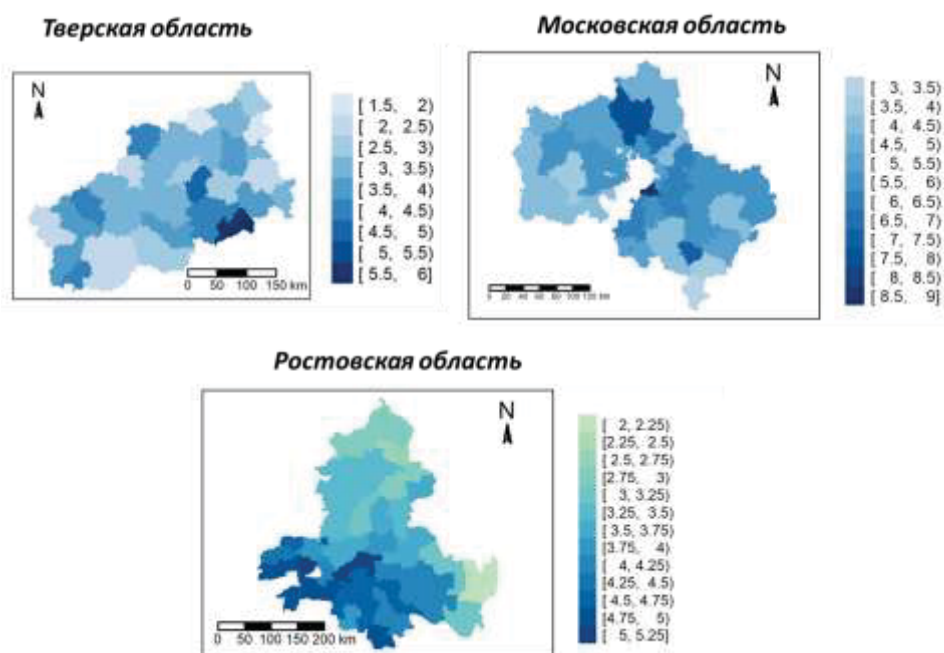


Рисунок 2 – Чистая первичная продукция (NPP, т Ц/га в год) по статистическим данным для Тверской, Московской (на севере) и Ростовской (на юге) областей.

Целью данного исследования было оценить преимущества использования второго метода, а именно локализованных данных о поступлении органического углерода в почву, основанных на базе данных Росстата, на примере Московской, Тверской и Ростовской областей России. Это позволяет уточнить расчеты поступления органического углерода и приблизиться к более точным реальным значениям. Стала возможна дифференцированная

оценка муниципальных образований по сравнению с природным потенциалом.

Для изучения динамики почвенного органического углерода была использована модель Rothamsted RothC версии 26.3. Моделирование проводилось для отдельных почвенно-экологических зон на территории России (Урусевская и др., 2020) и на уровне муниципальных образований.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

Результаты исследования показали, что для Ростовской области характерна общая закономерность снижения поступления углерода с юго-запада на северо-восток, однако в каждом районе эта закономерность проявляется по-разному. Выяснилось, что южные черноземы Ростовской области накапливают меньше растительных остатков, чем предполагалось ранее, тогда как обыкновенные черноземы накапливают больше. Использование фактических местных данных в Московской области приводит к увеличению прогнозных значений в среднем на 0,2 т С/га в год. Диапазон значений увеличивается на 15 %, что свидетельствует о более дифференцированном и индивидуальном подходе к оценке показателей секвестрации на муниципальном уровне. Аналогично Московской области, в Тверской области наблюдается увеличение абсолютного показателя секвестрации при использовании локализованных данных, что обусловлено расположением обеих областей в зоне дерново-подзолистых почв южной тайги и близкими агроклиматическими условиями. Средний прирост показателя составляет 0,15 т С/га в год. Вариабельность значений в пределах муниципалитетов увеличивается, и это явление наиболее выражено в северо-западном направлении.

Резюмируя, отметим, что при применении методики, основанной на местных данных, сдвиг средних значений коэффициентов поглощения углерода составил 0,04 т С/га в год в сторону увеличения. Несмотря на то, что этот сдвиг не является статистически значимым, он позволил преодолеть нулевую границу и перевести Ростовскую область из группы регионов-эмиттеров в группу секвестрирующих регионов России. Кроме того, изменилось распределение уровней секвестрации внутри региона. Прогнозируемые результаты показали скорость накопления углерода до 0,2 т С/га в год в течение следующих 20 лет. Проведенные исследования показали, что предложенный подход, основанный на фактических статистических данных, является реализуемым и может быть распространен на все муниципалитеты Российской Федерации. Этот подход перспективен для количественной оценки изменения запасов углерода в почвах и оценки мер по смягчению последствий изменения климата на национальном уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Левин Ф. И. Количество растительных остатков в посевах полевых культур и его определение по урожаю основной продукции. // Агрохимия. 1977. № 8. С. 36–42.
- Урусевская И.С., Алябина И.О., Шоба С.А. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1:8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте, 2020. Изд-во МАКС Пресс: 100 с.
- Gottschalk P, Smith JU, Wattenbach M, Bellarby J, Stehfest E, Arnell N, Osborn TJ, Jones C, Smith P., How will organic carbon stocks in mineral soils evolve under future climate? Global projections using RothC for a range of climate change scenarios. Biogeosciences. 2012, 9(8):3151–3171.
- Lieth H., Modeling the Primary Productivity of the World. In: Primary productivity of the biosphere. Ecological studies, analysis and synthesis. Berlin. Springer Berlin Heidelberg. 1975: 237–263.

СКРЫТЫЙ ФИЛЛОТАКСИС ПОБЕГОВ *POPULUS TREMULA*

Гунченкова А.Д., Войтеховский Ю.Л.

РГПУ им. А.И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

gunchenkova2000@gmail.com

Аннотация: В статье приведены результаты изучения расположения листьев на молодых побегах *P. tremula* (тополь дрожащий), на первый взгляд хаотичного. Статистическими методами показано, что в нем неявно присутствует спираль. Отклонения листьев от идеальных положений отвечают правилу 3σ и могут рассматриваться как случайные под влиянием факторов среды.

1. ВВЕДЕНИЕ

Филлотаксис – классическая тема в ботанике. В расположении листьев на горизонтальной части побега растения используют все 7 типов бордюров, известных в кристаллографии (Войтеховский, Гунченкова, 2024а, 2024б). Но некоторые растения, оптимизируя световые потоки к листьям, находят иные стратегии. К изучению винтового филлотаксиса причастны ученые с XVI в.: Л. да Винчи, И. Кеплер, Ш. Бонне, А. Браун, К.Ф. Шимпер, братья О. и Л. Браве (Джан, 2006). В этой статье мы исследуем побеги *P. tremula* (осина), у которых, на первый взгляд, листья расположены беспорядочно.

2. МЕТОДИКА

Вдоль стебля *P. tremula* снизу вверх измерялись шаг трансляции и угол поворота каждого листа относительно предыдущего. Суммированием для каждого листа найдены накопленные трансляции и углы поворота относительно первого. Согласование углов и трансляций проверялось коэффициентом корреляции Пирсона (r), его значимость – критерием Стьюдента. Делением накопленного угла поворота на $n-1$, где n – число листьев на побеге, рассчитан средний угол поворота и идеальное положение каждого на виртуальной спирали, натянутой между первым и последним листьями. Отклонения реальных положений листьев относительно идеальных проверены правилом 3σ .

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

На одном из побегов положение 15 листьев характеризуется следующими углами поворота (в одну сторону) и трансляциями: 0 (0), 110° (13 мм), 310 (27), 35 (40), 200 (30), 320 (22), 180 (25), 200 (7), 20 (20), 140 (20), 325 (20), 40 (35), 220 (33), 330 (42), 125 (38). Последовательные углы поворота и шаги трансляции не коррелированы (рис. 1 слева, $r = 0.14$ не значим по критерию Стьюдента) и показывают разброс около средних значений (137.5°, 26.6 мм). Для 7 побегов средние углы поворота от 123.1 до 149.7° отвечают порядку винтовых осей от 3 до 2.5.

Но зависимость накопленного угла поворота от порядкового номера листа линейная (рис. 1 справа, $r = 0.99$), зависимость от накопленной трансляции едва слабее ($r = 0.98$). Вероятная причина – отклонения листьев по углам в обе стороны от некоторого среднего положения в сумме компенсируются. Для проверки этой гипотезы по известному среднему углу поворота (137.5°) рассчитаны идеальные положения листьев на виртуальной спирали, а затем – отклонения их реальных положений относительно идеальных.

Среднее отклонение листьев от идеальных положений $\mu = -0.2^\circ$, среднеквадратическое отклонение $\sigma = 29.8^\circ$ (рис. 2 слева). В интервал $(\mu - \sigma < x < \mu + \sigma)$ попало 10 листьев (66.7 % от общего числа), в интервал $(\mu - 2\sigma < x < \mu + 2\sigma)$ – 14 (93.3 %), в интервал $(\mu - 3\sigma < x < \mu + 3\sigma)$ – 15 (100 %) (рис. 2 справа). Это очень близко к значениям 68.3, 95.4 и 99.7 %, что позволяет рассматривать отклонения от идеальных положений как статистически случайные.

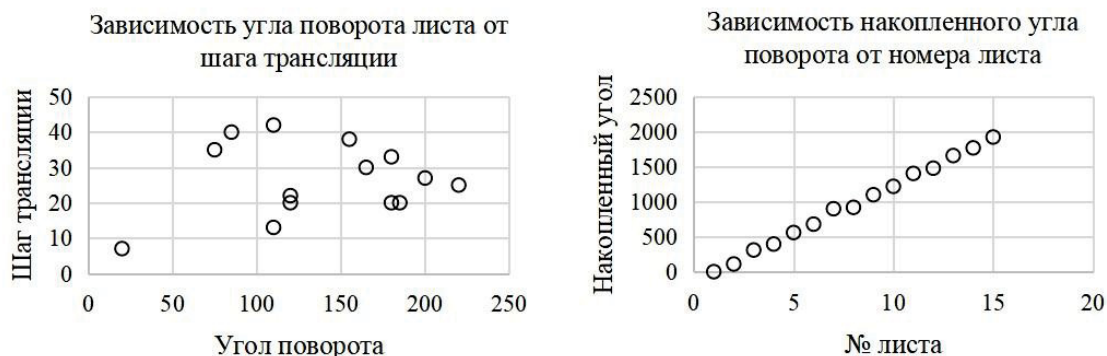


Рисунок 1 – Пояснения в тексте

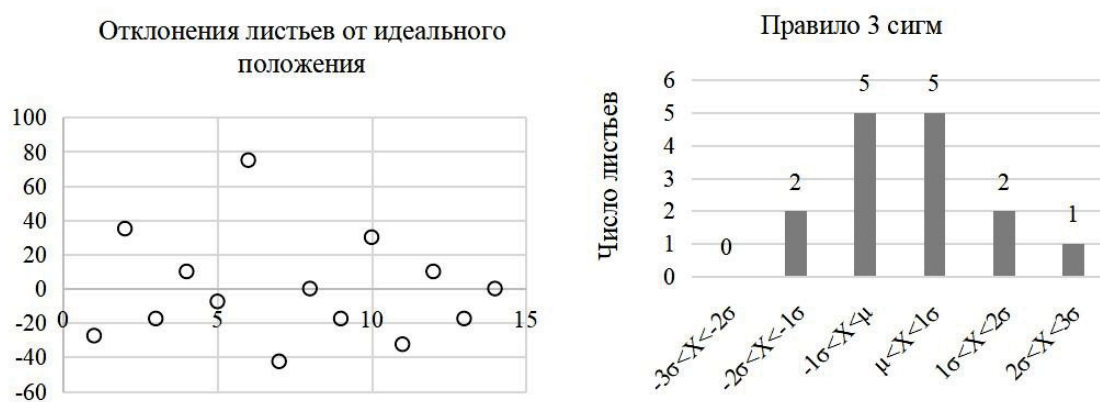


Рисунок 2 – Пояснения в тексте

4. ВЫВОДЫ

В кажущемся беспорядочном расположении листьев на побегах *P. tremula* выявлена неявная спираль, отклонения от которой по углам подчиняются правилу 3σ и могут рассматриваться как случайные. Гауссово распределение отклонений от среднего значения возникает, когда на результат влияют несколько независимых причин. Это хорошо согласуется с нашей ситуацией – ростом растения под действием многих факторов среды. Результат должен быть проверен на большем числе побегов и других растениях. Интересно ответить по меньшей мере на два вопроса. 1. Вездесущ ли спиральный филлотаксис, или некоторые растения реализуют другие стратегии расположения листьев? 2. В целях биоиндикации следует выяснить чувствительность использованных выше морфологических параметров к отдельным экологическим факторам.

ЛИТЕРАТУРА

- Войтеховский Ю.Л., Гунченкова А.Д. Из опыта преподавания. XV. Кристаллографические бордюры и филлотаксис // Вестник геонаук. 2024а. № 10(358). С. 35–39. DOI:10.19110/geov.2024.10.4.
- Войтеховский Ю.Л., Гунченкова А.Д. Филлотаксис: расположение листьев на горизонтальной ветке и кристаллографические бордюры // Вестник МГТУ. Биология. 2024б. Т. 27. № 2. С. 119–125. DOI:10.21443/1560-9278-2024-27-2-119-125.
- Джан Р.В. Филлотаксис. Системное исследование морфогенеза растений. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2006. 464 с.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЙ ВАРИАЦИОННЫЙ ПРИНЦИП И ДИНАМИКА ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА В ЭКОСИСТЕМАХ

Завалишин Н.Н.¹

¹ФГБУН Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова Российской академии наук,
Москва, Россия
nickolos@ifaran.ru

Аннотация: принцип оптимальности, подобный принципу Гленсдорфа–Пригожина для термодинамических систем, функционирующих вдали от термодинамического равновесия, применен к блоковым моделям биотического круговорота. Следствиями принципа является математическая корректность динамических моделей круговорота и требования к потоковым зависимостям. Рассмотрены калибровка и динамика двухкомпонентных моделей круговорота углерода в двух экосистемах криолитозоны России при изменениях климата.

ВВЕДЕНИЕ

Пусть в общем виде экосистема, состоящая из $n > 0$ пулов с биомассами $\mathbf{b} = [b_1, \dots, b_n]$, обменивается с окружающей средой потоками вещества ($q_1, \dots, q_n$ – входные, $y_1, \dots, y_n$ – выходные), а внутренние потоки f_{ij} ($i, j = 1, \dots, n$) обеспечивают обмен между пулами (рисунок 1). Объем, в котором функционирует круговорот, задан постоянным. Однако термодинамические потоки и силы к потокам вещества не сводятся. Кроме того, масса системы по причине её открытости меняется. Поэтому необходимо установить связь термодинамических терминов с массо-балансовыми и ввести выражение для термодинамического равновесия, от которого отсчитываются интенсивные переменные. Для этого используется понятие сопутствующих параметров. Сопутствующими параметрами называются такие термодинамические параметры (энтропия, химические потенциалы, внутренняя температура), которые реализовались бы в этой системе в случае её нахождения в термодинамическом равновесии с окружающей средой при существующих значениях экстенсивных параметров – внутренней энергии, масс и объема. Важно, чтобы это равновесие было максимально неопределенным с точки зрения текущей локализации произвольной частицы вещества. Такое равновесие будет далее называться *термостатическим*, индексом eq отмечены сопутствующие параметры в этом равновесии.

ТЕРМОСТАТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ И ФУНКЦИОНАЛ СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЭКСЕРГИИ

Обозначим вектор измеренных запасов в пулах через $\mathbf{b}^* = [b_1^*, \dots, b_n^*]$, матрицу внутренних потоков через F^* , векторы входных и выходных потоков через $\mathbf{q}^* = [q_1^*, \dots, q_n^*]$, $\mathbf{y}^* = [y_1^*, \dots, y_n^*]$. Согласно (Jorgensen, Svirezhev, 2004), *эксергией* называется максимальная работа окружающей среды над термодинамической системой, необходимая для перевода её в состояние термодинамического равновесия. В случае биотического круговорота этому определению отвечает разность термодинамических энтропий текущего и термостатического состояний, умноженная на температуру окружающей среды: $Ex = -T^{eq}\Delta S = T^{eq}(S^{eq} - S)$, где величины Ex , S , S^{eq} взяты на единицу объема. Ю.М. Свирежев выдвинул гипотезу, что реальная динамика экосистемы отвечает принципу максимизации скорости изменения эксергии:

$$\frac{dEx}{dt} \rightarrow \max, \quad (1)$$

– вдоль траектории состояния экосистемы при естественных ограничениях на переменные. Эту функцию можно использовать при оптимизации интегрального функционала, что

приводит к формулировке термодинамического вариационного принципа функционирования биотического круговорота. Исходя из определения, имеем: $\frac{dEx}{dt} = T^{eq} \frac{dS^{eq}}{dt} - T^{eq} \left(\frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt} \right)$, где $d_i S/dt$ – внутреннее производство энтропии за счет внутрисистемных взаимодействий, а $d_e S/dt$ – изменение энтропии за счет взаимодействия экосистемы с окружающей средой (Гленсдорф, Пригожин, 2003). С учетом баланса массы в пулах можно получить соотношение для внутреннего производства энтропии:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k \left(\frac{\mu_k^*}{T} + R \ln(b_k / (b_k^*)^{T^*/T}) \right) (G_k - F_k) \geq 0, \quad (2)$$

где $G_k = \sum_j f_{jk}$ – полный входящий, а $F_k = \sum_j f_{kj}$ – полный исходящий поток пула с номером k , T^* – средняя температура системы в измеренном состоянии, T и T^* – температура в произвольном и измеренном состояниях соответственно, μ_k^* – химический потенциал в измеренном состоянии. Неравенство (2) отвечает общему виду внутреннего производства энтропии с термодинамическими силами $X_k = \frac{\mu_k^*}{T} + R \ln(b_k / (b_k^*)^{T^*/T})$ и термодинамическими потоками $J_k^{in} = G_k - F_k$.

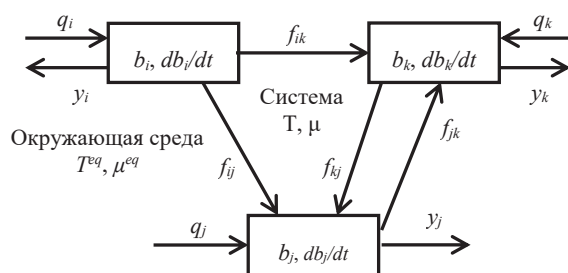


Рисунок 1 - Общий вид схемы биотического круговорота в экосистеме как термодинамической системы.

$C_1, \dots, C_n$ – полные запасы органического вещества, $b_1, \dots, b_n$ – удельные (на единицу постоянного объема V) запасы в n резервуарах ($\text{гC}/\text{м}^2$), $q_1, \dots, q_n$ – входные потоки вещества, $y_1, \dots, y_n$ – выходные потоки вещества в окружающую среду, f_{ij} – внутренние потоки вещества из i -го резервуара в j , T – температура системы ($^{\circ}\text{K}$), T^{eq} – температура окружающей среды, μ_i, μ_i^{eq} – химические потенциалы в текущем и термостатическом состояниях.

Интегральный функционал скорости изменения эксергии можно вывести с использованием стандартной формулы для эксергии (Jorgensen, Svirezhev, 2004):

$$L = \int_0^t \int_V \frac{dEx}{dt} dV dt = \int_0^t \int_V \left[b_{\Sigma} \left(J^{eq} - \frac{T^{eq}}{T} J_q \right) + \frac{T^{eq}}{T} \sum_{k=1}^n \frac{db_k}{dt} \left(RT \ln \frac{b_k}{b_k^{eq}} - \left(1 - \frac{b_k^{eq}}{b_k} \right) \right) + b_k \left(\mu_k^* + RT \ln \frac{b_k}{(b_k^*)^{T^*/T}} \right) \right] dV dt, \quad (3)$$

где J^{eq} и J_q – результирующие тепловые потоки на единицу массы через границы объема в термостатическом и произвольном состояниях.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЙ ВАРИАЦИОННЫЙ ПРИНЦИП

Термодинамический вариационный принцип для функционала скорости изменения эксергии (3) имеет вид:

$$\delta\left(\int_0^t \int_V \frac{dEx}{dt} dV dt\right) = 0 \quad (4)$$

при условии (2), соответствующем II закону термодинамики. Вариационный принцип, как необходимое условие экстремума функционала скорости изменения эксергии, позволяет уточнить форму потоковых зависимостей в массо-балансовых динамических уравнениях круговорота, общая форма которых известна. Представляя потоки в форме дробно-рациональных функций от разностей запасов в произвольном и термостатическом состояниях, можно получить математически корректную диссипативную динамическую модель биотического круговорота.

ИЛЛЮСТРАЦИЯ ПРИМЕНЕНИЯ

В качестве примера рассмотрены двухкомпонентные блочные схемы круговорота углерода в двух экосистемах криолитозоны России (рисунок 2), по которым на основе вариационного принципа построены динамические модели.

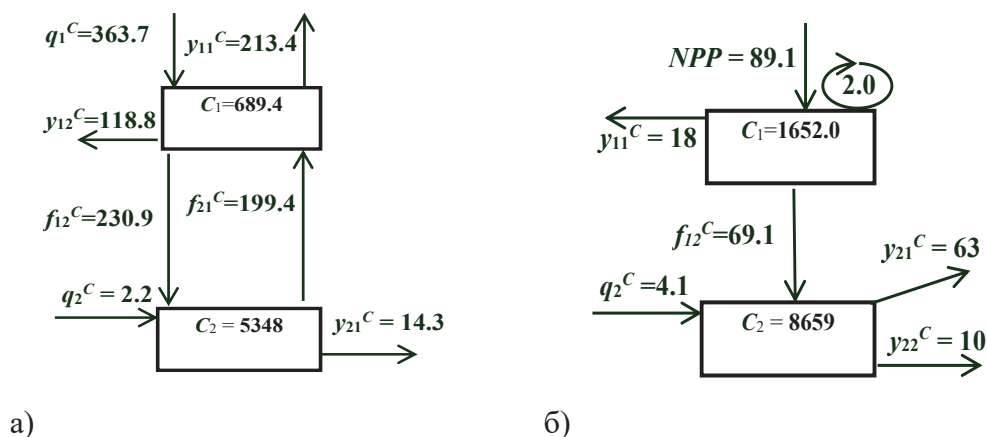


Рисунок 2 – Двухкомпонентные схемы круговорота углерода в экосистемах криолитозоны России: а) мохово-кустарничковая тундра, п-ов Таймыр (Базилевич и др., 1986); б) 105-летний лиственничник средней тайги Восточной Сибири (Permafrost ecosystems, 2010).

Работа выполнена по теме № 1022041400198-0-1.5.10 «Анализ и моделирование динамики экологических процессов в условиях меняющегося климата (рег. номер 125021001827-3)» государственного задания ФГБУН ИФА им. А.М. Обухова РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А., Географические особенности структуры и функционирования экосистем. - М., «Наука», 1986, 297 с.
- Гленсдорф П., Пригожин И., Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. – М., изд-во УРСС, 2003, 280 с.
- Jorgensen S.-E., Svirezhev Y.M., Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Elsevier, 2004, 366 p.
- Permafrost ecosystems: Siberian larch forests. // eds. Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R., 2010, Springer Ecological Studies series, v. 209.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СТРАТЕГИИ КОНКУРИРУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ В НЕОДНОРОДНОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Зеленчук П.А.

Южный федеральный университет, Институт математики, механики и компьютерных наук им. И.И. Воровича, Ростов-на-Дону, Россия
zelenchuk@sfedu.ru

Аннотация: Модель динамики двух родственных популяций, конкурирующих за единый ресурс на неоднородном ареале, реализована в виде уравнений реакции–диффузии. С использованием концепции идеального свободного распределения (ИСР) построена модель эволюционно устойчивой стратегии (ЭУС) фокус-популяции. Проведена серия вычислительных экспериментов, устанавливающих степень влияния ключевых факторов (начальных распределений популяций, коэффициентов диффузии и конкурентного взаимодействия) на поведение системы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследование пространственно-временной динамики конкурирующих популяций является одной из важнейших проблем современной математической биологии и экологии (Базыкин, 2003; Ризниченко, Рубин, 2019). Особый интерес представляют модели, обеспечивающие долговременное устойчивое существование биологических сообществ в различных условиях (Свирежев, Логофет, 1978; Фрисман и др., 2019). В последнее время внимание многих исследователей направлено на поиск и детальное изучение различных эволюционных стратегий. *Эволюционно устойчивой стратегией* (ЭУС) называется такая стратегия поведения, направленная на решение адаптационных задач, при которой популяция обеспечивает свое долговременное существование и не может быть вытеснена с ареала аналогичной популяцией с другой стратегией (Smith, Price, 1973; Van Cleve, 2023; Cantrell et al., 2007).

Цель работы состоит в исследовании эволюционных стратегий системы двух родственных популяций, конкурирующих за общий ресурс на неоднородном ареале. Построение математической модели ведется на основе принципов идеального свободного распределения (ИСР) с целью получения ЭУС для выбранной фокус-популяции (Zelenchuk, Tsybulin 2024; Зеленчук, 2025).

2. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Для описания пространственно-временной динамики численности двух популяций (V_1, V_2) , конкурирующих за единый ресурс, предложена система дифференциальных уравнений в частных производных (одномерная модель реакции–диффузии):

$$\begin{cases} \frac{\partial V_1}{\partial t} = D_1 V_1'' + a_1 V_1 p(x) - b_{11} V_1^2 - b_{12} V_1 V_2, \\ \frac{\partial V_2}{\partial t} = D_2 V_2'' + a_2 V_2 p(x) - b_{22} V_2^2 - b_{21} V_1 V_2, \end{cases} \quad (1)$$

где D_1, D_2 – коэффициенты диффузии, a_1, a_2 – коэффициенты роста обеих популяций соответственно, а $p(x)$ – неравномерно распределенный на ареале ресурс. Коэффициенты b_{11}, b_{22} отвечают за внутривидовую конкуренцию, а b_{12}, b_{21} – за конкуренцию между популяциями. Переменная x изменяется на отрезке $[0, 1]$, на концах которого задаются условия периодичности:

$$V_1(0, t) = V_1(1, t), \quad V_2(0, t) = V_2(1, t). \quad (2)$$

Система (1) дополняется также начальными условиями:

$$V_1(x, 0) = V_1^0, \quad V_2(x, 0) = V_2^0. \quad (3)$$

По сути эволюционная стратегия подразумевает некоторые правила поведения, выполнение которых задает динамику популяции и предписывает ей те или иные действия в случае увеличения негативного влияния со стороны конкурента или других неблагоприятных факторов. Математически это должно выражаться в четком понимании того, какие параметры модели должны быть изменены, чтобы выполнялись упомянутые выше правила, формирующие стратегию.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Замена переменных

$$t = \frac{\tau}{a_1}, \quad V_1 = \frac{a_1}{b_{11}} U_1, \quad V_2 = \frac{a_2}{b_{22}} U_2, \quad \gamma = \frac{a_2}{a_1}, \quad (4)$$

приводит систему уравнений (1) к виду

$$\begin{cases} \dot{U}_1 = k_1 U_1'' + U_1[p(x) - U_1 - \beta_1 U_2], \\ \dot{U}_2 = k_2 U_2'' + \gamma U_2[p(x) - \beta_2 U_1 - U_2], \end{cases} \quad (5)$$

а введение нормированных коэффициентов межвидовой конкуренции и диффузии

$$\beta_1 = \frac{b_{12}a_2}{b_{22}a_1}, \quad \beta_2 = \frac{b_{21}a_2}{b_{11}a_1}, \quad k_1 = \frac{D_1}{a_1}, \quad k_2 = \frac{D_2}{a_1}, \quad (6)$$

позволяет использовать их в качестве параметров для построения ЭУС.

Анализ модели (5) показывает, что система может иметь три стационарных решения, которые в общей сложности могут достигаться за счет варьирования нормированных коэффициентов межвидовой конкуренции β_1, β_2 , коэффициентов диффузии (k_1, k_2) и начальных условий (U_1^0, U_2^0) , играющих важную роль при инвазии или заселении вида на новую территорию.

В работе приведено несколько вариантов ЭУС, худший из которых обеспечивает простое выживание фокус-популяции при численном доминировании конкурента, а лучший – полную победу над другой популяцией (конкурент погиб, или вытеснен за пределы ареала).

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведена серия вычислительных экспериментов, иллюстрирующих поведение системы при вариации трех параметров системы. Сформулированы принципы (правила поведения), выполнение которых обеспечивает реализацию ЭУС для фокус-популяции.

Работа выполнена в Южном федеральном университете при поддержке РНФ, грант № 25-21-00419, <https://rscf.ru/project/25-21-00419/>.

ЛИТЕРАТУРА

- Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва, Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.
- Зеленчук П. А. Математическая модель эволюционно стабильной стратегии для популяции в условиях конкуренции на неоднородном ареале // Российский журнал биомеханики. 2025. Т. 29. № 2. С. 36-48.
- Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продуктивных процессов в 2 ч. Часть 2. М.: Издательство Юрайт, 2019. 185 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.
- Cantrell R.S., Cosner C., DeAngelis D.L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // J. Biological Dynamics. 2007. V. 1. No. 3. P. 249–271.
- Maynard Smith J., Price G. The logic of animal conflict // Nature. 1973. V. 246. P. 15–18.
- Van Cleve J. Evolutionarily stable strategy analysis and its links to demography and genetics through invasion fitness // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2023. V. 378. 20210496.
- Zelenchuk P.A., Tsybulin V.G. Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system. J. Mathematical Sciences. 2024. Vol. 285. P. 328–338.

РАЗВИТИЕ ПОДХОДОВ К МОДЕЛИРОВАНИЮ ДИНАМИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА

Зубкова Е.В., Фролов П.В.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия

zubkova@pbcras.ru

Аннотация: В работе описано развитие подходов к моделированию динамики ценопопуляций растений травяно-кустарничкового яруса. Приведено сравнение результатов моделирования развития популяций *Galearis cyclochila* при вегетативном размножении в разные сроки. Приведено сравнение моделей CAMPUS и CAMPUS-Eco.

Первые работы, посвященные моделированию растительного покрова были опубликованы А.С. Комаровым в 1970-х – начале 1980-х годов (Комаров, 1973). Новый импульс развития это направление получило после его знакомства с сотрудниками кафедры ботаники и Проблемной биологической лаборатории «Численность популяций растений и животных и воспроизводство полезных видов» МГПИ им. В. И. Ленина: Л. А. Жуковой, Л. Б. Заугольной, И. М. Ермаковой, О. В. Смирновой и др., разрабатывавшими концепцию дискретного описания онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975, Диагнозы и ключи..., 1980, 1983). Задачами моделирования было: проанализировать онтогенетическую и пространственную структуру ценопопуляций растений в динамике; выявить параметры, оказывающие наибольшее влияние на численность ценопопуляций. В публикации 1988 года А.С. Комаровым (Комаров, 1988) были сформулированы основные правила построения модели развития растения: 1) развитие растений моделируется как ряд последовательных онтогенетических состояний, каждое из которых имеет свою длительность; 2) состояние растения с некоторой вероятностью может измениться в каждый момент времени; 3) в определенных онтогенетических состояниях растение может заселять соседние клетки дочерними растениями в заданном онтогенетическом состоянии; 4) моделируемые растения расположены в узлах квадратной решетки, в каждом узле не более одного растения; 5) свободные узлы решетки с некоторой вероятностью могут быть заняты проростками при семенном возобновлении. Описание полученных результатов и ссылки на публикации А.С. Комарова по этой теме до 2015 года можно найти в нашем обзоре (Зубкова и др., 2016).

Следующим этапом стало создание программного продукта, который могли использовать не только математики, но и биологи. П.В. Фроловым в магистерской работе «Клеточно-автоматное моделирование динамики биологических популяций на примере взаимодействия популяций Щучки дернистой (*Deschampsia cespitosa*) и Вербейника монетчатого (*Lysimachia vulgaris*)» под руководством А.С. Комарова была создана программа, в последствии получившая название CAMPUS (Cellular Automata Model of Plants' United Spread). Программа является автономной индивидуально-ориентированной решетчатой имитационной моделью с дискретным пространством, представленным в явном виде (Frolov et al., 2020a,b). Для параметризации в программе двух видов (*Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L.) были определены диапазоны условий по освещенности, влажности почвы, содержанию азота в почве и выявлены причины неоднородности лесного напочвенного покрова в связи с биологическими и экологическими свойствами растений, что было подтверждено моделированием (Зубкова и др., 2022). По результатам исследований П.В. Фроловым была защищена кандидатская диссертации «Моделирование популяций кустарничков в лесных экосистемах и их вклада в динамику углерода и азота».

Далее были собраны данные и параметризованы четырнадцать видов травяно-кустарничкового яруса, доминирующие в лесных сообществах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов южного Подмосковья. В ходе работы модель была

усовершенствована, были разработаны основные алгоритмы модели динамики биофильных элементов в растениях травяно-кустарничкового яруса CAMPUS-S, создаваемой на основе модели CAMPUS. Данные об экологических условиях, таких как освещенность под пологом, температура и влажность почвы, отношение C:N в органогенных и органоминеральных горизонтах почвы подгружаются в виде отдельных файлов, которые могут быть сгенерированы в системе моделей EFIMOD. В 2021 г. программа была значительно переработана: к реализованному ранее двумерному пространству (длина–ширина) было добавлено 3-е дискретное измерение (высота). Таким образом, появилась возможность моделировать многоярусную структуру травянистых растительных сообществ и оценивать перспективны развития подроста 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. По данным наблюдений за маркированными растениями разработан алгоритм, позволяющий учитывать фенотипическую изменчивость, задавая морфологическую поливариантность и жизненность растений. Введено поэтапное изменение пространственной структуры растения для каждой стадии онтогенеза: при длительности онтогенетического состояния более одного вегетационного сезона прирост и отмирание парциального образования может происходить поэтапно с дискретностью один вегетационный сезон. Освещенность на каждом ярусе рассчитывается на основе освещенности вышележащего слоя с учетом видоспецифичного коэффициента перехвата света, зависящего от индекса листовой поверхности, площади и угла наклона листьев (Campbell, 1986).

Моделирование, выполненное в 2024 году по данным об онтогенезе *Galearis cyclochila* (Franch. & Sav. из трибы *Orchideae*) показало, что растения, дающие вегетативных потомков в начале генеративного периода, имеют преимущество в занятии свободного пространства, по сравнению с особями, дающими потомство в конце генеративного периода. Однако, в первом случае может возникать конкуренция с материнскими растениями, отсутствующая у особей, дающих вегетативных потомков в конце генеративного периода, когда к моменту разрастания дочерних растений материнское растение отмирает. В модельном эксперименте не учитывались абиотические и климатические условия. За 10–12 лет происходит стабилизация численности растений этих двух вариантов развития. Пространственные взаимодействия приводят к периодической смене доминирующей популяции (рисунок 1).

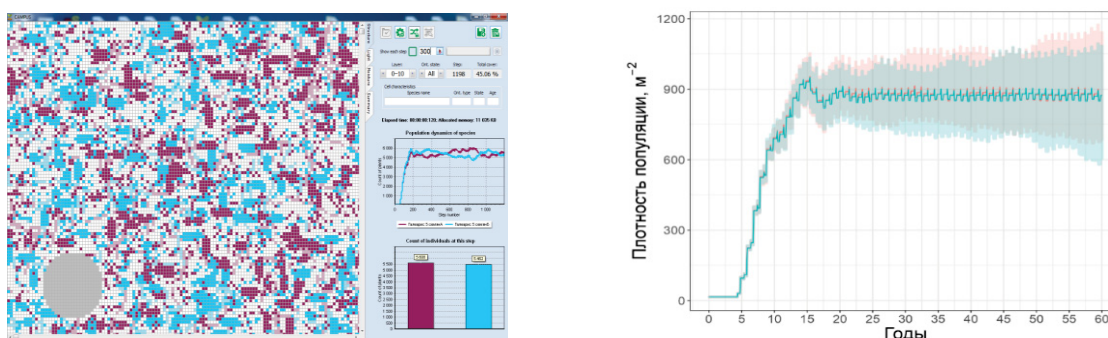


Рисунок 1 – Сравнение развития популяций *Galearis cyclochila* при вегетативном размножении в разные сроки (начальные условия: по 20 семенных растений каждого варианта на пробной площади (2.5x2.5 м). Матрица переходов последовательная («каждое в следующее»). На графике справа представлены данные по 100 циклам моделирования

Несколько циклов моделирования позволяют проанализировать, как сильно меняется динамика численности растений разных онтогенетических состояний в зависимости от распределения особей в пространстве относительно друг друга.

В настоящее время для включения продукции травяно-кустарничкового яруса в систему моделей EFIMOD3 разрабатывается версия программы CAMPUS_Eco (таблица 1).

Таблица 1 – Сравнение двух версий модели CAMPUS

	CAMPUS	CAMPUS-Eco
Задачи	- Оценка скорости разрастания ценопопуляций - Оценка структуры ЦП - Конкуренция ЦП в разных условиях - Инвазии - Скорости занятия и освобождения территории видами ТКЯ, их доли в ячейках	- Продукционные характеристики – получение данных о биомассе по органам и формируемом опаде - Динамика азота и углерода - Подрост – выживание и рост
Разрешение	- шаг счета – 1 мес. - ячейка 1×1 см	- шаг счета – 1 день - ячейка 50х50 см
Основные параметры	- онтогенетические состояния (ОС) - графическое представление: подземная и надземная горизонтально и вертикально - приросты - длительности ОС - матрицы переходов ОС	- доля вида в ячейке (% покрытия) в каждой список всех потенциально возможных видов - содержание азота в органах - ранговые распределения биомассы по органам - параметры фотосинтеза и транспирации

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ЛИТЕРАТУРА

- Campbell G. S. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution // *Agricultural and forest meteorology*. – 1986. – Т. 36. – №. 4. – С. 317-321.
- 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*, Volume 431, 1 September 2020, 109184.
- 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*, Volume 431, 1 September 2020, 109183.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Метод., разработ. для студентов биол. спец. [Сборник. В 2 ч.] / Т. И. Серебрякова (отв. ред.). М.: МГПИ, 1980, 1983. 97 с.
- Зубкова Е.В., Железная Е.Л., Фролов П.В. Подходы к математическому моделированию морфологической поливариантности онтогенеза *Galearis cyclochila* // В сб. Охрана и культивирование орхидей. Материалы XIII Международной конференции (Нижний Новгород, 24–27 мая 2024 г.). Нижний Новгород: Изд. ФГАОУ ВПО "ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2024. С. 53–55.
- Зубкова Е.В., Жукова Л.А., Фролов П.В., Шанин В.Н. Работы А.С. Комарова по клеточно-автоматному моделированию популяционно-онтогенетических процессов у растений // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т.8. №2. С. 285–295.
- Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Надпорожская М.А., Фролова Г.Г. Мозаичность ценопопуляций черники и брусники, и динамика органического вещества почвы в сосняках южного Подмоскovie // *Лесоведение*. 2022. № 1. С. 34–46.

- Комаров А.С. Вероятностное описание взаимодействующих популяций // Почвенные процессы: проблемы и методы. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1973. С. 45–61.
- Комаров А.С. Математическое моделирование ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии растений. М.: Наука. Гл. 8. 1988. С. 137–155.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр.БИН АН СССР. Геоботаника. 1950. Сер. 3, Вып. 6. С. 7–204.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. 2. С. 7–34.

ПРОБЛЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ОБЪЕДИНЕННЫХ ДАННЫХ О БИОРАЗНООБРАЗИИ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АРЕАЛОВ ВИДОВ

Иванова Н.В.¹, Шашков М.П.^{1,2}, Созонтов А.Н.³

¹ИМПБ РАН — филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия

Natalya.dryomys@gmail.com

²КарУ им. академика Е.А. Букетова, Караганда, Казахстан

Max.carabus@gmail.com

³ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, Россия

A.N.Sozontov@gmail.com

Аннотация: В докладе описаны особенности данных, происходящих из биологических коллекций, научных публикаций и платформ научного волонтерства. Показано, что для литературных данных и коллекций характерно высокое качество определения и низкое качество геоданных. Наблюдения iNaturalist (научное волонтерство) имеют высокую точность геопривязки, но качество определения часто низкое и требует дополнительной проверки.

1. ВВЕДЕНИЕ

Моделирование потенциальных ареалов видов (групп видов) является актуальным направлением, которое используется как в фундаментальных, так и в прикладных исследованиях (Elith, Leathwick, 2009). Входными данными для построения таких моделей являются точки известных встреч целевых видов и непрерывные растровые слои с оценками параметров среды (предикторы). Для получения точек встреч видов часто используют готовые объединенные данные, доступные через тематические репозитории, поскольку самостоятельный их сбор для обширных территорий часто невозможен. Крупнейшим ресурсом, предоставляющим открытый доступ к данным о распространении видов, является GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/>). На апрель 2025 года через портал GBIF доступно >3 млрд точек встреч видов, в том числе >15 млн для территории России. Эти сведения происходят из различных источников, в том числе биологических коллекций, научных публикаций и платформ научного волонтерства (citizen science). Для совместного использования этих данных в моделях необходима их предварительная обработка (data cleaning), которую следует проводить с учетом особенностей информации, происходящей из разных источников. В докладе обобщен опыт авторов по работе с материалами цифровых биологических коллекций, сведениями о находках видов из научных публикаций и данными из систем научного волонтерства.

2. ДАННЫЕ ИЗ НАУЧНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ И ПУБЛИКАЦИЙ

На апрель 2025 года данные из научных коллекций представлены в GBIF ~260 млн образцов. Из них для территории России доступно 2.8 млн, из которых 1.7 млн составляют гербарии, для 1.3 млн доступны изображения. Сведений об образцах из зоологических коллекций существенно меньше: 797 тыс., в т.ч. 69 тыс. с изображениями.

Другим важным источником данных о точках встреч видов является научная литература. На мировом уровне оцифровкой публикаций и извлечением из них информации о распространении видов занимаются проекты Biodiversity Heritage Library (<https://www.biodiversitylibrary.org/>) и Plazi (<https://plazi.org/>). Через портал GBIF доступно >330 тыс. записей о находках видов, полученных благодаря этим проектам. В России национальная программа по оцифровке научного литературного наследия отсутствует, задача решается на региональном уровне в рамках проектов, посвященных отдельным таксономическим группам. В частности, нашим коллективом при поддержке РНФ (проекты

№ 23-24-00112, № 24-24-00460) ведется оцифровка литературных данных о находках дождевых червей Северной Евразии и пауков Уральского региона (Иванова и др., 2024; Созонтов и др., 2024; Sozontov, Mikhailov, 2024).

Данные из биологических коллекций и научных публикаций имеют много общего с точки зрения их использования для построения моделей потенциальных ареалов. Прежде всего, это (как правило) высокое качество определения видовой принадлежности. Существенным недостатком является низкое качество пространственных данных. Например, из 5034 записей о находках дождевых червей, оцифрованных нами из литературы, только для 310 были указаны географические координаты (Shashkov et al., 2024b). Для дальнейшего использования этих данных в моделях потребовалось выполнить ручную геопривязку (Wieczorek et al., 2004). Также было показано, что описание места сбора не всегда приводится подробно и может не соответствовать реальному месту проведения исследований. Это приводит к высокой неточности (или неопределенности) геопривязки (coordinate uncertainty). В наборе данных о дождевых червях значение этой оценки составило в среднем 6.6 км, 26.5% записей не удалось геолоцировать с точностью менее 50 км. Средняя величина неточности геопривязки в массиве данных о пауках составила 2.3 км, не удалось геолоцировать 13.2% записей. Полученные нами результаты ставят вопрос о применимости таких находок в качестве входных данных для моделей распространения, поскольку пространственное разрешение слоев предикторов, как правило, существенно точнее полученных нами значений погрешности. Таким образом, данные с высокой неточностью геопривязки могут вносить искажения в получаемые результаты.

Другой особенностью данных из коллекций и литературы является их временной охват. Так, для обобщения данных о находках дождевых червей, нами были обработаны источники, изданные с 1930-х годов по настоящее время. При использовании предикторов, характеризующих современное состояние среды (например, климат или тип землепользования), такие точки могут привести к искажению оценок. Для решения этой проблемы необходимо использование предикторов, адекватных дате сборов.

3. ДАННЫЕ ИЗ СИСТЕМ НАУЧНОГО ВОЛОНТЕРСТВА

Данные из систем научного волонтерства составляют не менее 60% от общего числа записей, доступных через портал GBIF, поэтому потенциально могут быть важным источником входных данных о точках встреч видов. Большинство наблюдений сделаны за последние несколько лет, точность геопривязки высокая благодаря автоматической геолокации при помощи встроенной в смартфон системы глобальной навигации. В то же время многие исследователи отмечают низкое качество определения большинства таксонов, поэтому не используют их в своей работе. Это отчасти обосновано, так как далеко не все таксономические группы можно с уверенностью определить по фотографиям.

Нами проведен обзор наиболее популярных в России систем научного волонтерства, результаты которого показали, что наиболее перспективными для вовлечения в научный оборот являются наблюдения платформы iNaturalist. Интерфейс данной системы позволяет оценить квалификацию эксперта, определившего наблюдение, а также самостоятельно проверить его корректность по фотографии (записи голоса) наблюдаемого объекта. На основе анализа наблюдений iNaturalist нами сформулированы критерии для оценки их качества (Иванова, 2023). Выполнена верификация наблюдений дождевых червей специалистами в области таксономии этой группы (Shashkov et al., 2024a). В результате проверки >2000 наблюдений было показано, что по фотографиям можно определить до вида ~30% наблюдений. Результаты работы улучшили работу нейронной сети iNaturalist и расширили пространственный охват собранных литературных данных. В то же время было показано, что географические координаты могут иметь низкую точность в местах слабого сигнала мобильной связи. В случае загрузки пользователями своих фотоархивов дата

наблюдения может быть указана неверно, место наблюдения приблизительно, оценка точности геопривязки зачастую отсутствовать. Выявить подобные ошибки в общем массиве наблюдений довольно сложно, для их поиска необходима разработка дополнительных алгоритмов проверки. Как было показано в других работах (Tiago et al., 2017; Lloyd et al., 2020), наблюдения имеют специфическое пространственное распространение, часто они приурочены к населенным пунктам и дорожной сети. Вероятно, большая доля точек из iNaturalist в массиве входных данных может исказить распределение целевого вида по типам биотопов и, как следствие, привести к смещенным оценкам (bias) прогнозного ареала.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что данные из биологических коллекций, научной литературы и проектов научного волонтерства имеют специфические особенности, которые необходимо учитывать при их использовании для моделирования потенциальных ареалов. Образцы из коллекций и сведения о точках встреч из литературы, как правило, имеют высокое качество определения. При этом временной охват сведений может быть весьма широким, а качество геоданных чаще всего низкое. Данные из систем научного волонтерства имеют высокую точность геопривязки и собраны относительно недавно, но качество определения таксонов часто низкое и требует дополнительной верификации.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Н.В. Рекомендации по оценке качества данных iNaturalist // Вестник Карагандинского университета. Серия «Биология. Медицина. География». 2023. №3 (111) С. 73–83.
<https://doi.org/10.31489/2023BMG3/73-83>
- Иванова Н.В., Шашков М.П., Созонтов А.Н., Филиппова Н.В., Ермолов С.А., Соколова С.С., Устинова А.Л., Плакхина Е.В. Опыт реализации региональных проектов оцифровки литературного наследия // Доклады Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика». Под ред. В.Д. Лахно. Том 10. Пущино: ИМПБ РАН, 2024. Статья № e55. <https://doi.org/10.17537/icmbb24.53>
- Созонтов А.Н., Иванова Н.В., Плакхина Е.В., Соколова С.С., Устинова А.Л. Оцифровка арахнологического литературного наследия: итоги первого года работы // 80 лет экологической науке на Урале: мат. всерос. науч. конф. г. Екатеринбург, 11–15 ноября 2024 г. Екатеринбург: Резкшен, 2024. С. 209–211.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annual review of ecology, evolution, and systematics. 2009. V. 40. P. 677–697
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Lloyd T.J., Fuller R.A., Oliver J.L. et al. Estimating the spatial coverage of citizen science for monitoring threatened species // Global Ecology and Conservation. 2020. V. 23. Article ID: e01048.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01048>
- Mandeville C.P., Nilsen E.B., Finstad A.G. Spatial distribution of biodiversity citizen science in a natural area depends on area accessibility and differs from other recreational area use // Ecological Solutions and Evidence. 2022. V. 3(4). Article ID: e12185. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12185>
- Shashkov M., Ermolov S., Nesterkova D., Geraskina A., Golovanova E., Gordienko T. Improvement of the data quality of iNaturalist earthworm (Crassiditellata) observations // XIX ICSZ & XVI ICA – August 2024 – Cape Town, South Africa. Book of Abstracts. P. 121. (a)
- Shashkov M.P., Ivanova N.V., Ermolov S.A. Earthworm occurrence dataset extracted from Russian-language literature // Biodiversity Data Journal. 2024. V. 12. e130897. <https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e130897> (b)
- Sozontov A.N., Mikhailov K.G. Arachnolibrary: digital library for arachnological literature // Invertebrate Zoology. 2024. V. 21(4). P. 526–533. <http://doi.org/10.15298/invertzool.21.4.08>
- Tiago P., Ceia-Hasse A., Marques T.A. et al. Spatial distribution of citizen science casuistic observations for different taxonomic groups // Scientific Reports. 2017. V. 7. Article ID: 12832. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13130-8>
- Wieczorek J., Guo Q., Hijmans R. The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty // International Journal of Geographical Information Science. 2004. V. 18(8). P. 745–767. <https://doi.org/10.1080/13658810412331280211>

АДЕКВАТНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ДАННЫХ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ В ЭМПИРИЧЕСКИХ МОДЕЛЯХ ДЫХАНИЯ ПОЧВЫ

Кивалов С.Н., Курганова И.Н., Быховец С.С., Лопес де Гереню В.О., Хорошаев Д.А.

Институт Физико-Химических и Биологических Проблем Почвоведения РАН, Пущино, Российская Федерация

kivalov@pbcras.ru; kurganova@pbcras.ru; bykhovets@pbcras.ru; lopes@pbcras.ru; d.khoroshaev@pbcras.ru

Аннотация: Моделирование дыхания почвы позволяет расширить ареал оценки углеродного баланса на зоны, где не организованы непосредственные измерения в связи с невозможностью выделения достаточных ресурсов для их проведения. Используя SCLISS модель для моделирования температуры и влажности почвы по температуре воздуха и количеству осадков, на примере лесной и луговой экосистем на дерново-подзолистой почве нами показано, что смоделированные данные оказываются хорошей альтернативой прямым измерениям и могут быть успешно использованы в эмпирических моделях дыхания почвы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Типы экосистем - лес и луг - важны для модуляции температуры и влажности почвы, в то время как качество SOM и состав почвенного микробного сообщества изменяют их влияние на дыхание почвы. Одним из способов оценки дыхания почвы является моделирование, которое представляет собой альтернативу прямым камерным измерениям (Kurganova et al. 2020, 2022). В исследовании применен ансамбль эмпирических моделей к лесным и луговым экосистемам, чтобы продемонстрировать, как различия в типе экосистемы, погодных и почвенных условиях может быть учтено при моделировании дыхания почвы.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Лесной и луговой участки исследования расположены на песчаном дерновом подзоле в зоне хвойно-широколиственных лесов Приокско-Террасного биосферного заповедника. Расстояние между участками составляет около 160 м при перепаде высот 4 м – пологий уклон в направлении восток-запад от лесного участка к лугу. Наибольшие различия между почвами – соотношение C/N, которое примерно в 1,5 раза выше для лесной почвы, что делает почвенное органическое вещество (SOC) верхних горизонтов лесной почвы менее доступным для микробного разложения, чем в луговой почве из-за ограничения по азоту (Kivalov et al. 2023, 2025). Используются 25-летние временные ряды потоков CO₂, собранные на этих участках (Kurganova et al. 2020). Измерения проводились раз в неделю методом закрытых камер.

Исследование проводится на следующих эмпирических моделях дыхания почвы, зависящих от среднемесячных значений температуры (T), осадков (P) и SOC (Suhoveeva & Karelin 2022; Kivalov et al. 2023, 2025):

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

$$SR_{TPPrh} = R_0 e^{(QT - Q_2 T^2)} \left(\frac{\alpha P + (1 - \alpha) P_{m-1}}{K + \alpha P + (1 - \alpha) P_{m-1}} \right) \quad (2)$$

Данные по T и P используются для разделения лет измерений на "влажные", "сухие" и "нормальные" путем применения Гидротермического Коэффициента Селянинова – $HTC = \sum P / \sum T / 10$ при $T > 10$ °C и Индексов Увлажнения – $WI = \lg (\sum P / \sum T)$ (Kurganova et al. 2022).

Модель SCLISS (Bykhovets & Komarov 2002) используется в моделях ROMUL и EFIMOD (Chertov et al. 2001, Pripulina et al. 2020) для получения оценок температуры и влажности почвы по данным метеорологических наблюдений. С помощью нее мы оценили температуру и влажность почвы в почвенных горизонтах.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Во влажные годы наблюдается наибольшая корреляция между месячными значениями температуры почвы (T_{soil}) и воздуха (T_{air}) и количеством осадков ($Prec$), в то время как в засушливые годы эта корреляция практически отсутствует, а в нормальные годы она находится между ними (рисунок 1).

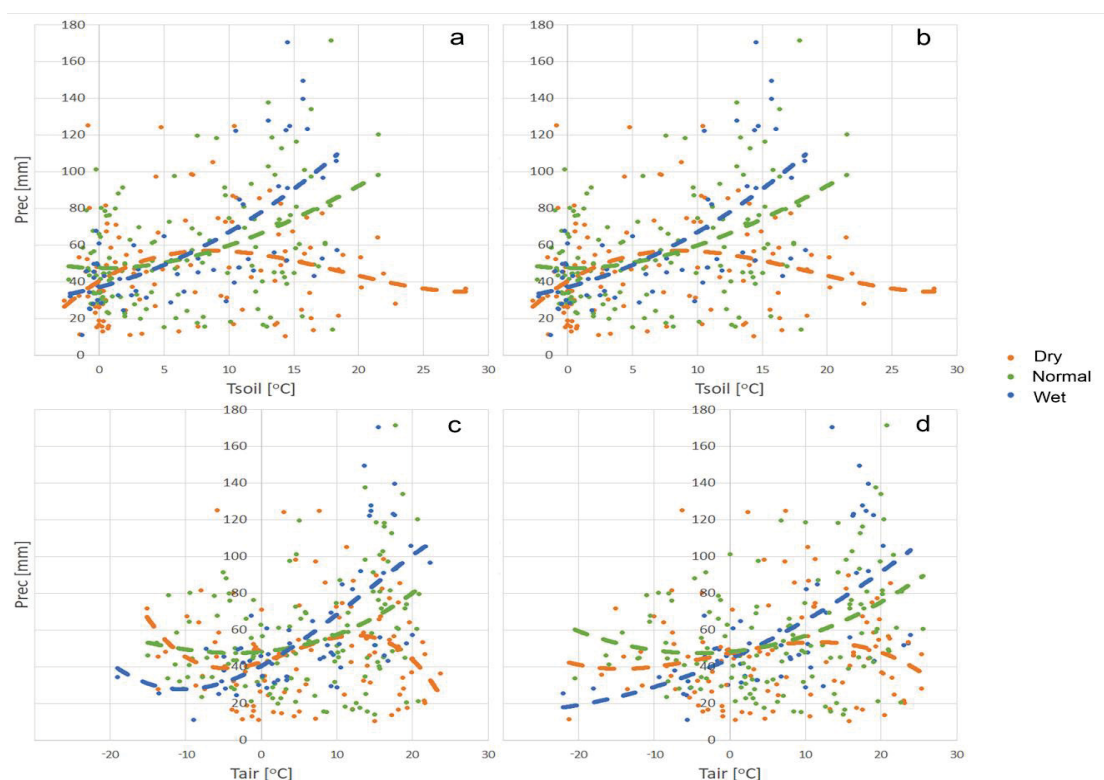


Рисунок 1 – Зависимости месячных температур от количества осадков в сухие (коричневый), нормальные (зеленый), и влажные (синий) годы.

Выявленные корреляции влияют на качество модели в зависимости от погодных условий. Для обеих экосистем оптимальные результаты моделирования с точки зрения R^2 и RMSE наблюдаются во влажные годы, а наихудшие - в засушливые (см. таблица 1). Однако в годы с нормальной влажностью эффективность моделирования варьирует в зависимости от типа растительности. Для луга результаты моделирования в нормальных условиях аналогичны результатам в засушливые годы. И наоборот, для леса результаты моделирования незначительно хуже, чем во влажные годы, и значительно лучше, чем в засушливые.

Таблица 1 – Определение «SCLISS-оптимальных» почвенных горизонтов, вносящих наибольший вклад в дыхание почвы: l – подстилка; s – глубокий слой почвы

Модель	погода	Лес				Луг			
		R^2	slope	MBE	RMSE	R^2	slope	MBE	RMSE
TPPCml	сухо	0.581	0.833	0.219	0.55	0.618	0.804	0.314	0.785
TPPCms		0.459	0.767	0.31	0.676	0.319	0.566	0.705	1.236

TPPrhml		0.655	0.698	0.016	0.41	0.708	0.744	0.038	0.589
TPPrhms		0.448	0.747	0.317	0.68	0.602	0.797	0.224	0.771
TPPCml	нормально	0.71	0.873	0.209	0.662	0.623	0.795	0.419	1.102
TPPCms		0.664	0.854	0.241	0.727	0.453	0.673	0.676	1.434
TPPrhml		0.716	0.845	0.166	0.63	0.673	0.797	0.205	0.947
TPPrhms		0.709	0.839	0.074	0.621	0.559	0.741	0.204	1.125
TPPCml	влажно	0.808	0.921	0.122	0.482	0.793	0.902	0.211	0.76
TPPCms		0.708	0.891	0.172	0.62	0.738	0.887	0.246	0.874
TPPrhml		0.817	0.831	0.003	0.439	0.805	0.838	0.039	0.688
TPPrhms		0.741	0.872	0.074	0.549	0.77	0.874	0.095	0.772

Сравнение результатов моделирования по данным SCLISS (таблица 1) показало, что как для леса, так и для луга параметризация с температурой и влажностью подстилки или дернового горизонта (TPPCml, TPPrhml) дает лучшие результаты по всем метрикам (R^2 , наклон, МБЕ и RMSE) по сравнению с параметризацией по температурой и влажностью почвы в более глубоком горизонте (TPPCms, TPPrhms). Это демонстрирует, что основным источником почвенного дыхания является подстилка верхнего слоя почвы или дерновый горизонт, а не более глубокие почвенные горизонты.

4. ВЫВОДЫ

Мы показали, что моделирование подстилки или дернового горизонта с помощью SCLISS может быть хорошей альтернативой для предоставления температуры и влажности для моделирования потока CO_2 , когда прямые данные температуры и влажности недоступны. При этом точность эмпирического моделирования дыхания почвы сильно зависит от погодных условий, что указывает на необходимость проведения различной параметризации моделей в зависимости от климатических факторов.

Исследования были выполнены в рамках ГЗ регистрационный номер: 122040500037-6.

ЛИТЕРАТУРА

- Bykhovets, S.S., Komarov, A.S. A simple statistical model of soil climate with a monthly step. // Eurasian Soil Sci. 2002, 35(4), 392–400
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL — a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling. // Ecol Model 2001, 138, 289–308
- Kivalov S.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T., Sapronov D., 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, 14 (8), 1568
- Kivalov, S., Kurganova, I., Bykhovets, S., Khoroshaev, D., Lopes de Gerenyu, V., Wu, Y., Myakshina, T., Kuzyakov, Y., & Pripulina, I. Modeling of CO_2 Efflux from Forest and Grassland Soils Depending on Weather Conditions. // Soil Systems 2025, 9(1), 25.
- 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, 13, 1374.
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Zhmurin V.A., Kudryarov V.N. Analysis of the Long-Term Soil Respiration Dynamics in the Forest and Meadow Cenoses of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve in the Perspective of Current Climate Trends. // Eurasian Soil Science 2020; Volume 53(10) , pp. 1421–1436
- Pripulina I.V., Bykhovets S.S., Frolov P.V., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Sapronov D.V., Myakshina T.N. Application of Mathematical Models ROMUL and Romul_Hum for Estimating CO_2 Emission and Dynamics of Organic Matter in Albic Luvisol under Deciduous Forest in the South of Moscow Oblast. // Eurasian Soil Science 2020, 53(10), 1480–1491
- Sukhovееva, O.E.; Karelin, D.V. Assessment of Soil Respiration with the Raich–Hashimoto Model: Parameterisation and Prediction. // Izvestia RAN. Ser. Geogr. 2022, 86, 519–527.

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЕЛОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ПОСЛЕ ВЫБОРОЧНЫХ РУБОК РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.

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

Аннотация: Проведены вычислительные эксперименты по моделированию процессов восстановления запаса и структуры елового древостоя после выборочных рубок разной интенсивности. Результаты моделирования показали, что когда запас древостоя достигает значения, которое было до рубки, структура древостоя не восстанавливается в исходное состояние. Для восстановления структуры древостоя требуется больше времени, чем для восстановления запаса.

1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Устойчивое управление лесами представляет собой многоцелевое, непрерывное и неистощительное использование лесных ресурсов с такой интенсивностью, которое обеспечивает долговременное экономически выгодное взаимоотношение человека и лесных экосистем, и позволяет сохранить их биоразнообразие, возобновление и продуктивность. Одним из мероприятий, позволяющих в значительной степени удовлетворять потребности лесного хозяйства в древесине, обеспечивая лесовозобновление без смены пород естественным путем, являются выборочные рубки.

Выборочная рубка – это метод лесопользования, при котором периодически вырубаются отдельные деревья в количестве, гарантирующем сохранение и эффективное восстановление леса. Они в наибольшей степени отвечают природе разновозрастных лесов, результаты которых зависят от правильного их проведения, учитывая скорость и степень восстановления древостоев до исходного состояния (Валяев, 1984).

В настоящей работе приведены результаты моделирования и анализа процессов восстановления разновозрастных еловых древостоев при различных режимах выборочных рубок. Вычислительные эксперименты проводили на основе разработанной имитационной модели (Колобов, 2014, Kolobov, Frisman, 2016). Исследовали процесс восстановления запаса и структуры елового древостоя до исходного состояния после выборочных рубок с интенсивностью изъятия деревьев в объеме 10, 20, 30, 40 % от общего запаса древесины. Общий запас рассчитывался как сумма объема стволов на участке с диаметром выше 6 см, что соответствует круглым лесоматериалам хвойных пород. Моделирование выборочных рубок осуществлялось на площадке размером 40×40 м, начиная с 700 лет, когда древостой достигает разновозрастной стадии развития. Вырубались деревья, начиная с максимального диаметра и ниже пока не был получен необходимый процент по запасу. Эффективность стратегии лесопользования оценивалась по скорости и степени восстановления структуры древесного сообщества до прежнего состояния. Для оценки степени восстановления структуры древостоя после выборочной рубки использовали распределение деревьев по ступеням толщины, сравнивая его с первоначальным состоянием.

2. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных вычислительных экспериментов показали, что после выборочной рубки с объемом изъятия 10, 20, 30, 40 % запас елового древостоя восстанавливается до исходного состояния через 20, 35, 45 и 60 лет, соответственно (рис. 1). При этом показано, что в тот момент, когда запас древостоя достигает значения, которое было до рубки (например, рис. 1 В), структура древостоя не восстанавливается в исходное состояние. Распределение деревьев по ступеням толщины не соответствует первоначальному

состоянию (рис. 2 А) для восстановления которого требуется больше времени (рис. 2 Б). Таким образом, для восстановления структуры древостоя, в зависимости от объема изъятия (10 – 40 %), требуется на 10 - 15 лет больше, чем для восстановления запаса (рис. 1, красная и синяя линии), что отражается на качественных характеристиках древесины.

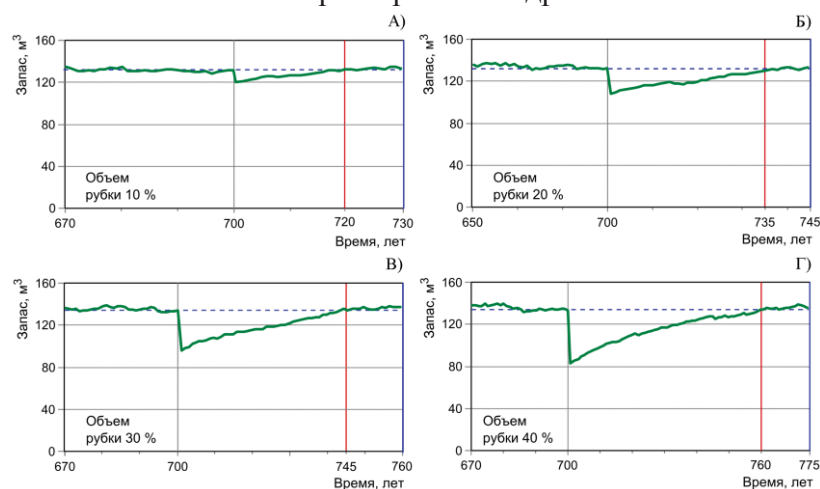


Рисунок 1 – Динамика запаса древесины в еловом древостое после выборочных рубок с объемом изъятия: А) 10, Б) 20, В) 30, Г) 40 %. Красная линия - время восстановления запаса, синяя линия - структуры древостоя.

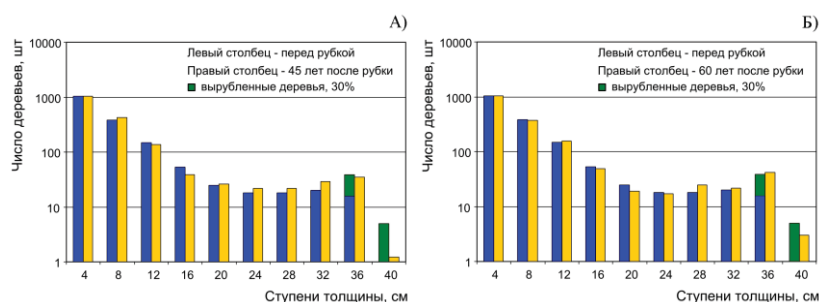


Рисунок 2 – Распределение деревьев по диаметру ствола в еловом древостое: А) через 45 лет, Б) через 60 лет после рубки с объемом изъятия 30 %

Далее моделировали динамику еловых древостоев в зависимости от периодичности и интенсивности выборочных рубок. Показано, что увеличение интервала между рубками, приводит к увеличению объема вырубленной древесины за одну рубку, а также максимальному и минимальному диаметру вырубаемых деревьев. При этом общий объем вырубленной древесины за определенный период уменьшается. Установлено что, например, в случае изъятия 30 % от запаса, компромисс между качеством (диаметр вырубленных деревьев) и количеством заготовленной древесины, может быть, достигнут при периодичности рубок 30 лет.

ЛИТЕРАТУРА

- Валяев В.Н. Выборочные и сплошнолесосечные рубки в Карелии (Сравнительная продуктивность). Петрозаводск: Карелия, 1984. 64 с.
- Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- 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.

УМЕЕМ ЛИ МЫ ПРОГНОЗИРОВАТЬ ТРАНСПОРТ ПЕСТИЦИДОВ В ПОЧВЕ?

Колупаева В.Н.¹, Кокорева А.А.^{1,2}

¹ФГБНУ ВНИИ фитопатологии, Большие Вяземы, РФ
amulanya@gmail.com

²МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, РФ
kokoreva.a@gmail.com

Аннотация: Моделирование является важным инструментом, используемым для оценки риска применения пестицидов. Для корректного применения моделей необходимо четко определить границы их возможностей. В данной работе на основании литературных данных и собственных результатов исследований авторов суммированы знания о способности имеющихся в настоящее время математических моделей решать задачи прогноза миграции пестицидов за пределы почвенного профиля.

Результаты мониторинговых наблюдений, проводимых во многих странах, свидетельствуют о загрязнении грунтовых вод пестицидами. Вероятность попадания остатков пестицидов в грунтовые воды зависит от множества факторов, таких, как климатические и почвенные условия, гидрогеологическая ситуация, интенсивность использования сельскохозяйственных земель, а также физико-химических свойств действующего вещества пестицида. Экспериментальные исследования не способны охватить собой все сельскохозяйственные регионы с большим разнообразием природных ситуаций. На это способны расчетные эксперименты. В настоящее время математическое моделирование стало частью процедуры оценки экологического риска применения пестицидов при их регистрации. Впервые моделирование было введено в регистрационный процесс в ЕС в 2000 году. Для использования были рекомендованы 4 модели. Сейчас имитационные модели применяют для оценки потенциального риска миграции пестицидов в США, Великобритании, Канаде, Китае, РФ. В Бразилии также предпринимаются шаги для внедрения моделирования в процесс оценки и одобрения пестицидов. Таким образом, использование моделей регулирующими органами может восприниматься, как знак доверия, и подтверждать надежность результатов расчетов.

Несмотря на то, что моделирование миграции пестицидов вне всякого сомнения является полезным инструментом для решения научных и регуляторных задач, остаются нерешенные вопросы, касающиеся их параметризации, калибровки и, собственно, способности моделей адекватно прогнозировать концентрации пестицидов в грунтовых водах. В связи с широким распространением моделирования возникла необходимость детально прописать процедуру проверки пригодности (валидации) математических моделей судьбы пестицидов (pesticide fate models). Был написан ряд руководств (Jones, Mangels; 2002; Dubus et al., 2002), авторы которых сходятся в том, что валидация модели является одним из наиболее ответственных этапов работы. Для выполнения валидации модели был предложен протокол, который включает в себя несколько последовательных этапов: проверку работы модели (слепой тест), калибровку (настройку) модели (вторичную параметризацию методом решения обратных задач) и проверку настроенной модели на независимом массиве данных.

Был предпринят ряд масштабных исследований для определения статуса моделей, используемых государственными органами (Vanclooster, 2003; Garrat et al., 2002; Колупаева и др., 2006). Результаты показывают достаточно высокую точность расчетов, которая варьирует в зависимости от моделируемого набора данных. Значительных различий между исследуемыми моделями не было обнаружено несмотря на то, что модели, основанные на уравнении Ричардса, лучше имитируют движение воды в почве. Предварительная калибровка по реальным данным значительно улучшает производительность моделей.

Повышение сложности моделей приводит к увеличению количества входных параметров модели, неточности в определении которых ведут к увеличению общей ошибки прогноза (Колупаева, 2022).

В целом, слепая предсказательная способность моделей для переменных состояния системы и в частности, для прогноза концентраций пестицидов в водном стоке на уровне ppm низкая. Улучшение производительности модели после «физически оправданной калибровки» свидетельствует о том, что причиной низкой эффективности прогноза являются неточности параметризации. Эта слабая способность моделей предсказывать абсолютные концентрации пестицидов не делает модели непригодными для отбора действующих веществ, способных оказывать неблагоприятное воздействие на грунтовые воды или правильного их ранжирования с точки зрения риска вымывания для формирования приоритетного перечня пестицидов для мониторинга в грунтовых водах (Колупаева, 2018). Также данные моделирования позволяют выявлять территории, уязвимые к загрязнению грунтовых вод пестицидами.

Математическое моделирование судьбы пестицидов заметно расширяет возможности исследователей и экспертов при оценке риска их применения. Оно используется на первых двух этапах в многоуровневой схеме оценки риска миграции пестицидов. На этих этапах происходит определение веществ с потенциальным риском миграции, для которых необходимы дальнейшие исследования в лизиметрах и долгосрочный пострегистрационный мониторинг.

Работа выполнена за счет средств федерального бюджета, тема Госзадания FGGU-2025-0005.

ЛИТЕРАТУРА

- Колупаева В.Н., Горбатов В.С., Шеин Е.В., Леонова А.А. Использование имитационной модели PEARL для оценки миграции метрибузина в почве // Почвоведение. 2006. № 6. С. 667-673.
- Колупаева В.Н. Формирование перечня пестицидов для их мониторинга в грунтовых водах // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2018. Т. XXIX. № 3. С. 93-106.
- Dubus I. G., Beulke S., Brown C.D. Calibration of pesticide leaching models: critical review and guidance for reporting // Pest Management Sci. 2002. V. 58. № 8. P. 745-758.
- Garratt J. A., Capri E., Trevisan M., Errera G., Wilkins R.M. Parameterisation, evaluation and comparison of pesticide leaching models to data from a Bologna field site, Italy // Pest Management Science. 2003. V. 59. № 1. P. 3-20.
- Jones R.L., Mangels G. Review of the validation of models used in Federal Insecticide, Fungicide, and Rodenticide Act environmental exposure assessments // Environmental Toxicological Chemistry. 2002. V. 21. № 8. P. 1535-44.
- Kolupaeva V., Kokoreva A., Belik A., Glinushkin A., Bolotov A. Modelling water and pesticide transport in soil with MACRO 5.2: calibration with lysimetric data // Agriculture. 2022. V. 12. № 4. P. 505.
- Vanclooster M., Piñeros Garcet J. D., Boesten J.J.T.I., Van den Berg F., Leistra M., Smelt J., Jarvis N., Roulier S., Burauel P., Vereecken H., Wolters A., Linnemann V., Fernandez E., Trevisan M., Capri E., Padovani L., Klein M., Tiktak A., Van der Linden A., De Nie D., Bidoglio G., Baouroui F., Jones A. and Armstrong A. APECOP: Effective approaches for Assessing the Predicted Environmental Concentrations of Pesticides // Final Report. Department of environmental sciences and land use planning, Université catholique de Louvain, Belgium. 2003. 158 p.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ ДЕЛИМИТАЦИИ ДЛЯ РАЗГРАНИЧЕНИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ КЛАДЫ *CHLORELLA* (CHLOROPHYTA)

Кривина Е.С.¹, Портнов А.М.², Темралеева А.Д.¹

¹Всероссийская коллекция микроорганизмов (ВКМ), Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия

Pepelisa@yandex.ru

temraleeva.anna@gmail.com

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

alekseyportnow@gmail.com

Аннотация: В настоящем исследовании изучена эффективность шести различных методов делимитации для разграничения близкородственных видов на примере клады *Chlorella*. По итогам работы установлено, что результаты алгоритмов GMYC и KoT в наибольшей степени соответствовали современным представлениям о таксономии клады *Chlorella*.

1. ВВЕДЕНИЕ

В современных исследованиях по изучению и оценке видового разнообразия различных групп организмов наблюдается тенденция к активному внедрению биоинформатических методов для установления их истинного таксономического статуса. Классический комплексный анализ, включающий изучение морфологии, ультраструктуры, топологии филогенетического дерева, особенностей вторичной структуры внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2, биохимических и экологических характеристик, очень трудоёмок. В связи с этим существует острая необходимость в методах, которые позволяют оперативно выявлять потенциально новые таксоны. Одним из возможных путей решения этой проблемы является использование математических алгоритмов обработки молекулярно-генетических данных и дальнейшее развитие вычислительных методов филогенетических реконструкций (Templeton, 2001; Karabanov et al., 2023). В настоящее время доступно множество различных математических алгоритмов (>20) для определения границ видов различных организмов (Malavasi et al., 2016; Zou et al., 2016; Luo, Ho, 2018; Magoga et al., 2021; Karabanov et al. 2023; Clopton, Clopton, 2025). При этом для анализа разграничения видов водорослей применяют, чаще всего, только 4.

Распространённым недостатком таких исследований является отсутствие анализа эффективности применения того или иного метода к изучаемым группам, поскольку разные алгоритмы могут давать существенно различающиеся результаты определения границ видов в одном и том же наборе данных. Поэтому важной задачей при проведении такой работы является оценка эффективности тех или иных методов определения видов (методов делимитации) для различных групп живых организмов, а также накопление информации об их преимуществах и недостатках (Malavasi et al., 2016; Zou et al., 2016; Luo, Ho, 2018; Karabanov et al., 2023).

Цель данной работы – оценить эффективность 6 наиболее популярных методов определения границ видов при работе с группами организмов, богатых близкородственными и эволюционно молодыми видами, на примере зеленых микроводорослей клады *Chlorella*.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования выступал набор нуклеотидных последовательностей фрагмента 18S–ITS1–5.8S–ITS2 основных представителей клады *Chlorella*. Поиск всех последовательностей проводился с использованием алгоритма BLASTn в GenBank

(<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Затем были отобраны последовательности на основе критериев максимального сходства (сходство $\geq 95\%$), качества считывания (без вырожденных и неизвестных нуклеотидов), длины считывания (последовательности, включающие 18S–ITS1–5.8S–ITS2 и имеющие размер не менее 2300 пар нуклеотидов), при этом особый акцент был сделан на сиквенсы типовых видов и коллекционных аутентичных штаммов. Таким образом, набор данных содержал 102 последовательности представителей семейства Treboxiophyceae. Если в гене 18S рРНК были интроны, они были удалены из списка. Названия таксонов были приведены в соответствии с международной электронной базой данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2025). Для формирования представления о современной таксономически признанной структуре клады *Chlorella* ориентировались на работы последних лет: Hoshina & Fujiwara (2013), Hoshina & Nakada (2018), Krivina & Temraleeva (2020), Chae et al. (2019; 2023), Pröschold et al. (2020), Pröschold & Darienko (2020), Krivina et al. (2022; 2023a; 2023b; 2023c; 2023d) и на концепцию родов в рамках клады, отраженную на сайте Algaebase.

Множественное выравнивание было выполнено в BioEdit 7.2.5 с использованием ClustalW (Hall, 1999). Основываясь на минимальных значениях байесовского информационного критерия (BIC), в качестве оптимальной модели была выбрана модель нуклеотидной замены TIM3e+I+G4. Для анализа максимального правдоподобия (ML) использовали IQ-TREE версии 2.2 (Minh et al., 2020). Оценка топологии для деревьев ML была основана на 1000 повторениях теста SH-aLRT (Shimodaira, 2002). Реконструкция филогении с использованием байесовского вывода (BI) была проведена с использованием программного пакета BEAST2 версии 2.7.5 (Bouckaert et al., 2019) и рекомендаций Barido-Sottani et al. (2018). Каждый анализ включал шесть независимых прогонов марковской цепи Монте-Карло (MCMC), по 50 миллиардов поколений в каждом, с выборкой каждые 10000 поколений. Эффективность MCMC в отношении сходимости результатов всех независимых испытаний с расчетным эффективным размером выборки (ESS) для всех параметров, превышающих 200, была оценена с помощью программы Tracer версии 1.7 (Rambaut et al., 2018). После объединения результатов всех запусков MCMC с помощью LogCombiner версии 2.7 было рассчитано консенсусное дерево, основанное на критериях максимальной достоверности (MCC), с использованием TreeAnnotator версии 2.7 с 25%-ым прогоном (Drummond, Bouckaert, 2015).

Анализ таксономической структуры проводился с использованием 6 различных методов делимитации, которые можно разделить на три группы. Группа 1 – методы разграничения, основанные на пороговых значениях. Первый метод из этой группы LocMin основан на концепции "прерывистого прерывания" и формализованный в функции "локального минимума" (LocMin), реализован с использованием пакета "spider" (минимальное пороговое расстояние $Td=0,0057$) (Brown et al., 2012, Karabanov et al., 2023). Второй метод ASAP, Assemble Species by Automatic Partitioning (Puillandre et al., 2021), реализован с использованием скрипта asapy в пакете iTaxoTools версии 0.1 на онлайн-платформе <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/asapweb.html> (Vences et al., 2021). Группа 2 – топологические алгоритмы, в основе которых лежит анализ филогенетических деревьев. Среди алгоритмов этой группы использовали GMYC (generalized mixed Yule coalescent) и два варианта РТР (Poisson tree processes). Для анализа GMYC использовали ультраметрическое дерево, реконструированное в программе BEAST v. 2.6.2. Сценарий для "R" (R Core Team 2021) для расчета GMYC был представлен в работе Karabanov et al., 2023. Для реализации mlPTR и bPTR (Zhang et al., 2013) использовали филогенетическое дерево, реконструированное методом максимального правдоподобия (ML) в бесплатной программе IQ-TREE. Реализация алгоритмов выполнялась на онлайн-сервере <https://species.h-its.org/>. Группа 3 – объединяет ряд методов, в основе которых лежит какой-то биологический закон. В рамках данного исследования был метод КоТ, в основе которого лежит подход популяционно-генетической теории, где определение границ видов включает расчеты отношения К (среднее попарное расстояние между предполагаемыми кладами на уровне видов) к Theta (оценка генетического

разнообразия), выполняемое с использованием пакета "KoT-K over Theta" версии 1 (Spori et al., 2021). Реализация проводилась на онлайн-сервере (<https://eeg-ebi.github.io/KoT/input.html>).

Полученные в результате работы алгоритмов наборы MOTUs (так называемых молекулярных операционных таксономических единиц) сравнивались с границами таксономически признанных видов и классифицировались по следующим категориям, предложенным в работе (Magoga et al., 2021): match (соответствие), split (разделение), merge (слияние) или mixture (смешивание).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты делимитации представителей клады *Chlorella* показали, что общее количество MOTUs варьировало от 53 до 72. Как сообщалось ранее (Krivina et al., 2023d), результаты алгоритма GMYC в наибольшей степени соответствовали современному пониманию таксономии клады *Chlorella* (точность – 96%). Однако этот же метод является одним из самых трудоемких, поскольку для его реализации необходимо провести длительную подготовительную работу и строить ультраметрическое дерево. Результаты алгоритма KoT несколько уступали результатам GMYC (точность – 94%). Однако, в отличие от метода GMYC, он не требует предварительного построения ультраметрических деревьев. Этот алгоритм реализуется на онлайн-платформе, и результаты могут быть получены за очень короткое время. Последнее может быть очень удобно, когда набор данных еще находится в разработке и дерево будет еще несколько раз перестраиваться.

Алгоритмы ASAP, MinLoc, очевидно, менее чувствительны (точность – 89%) и, как правило, объединяют близкородственные виды, что не всегда применимо для представителей клады *Chlorella*. Хотя эти алгоритмы в качестве базы используют только выравнивание и реализуются относительно быстро, очевидно, что их чувствительность несколько ниже, чем у GMYC и KoT.

Результаты алгоритмов mlPTR и bPTR характеризовались наименьшей точностью (точность – 81% и 80% соответственно). mlPTR объединил ряд близкородственных видов, в основном в род *Micractinium*, но в то же время разделил некоторые виды на несколько MOTUs. Алгоритм bPTR характеризовался чрезмерной фрагментацией видов.

Максимальное соответствие результатов первых 4-х наиболее надежных алгоритмов наблюдалось в хорошо изученных группах с относительно простой таксономической структурой, включая роды *Hegewaldia*, *Meyerella*, *Heynigia*, *Neochlorella* и *Carolibrandtia*. Несоответствие одного или нескольких методов в той или иной группе является сигналом для систематиков обратить на это более пристальное внимание (Guo & Kong, 2022).

4. ВЫВОДЫ

Таким образом, использование математических алгоритмов может выступать как вспомогательный инструмент для разграничения видов и выявления кандидатов в новые виды. Однако для получения корректных результатов необходимо предварительно оценить адекватность полученных данных путем их сравнения с теми видами в рамках исследуемой группы, чей таксономический статус не вызывает сомнений. Чем лучше изучена группа, чем больше в ней видов, чей таксономический статус не вызывает сомнений, тем точнее можно определить оптимальный алгоритм. Данная работа подводит итоги ранее проведенных исследований (Krivina et al., 2022; 2023d; 2024) по оценке эффективности 6 различных методов делимитации применительно к зеленым микроводорослям клады *Chlorella*, которую можно рассматривать как пример группы, богатой близкими и эволюционно молодыми видами. Среди проанализированных алгоритмов GMYC и KoT оказались наиболее эффективными в случае с кладой *Chlorella*. Алгоритмы ASAP и LocMin показали синхронные результаты, но их точность в отношении определения границ близкородственных видов была несколько ниже. Алгоритм mlPTR одновременно стремился объединить близкородственные виды и в то

же время разделить несколько отличающиеся штаммы внутри вида на несколько групп. Алгоритм bRTP характеризовался чрезмерным разделением представителей клады *Chlorella* на отдельные виды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (Госзадание № FMRM-2022-0019).

ЛИТЕРАТУРА

- Barido-Sottani J., Boskova V., Du Plessis L., Kuhnert D., Magnus C., Mitov V., Muller N.F., PecErska J., Rasmussen D.A., Zhang C., et al. Taming the BEAST—A community teaching material resource for BEAST2 // *Syst Biol.* 2018. V. 67. № 1. P. 170–174.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchene S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kuhnert D., de Maio N., et al. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // *PLoS Comput Biol.* 2019. V.15. № 4. P. e1006650.
- Brown S.D.J., Collins R.A., Boyer S., Lefort M.C., Malumbres-Olarte J., Vink C.J., Cruickshank R.H. Spider: an R package for the analysis of species identity and evolution, with particular reference to DNA barcoding // *Mol. Ecol. Resour.* 2012. V. 12. № 3. P. 562–565.
- Chae H., Kim E.J., Kim H.S., Choi H.-G., Kim S., Kim J.H. Morphology and phylogenetic relationships of two Antarctic strains within the genera *Carolibrandtia* and (*Chlorellaceae*, *Trebouxiophyceae*) // *Algae.* 2023. V. 38. № 4. P. 241–252.
- Chae H., Lim S., Kim H., Choi H.-G., Kim J.H. Morphology and phylogenetic relationships of *Micractinium* (*Chlorellaceae*, *Trebouxiophyceae*) taxa, including three new species from Antarctica // *Algae.* 2019. V. 34. № 4. P. 267–275.
- Clopton R.E., Clopton D.T. Integrating Molecular and Morphological Methods for Gregarine Species Delimitation: A Revision and Phylogeny of the *Blabericolidae* with Recognition of New Species of *Blabericola* and *Protomagalhaensia* Infecting *Blaptica dubia*, the Guyana Spotted Cockroach (*Blattodea*: *Blaberidae*) // *Journal of Parasitology.* 2025. V. 111. № 3. P. 233–249.
- Drummond A.J., Bouckaert R.R. *Bayesian Evolutionary Analysis with BEAST2*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2015. 273p. ISBN 978-1-107-01965-2.
- Guo B., Kong L. Comparing the efficiency of single-locus species delimitation methods within *Trochoidea* (*Gastropoda*: *Vetigastropoda*) // *Genes.* 2022. V. 13. № 12. P. 2273.
- Guiry M.D., Guiry, G.M. World-wide electronic publication. In *AlgaeBase*. National University of Ireland, Galway, 2025. URL: <http://www.algaebase.org> (Cited on 20 March 2025).
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symp Ser.* 1999. V. 41. P. 95–98.
- Hoshina R., Fujiwara Y. Molecular characterization of *Chlorella* cultures of the National Institute for Environment Studies culture collection with description of *Micractinium inermum* sp. nov., *Didymogenes sphaerica* sp. nov. and *Didymogenes soliella* sp. nov. (*Chlorellaceae*, *Trebouxiophyceae*) // *Phycol. Res.* 2013. V. 61. № 2. P. 24–32.
- Hoshina R., Nakada T. *Carolibrandtia* nom. nov. as a replacement name for *Brandtia* Hoshina (*Chlorellaceae*, *Trebouxiophyceae*) // *Phycol. Res.* 2018. V. 66. № 1. P. 82–83.
- Karabanov D.P., Kotov A.A., Borovikova E.A., Kodukhova Y.V., Zhang X. Comparison of the efficiency of single-locus species delimitation methods: a case study of a single Lake fish population in comparison against the barcodes from international databases // *Water.* 2023. V. 15. № 10. P. 1851.
- Krivina E.S., Bobrovnikova L.A., Temraleeva A.D., Markelova A.G., Gabrielyan D.A., Sinetova M.A. Description of *Neochlorell semenenkoi* gen. et sp. nov. (*Chlorophyta*, *Trebouxiophyceae*), a novel *Chlorella*-like alga with high biotechnological potential // *Diversity.* 2023a. V. 15. № 513. P. 1–22.
- Krivina E.S., Boldina O.N., Bukin Y.S., Bykova S.V., Temraleeva A.D. Species delimitation polyphasic approach reveals *Meyerella similis* sp. nov.: a new species of “small green balls” within the *Chlorella*-clade (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // *Org. Divers. Evol.* 2023d. V. 23. № 1. P. 25–40.
- Krivina E., Portnov A., Temraleeva A. A description of *Aliichlorella ignota* gen. et sp. nov. and a comparison of the efficiency of species delimitation methods in the *Chlorella*-clade (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // *Phycological Research.* 2024. V. 72. № 3. P. 180–190.
- Krivina E.S., Savchenko T.V., Tebina E.M., Shatilovich A.V., Temraleeva A.D. Morphology, phylogeny and fatty acid profiles of *Meyerella similis* from freshwater ponds and *Meyerella krienitzii* sp. nov. from soil (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // *J. Appl. Phycol.* 2023b. V. 35. № 5. P. 2295–2307.

- Krivina E., Sinetova M., Savchenko T., Degtyaryov E., Tebina E., Temraleeva A. *Micractinium lacustre* and *M. thermotolerans* spp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): taxonomy, temperature-dependent growth, photosynthetic characteristics and fatty acid composition // *Algal Res.* 2023c. V. 71. № 2. P. 103042.
- Krivina E.S., Temraleeva A.D. Identification problems and cryptic diversity of *Chlorella*-clade microalgae (Chlorophyta) // *Microbiology.* 2020. V. 89. № 6. P. 720–732.
- Krivina E.S., Temraleeva A.D., Bukin Y.S. Species delimitation and microalgal cryptic diversity analysis of the genus *Micractinium* (Chlorophyta) // *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii.* 2022. V. 26. № 1. P. 74–85.
- Luo A., Ho S.Y.W. The molecular clock and evolutionary timescales // *Biochem. Soc. Trans.* 2018. V. 46. № 5. P. 1183–1190.
- Magoga G., Fontaneto D., Montagna, M. Factors affecting the efficiency of molecular species delimitation in a species-rich insect family // *Mol. Ecol. Resour.* 2021. V. 21. № 5. P. 1475–1489.
- Malavasi V., Škaloud P., Rindi F., Tempesta S., Paoletti M., Pasqualet M. DNA-based taxonomy in ecologically versatile microalgae: a re-evaluation of the species concept within the coccoid green algal genus *Coccomyxa* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // *PloS One.* 2016. V. 11. № 3. P. e0151137.
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., von Haeseler A., Lanfear R. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era // *Mol Biol Evol.* 2020. V. 37. № 5. P. 1530–1534.
- Pröschold T., Darienko T. *Choricystis* and *Lewiniosphaera* gen. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), two different green algal endosymbionts in freshwater sponges // *Symbiosis.* 2020. V. 82. № 3: P. 1–14.
- Pröschold T., Pitsch G., Darienko T. *Micractinium tetrahymenae* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a new endosymbiont isolated from Ciliates // *Diversity.* 2020. V. 12. № 5. P. 200.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2025. URL: <https://www.R-project.org/> (Cited on 20 March 2025).
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Syst Biol.* 2018. V. 67. № 5. P. 901–904.
- Shimodaira H. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection // *Syst Biol.* 2002. V. 51. № 3. P. 492–508.
- Spöri Y., Stoch F., Dellicour S., Birky C.W., Flot J.-F. KoT: an automatic implementation of the K/θ method for species delimitation // *bioRxiv preprint.* 2021. bioRxiv:2021.08.17.454531.
- Templeton A.R. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes // *Mol. Ecol.* 2001. V. 10. № 3. P. 779–791.
- Vences M., Miralles A., Brouillet S., Ducasse J., Fedosov A., Kharchev V., Kostadinov I., Kumari S., Patmanidis S., Scherz M.D., et al. iTaxoTools 0.1: Kickstarting a specimen-based software toolkit for taxonomists // *Megataxa.* 2021. V. 6. № 2. P. 77–92.
- Zhang J., Kapli P., Pavlidis P., Stamatakis A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements // *Bioinformatics.* 2013. V. 29. № 22. P. 2869–2876.
- Zou S., Fei C., Wang C., Gao Z., Bao Y., He M., Wang C. How DNA barcoding can be more effective in microalgae identification: a case of cryptic diversity revelation in *Scenedesmus* (Chlorophyceae) // *Sci. Rep.* 2016. V. 9. № 6. P. 36822.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ ПОЧВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПРАВИЛА ВАНТ-ГОФФА

Курганова И.Н.¹, Лопес де Гереню В.О.¹, Сапронов Д.В.¹, Хорошаев Д.А.¹

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

ikurg@mail.ru

Аннотация: Для моделирования дыхания почв (SR) использовали эмпирическую экспоненциальную модель, с оценкой на ее основе температурного коэффициента Q_{10} (правило Вант-Гоффа). Построенная на основе обучающих выборок в различных временных интервалах и использующая в качестве независимого параметра температуру почвы, модель адекватно описывала интенсивность SR луговых ценозов, сформированных на песчаных дерново-подбурах и суглинистых серых почвах.

1. ВВЕДЕНИЕ

Зависимость величины SR от температуры воздуха или почвы часто описывают экспоненциальной функцией, а для количественной характеристики связи между этими параметрами используют правило Вант-Гоффа с целью определения коэффициента температурной чувствительности Q_{10} . Цель исследования включала оценку точности эмпирических экспоненциальных моделей (ЭМ) для описания интенсивности дыхания почвы в двух луговых экосистемах южного Подмосковья на основе 25-летних непрерывных рядов экспериментальных данных.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В представляемой работе в качестве независимой переменной мы использовали температуру почвы (T_s), измеренную на глубине 5 см. Параметризацию, верификацию и оценку точности ЭМ проводили для дерново-подбура и серой почвы, сформировавшихся под луговыми ценозами. Имеющийся в нашем распоряжении массив эмпирических данных (генеральная совокупность), на которых проводилась параметризация ЭМ и ее последующее тестирование разбивали на 2 обучающие выборки, объединяющие экспериментальные определения SR в первые 12 лет наблюдений (ОВ_1: 1998–2009 гг.) и в следующие 13 лет (ОВ_2: 2010–2022 гг.). Отдельно для каждой из этих выборок вычислялись параметры ЭМ (таблица 1):

$$SR = k \times \exp(b \times T_s) - k \text{ и } b$$

Массивы данных, которые не входили в обучающую выборку, перекрестно использовались в качестве тестовых выборок (ОВ_1 и ОВ_2), т.е. служили для проверки параметризованных версий ЭМ. Оценка точности моделирования интенсивности SR с использованием T_s в качестве переменной проводилась с помощью «коэффициента несовпадения» Тейла (T), значения которого лежат в диапазоне [0; 1]. Другими показателями точности моделирования служили также: коэффициент детерминации, R^2 и регрессионный коэффициент a , позволяющий оценить, насколько модель недооценивает или переоценивает экспериментальные данные. Т.е. при достаточно высоких значениях R^2 , но величинах регрессионного коэффициента, значительно отличающегося от 1, работу модели нельзя признать удовлетворительной.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры, вычисленные на основе экспериментальных данных определения SR в двух типах почв в различных обучающих выборках, между собой отличались не очень значительно (таблица 1).

Таблица 1 – Параметры экспоненциальных моделей, построенных на основе обучающих выборок ОВ_1 и ОВ_2

Объект	Экспоненциальная модель, $SR = k \times \exp^{(b \times Tn)}$					
	ОВ_1 (1998 – 2009 гг.)			ОВ_2 (2010 – 2022 гг.)		
	k	b	R^2	k	b	R^2
ДП-луг	0.774	0.099	0.52	0.669	0.093	0.60
СП-луг	0.483	0.118	0.50	0.579	0.128	0.64

Вариабельность Ts на глубине 5 см только на 50–64% объясняла дисперсию интенсивности SR, вычисленную с помощью полученных ЭМ. По величине коэффициента b при переменной Ts в экспоненциальной модели различия между выборками были незначительны (6–8%) для обоих типов почв. Количество засушливых лет в ОВ_2 было чуть выше, чем в ОВ_1, что может быть причиной выявленных различий в полученных регрессионных коэффициентах.

Проведенные численные эксперименты показали, что для всего объема экспериментальных данных ЭМ адекватно описывали интенсивность SR (таблица 2). И хотя предложенные версии могли довольно сильно недооценивать экспериментально полученные величины SR (обычно в летние месяцы) или переоценивать их (в зимний период), внутри- и межгодовая динамика эмиссии CO₂ из почв в целом отражалась верно. Значения коэффициента несовпадения Тэйла (T) для половины тестовых выборок (кроме экспоненциальной моделей для ОВ_1 SR дерново-подбур и ОВ_2 SR для серой почвы), не превышали 0.3, что говорит об удовлетворительном соответствии модельных данных экспериментальным. При этом для дерново-подбур более высокую точность моделирования для обеих ЭМ показывала 2-я выборка, а на серых почвах – 1-я выборка (таблица 2). При тестировании ЭМ доля объясненной дисперсии была незначительно выше на 1-й тестовой выборке по сравнению со второй.

Таблица 2 – Доля объясненной дисперсии (R^2), регрессионный коэффициент (a) и коэффициент несовпадения Тэйла (T) для экспоненциальных моделей и двух обучающих выборок: ОВ_1: 1998–2009 гг. и ОВ_2: 2010–2022 гг.

Параметр	Дерново-подбур, луг		Серая почва, луг	
	ОВ_1: 1998–2009	ОВ_2: 2010–2022	ОВ_1: 1998–2009	ОВ_2: 2010–2022
R^2	0.46	0.43	0.51	0.50
a	0.414	0.777	0.927	0.472
T	0.307	0.285	0.271	0.309
n	536	590	512	506

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные численные эксперименты позволяют заключить, что эмпирические модели, построенные на основе обучающих выборок в различных временных интервалах и использующие в качестве независимой переменной Ts на глубине 5 см, адекватно описывали интенсивность SR в песчаных дерново-подбурх и серых суглинистых почвах в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Поскольку влажность

почв является вторым по значимости абиотическим фактором, определяющим величину дыхания почв, то более точные прогнозные оценки будут давать модели, где в числе независимых переменных кроме температуры почв будет присутствовать ее влажность, которая напрямую определяется количеством поступающих на поверхность почвы осадков. Одним из таких видов моделей являются разные версии нелинейной T&P модели, в которых основными независимыми переменными выступают среднемесячные значения температуры воздуха или почвы, месячные количества осадков, а также запасы углерода в верхнем слое почвы (версия T&P&C). Использование этих моделей показало высокую точность оценки среднемесячных значений SR, выполненную для многолетних рядов экспериментальных данных на примере почв лесных ценозов (Kivalov et al., 2023).

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 122040500037-6).

Литература

Kivalov S.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., et al. 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, 14, 1568. <https://doi.org/10.3390/f14081568>.

МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С ДИСКРЕТНОЙ СТРУКТУРОЙ: НОВЫЕ ВЫЗОВЫ И НОВАТОРСКИЕ РЕШЕНИЯ

Логофет Д.О.

ФГБУН Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва, Россия
daniLaL@postman.ru

Аннотация: Новые вызовы математике неотрицательных матриц обусловлены практикой построения и применения матричных моделей популяций. Новаторские решения, полученные за последние 10 лет, включают: теорию 1-ранговых коррекций неотрицательных матриц и вытекающее из неё расширение классической теоремы Перрона–Фробениуса пунктом о втором положительным собственным числе, оригинальную концепцию структурно-мультипликативного среднего неотрицательных матриц, алгоритм получения средней матрицы и другие результаты.

1. ВВЕДЕНИЕ

В основе всякой *матричной модели популяции* (ММП) с дискретной структурой лежит разностное уравнение

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

где $\mathbf{x}(t)$ – n -вектор структуры популяции (в абсолютных или относительных единицах), наблюдаемой в момент t , а $\mathbf{L}(t)$ – *проекционная матрица популяции* (ПМП) размера $n \times n$.

Огромная и бурно растущая популярность ММП (COMPADRE, 2025) объясняется тем, что построенная и калиброванная по данным наблюдений ММП является результатом *нисходящего* (*top-down*) потока познания в гармонии с потоком *восходящим* (*bottom-up*). Известные априори шкала онтогенеза изучаемого вида и способ мониторинга популяции реализуются в *графе жизненного цикла*, который эквивалентен *строению* (*pattern*) ПМП (*top-down*). Вместе с тем калибровка ПМП (и получение объективных количественных характеристик популяции, в частности, *меры жизнеспособности* локальной популяции как доминантного собственного числа λ_1) обеспечивается данными двух последовательных моментов времени (*bottom-up*). Значения $\lambda_1(\mathbf{L}) > 1$ указывают на рост модельной популяции, а значения $\lambda_1(\mathbf{L}) < 1$ – на убыль. С помощью ММП исследуется широкий спектр вопросов экологии и демографии растений и животных (Логофет, Уланова, 2021), а новые исследовательские проблемы вызывают к жизни и постановки новых задач в теории неотрицательных матриц (там же). Примеры таких задач и их решений представлены ниже.

2. ИНДИКАТОРЫ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ...

... (ИПР) популяции указывают своим значением на положение доминантного собственного числа $\lambda_1(\mathbf{L}) > 0$ относительно 1 без вычисления самого λ_1 ПМП $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$, представленной в виде суммы *переходной* ($\mathbf{T}$) и *репродуктивной* ($\mathbf{F}$) подматриц соответственно (Logofet, Razzhevaikin, 2021). Но при этом популярный в литературе ИПР

$$R_0(\mathbf{L}) = \rho[\mathbf{F}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}], \mathbf{I} = \text{diag}\{1, 1, \dots, 1\}, \quad (2)$$

предполагает вычисление спектрального радиуса ρ , что бывает сопряжено с техническими трудностями. Напротив, ИПР

$$R_1(\mathbf{L}) = 1 - \det(\mathbf{I} - \mathbf{L}) \quad (3)$$

вычисляется гораздо проще, но его индикаторное свойство было установлено лишь для матриц весьма ограниченного строения (*ibidem*). Теория 1-ранговых коррекций неотрицательных матриц (Protasov, Logofet, 2014) расширила класс допустимых строений $\mathbf{F}$ до матриц ранга 1, а дальнейшее развитие теории (Logofet, Razzhevaikin, 2021) сняло все ограничения.

3. ВОПРОС, С СЕМЕНАМИ ИЛИ БЕЗ...

... закономерно возникает, когда граф жизненного цикла организмов с семенным размножением не содержит стадии покоящихся семян ввиду неопределённости оценок параметров семенного размножения в поле. Вопрос долгое время оставался “таинственным” (“cryptic”, Logofet et al., 2020, p.1) в рамках традиционных матричных формализмов, где параметрами могли быть действительные числа. Принципиально изменил ситуацию переход к *целочисленному* формализму, т.е. описание вектора $x(t)$ исключительно в целых числах. Тогда ненулевые элементы ПМП принимают только рациональные значения (*ibidem*), а множество допустимых значений неизвестных параметров семенного размножения оказывается конечным, хотя и комбинаторной мощности. Путём конечного перебора всех этих значений, с помощью простого ИПР $R_1(L)$ удалось впервые показать (на примере данных по альпийским малолетним видам), что отказ от стадии семян не может качественно изменить динамику модельной популяции (*ibidem*), т. е. с $\lambda_1(L) > 1$ на $\lambda_1(L) < 1$ или наоборот.

4. ВОПРОС, АРИФМЕТИЧЕСКИ ИЛИ КАК...

... усреднять *годовые* (или *1-шаговые*) ПМП $L(t)$, $t = 0, 1, \dots, M$, долгое время вообще не поднимался в литературе, где по умолчанию использовалось арифметическое среднее. Сама необходимость усреднять 1-шаговые матрицы вызвана тем, что разные t дают и разные – порой даже качественно – значения $\lambda_1(t)$. Способ осреднения предопределен внутренней логикой самой модели. Действительно, согласно уравнению 1 имеем:

$$x(M) = L(M-1) \dots L(1) L(0) x(0), \quad (4)$$

где $x(t)$ – вектор структуры популяции в момент наблюдения t . Тогда средняя матрица G обязана давать тот же вектор $x(M)$ в результате M проекций начального вектора $x(0)$, т. е.

$$G^M = L(M-1) \dots L(1) L(0) \quad (5)$$

(Logofet, 2023, and earlier refs therein). Уравнение 5 задаёт *мультипликативную* природу осреднения. Далее, поскольку строение годовых ПМП задано графом жизненного цикла и матрица G должна иметь ровно такое же строение, а её элементы должны находиться в количественных границах усредняемых ПМП (*ibidem*), содержательный модельный смысл приобретает *структурно-мультипликативное* (*pattern-multiplicative*) среднее. Среднее арифметическое не имеет никакого смысла кроме арифметического. *Структурно-мультипликативное* осреднение в традиционной теории матриц не рассматривалось (*ibidem*).

5. ВОПРОС, КАК ВЫЧИСЛИТЬ ...

... структурно-мультипликативное среднее заданного набора M 1-шаговых ПМП отнюдь не тривиален, поскольку рутина вычисления корня M -ой степени из произведения неотрицательных матриц в правой части уравнения 5 возвращает матрицу, которая не является даже неотрицательной, не говоря уже о ее фиксированном строении. А если искать G прямым путем, т.е. рассматривать матричное уравнение 5 как систему из n^2 алгебраических уравнений относительно неизвестных неотрицательных элементов G числом менее, чем n^2 (в силу нетривиальности строения), то система этих уравнений оказывается *переопределенной* и не имеет точного решения. Стандартные для математики рассуждения сводят тогда поиск приближенного решения к задаче минимизации матричной нормы ошибок приближения с известными ограничениями. Однако численное решение этой задачи, хотя и требует специальных методов оптимизации, дает отнюдь не высокую точность приближения (Protasov et al., 2022).

Альтернативный подход использует тот факт (следствие из уравнения 5), что в идеале доминантное собственное число средней матрицы G равно

$$\lambda_1(G) = \lambda_1(L(M-1) \dots L(1) L(0))^{1/M} \quad (6)$$

и вычисляется с машинной точностью как арифметическое значение корня M -ой степени из положительного числа. Аналогично вычисляется и соответствующий ему положительный собственный вектор $\mathbf{v}$, суть которого порождает линейные соотношения (с известными коэффициентами) типа равенства между неизвестными элементами $\mathbf{G}$ и приближенным значением $\lambda_1(\mathbf{G})$ (Logofet, 2023). Ограничения-неравенства заданы границами элементов $\mathbf{G}$, и таким образом поиск средней матрицы сводится к двум смежным задачам *линейного программирования* в стандартной форме (*ibidem*), а их (совпадающие) решения стандартным методом дают искомую матрицу $\mathbf{G}$ с практически абсолютной точностью (*ibidem*). Этим достигается объективная оценка меры жизнеспособности локальной популяции, учитывающая все данные многолетнего мониторинга её структуры, а также прочие количественные характеристики популяции.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные примеры новых вызовов и новаторских решений не исчерпывают весь спектр математических задач, замотивированных практикой ММП. В частности, не затронут вопрос осреднения годовых ПМП в условиях *репродуктивной неопределённости* (*reproductive uncertainty*, Logofet, 2008) данных, т.е. когда граф жизненного цикла содержит две или более репродуктивных стадии, а потомки родительских особей разных стадий неразличимы (Логофет и др., 2016). Тогда, например, в случае двух репродуктивных стадий калибровка в целочисленном формализме даёт конечный набор рациональных значений двух параметров репродукции, связанных одним линейным соотношением (специфичным для каждой годичной ПМП), т.е. конечный 1-параметрический набор рациональных чисел (Logofet et al., 2021, Table 2). Поэтому проблема структурно-мультипликативного осреднения заданного набора конечных 1-параметрических семейств неотрицательных матриц – это новый вызов, который ещё ждёт новаторского решения.

ЛИТЕРАТУРА

- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е. С., Онипченко В. Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г. От мониторинга популяции к математической модели: Новая парадигма популяционного исследования // Журн. общ. биологии. 2021. Т. 82. № 4. С. 243–269.
<https://doi.org/10.31857/S0044459621040035>
- COMPADRE, Plant Matrix Database. URL: <https://compadre-db.org/> (accessed 28.02.2025).
- Logofet D.O. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // Ecol. Modell. 2008. V. 216. No. 2. P. 217–228.
- 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., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: from uncertainty to certain bounds // Ecol.Modell. 2020. V.438, 109284.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- Logofet D.O., Razzhevaikin V.N. Potential-growth indicators revisited: Higher generality and wider merit of indication // Mathematics. 2021. V.9. 1649. <https://doi.org/10.3390/math9141649>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G. “Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_S estimates” under reproductive uncertainty too // Mathematics. V.9. No. 23. 3007. <https://doi.org/10.3390/math9233007>
- Protasov V.Yu., Logofet D.O. Rank-one corrections of nonnegative matrices, with an application to matrix population models // SIAM J. Matrix Analysis and Applications. 2014. V. 35, No. 2. P.749–764. <http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/130935537>
- 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>

МОДЕЛЬ ФРАКЦИОНИРОВАНИЯ ИЗОТОПОВ ПРИ АССИМИЛЯЦИОННОМ РАЗЛОЖЕНИИ НИТРАТА АЭРОБНЫМИ МЕТАНОТРОФАМИ

Локшина Л.Я., Вавилин В.А.

Институт Водных Проблем РАН, Москва, Российская Федерация
llokshina@mail.ru

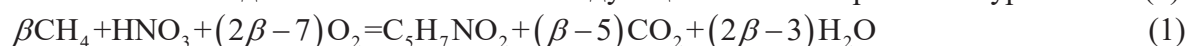
Аннотация: Предложена модель ассимиляции нитрата аэробной бактерией, учитывающая потоки нитрата внутрь и наружу клетки и динамику изотопов ^{15}N и ^{18}O . Показано, что фракционирование на этапе внутриклеточного восстановления нитрата больше, чем при его транспорте внутрь и наружу. «Двухфазные» кривые зависимости показателей фракционирования $\delta^{15}\text{N}\text{-NO}_3$ и $\delta^{18}\text{O}\text{-NO}_3$ от времени объяснены увеличением потока нитрата наружу при дефиците кислорода.

Окисление метана бактериями играет важную роль в биогеохимических циклах углерода и азота. Изменение динамики стабильных изотопов углерода, азота (^{15}N) и кислорода (^{18}O) позволяет определить доминирующий путь образования и потребления метана и азотных соединений, поскольку различные физико-химические, биохимические и биологические превращения характеризуются разными факторами фракционирования изотопов. Включение в математические модели изотопных составляющих позволяет выявить доминирующие микробные механизмы динамики этих соединений (Vavilin et al., 2018; Lokshina et al., 2019; Локшина и др., 2021).

Для описания замедления скорости реакции с участием изотопов общепринятым является использование уравнения Релея, в котором предполагается линейная зависимость скорости реакции от концентрации более тяжелых изотопов. Однако в целом ряде случаев было показано, что это уравнение не соблюдается, либо его применение требует учета нескольких стадий процесса (Vavilin et al., 2018; Vavilin et al., 2022; Vavilin and Lokshina, 2023).

Было проведено моделирование ферментативного ассимиляционного восстановления нитратов и окисления CH_4 выделенной из осадков болот бактерией *Methylobacter* sp. YHQ при различных исходных концентрациях нитрата и кислорода, с учетом динамики изотопов ^{15}N и ^{18}O в нитрате. В экспериментах (Chen et al., 2024) было обнаружено, что релеевские кривые для указанных изотопов имеют двухфазный характер, при этом коэффициент фракционирования зависел от начальной концентрации нитрата и кислорода.

Кинетическая модель основывалась на следующем стехиометрическом уравнении (1):



где β - стехиометрический коэффициент.

Скорость потребления метана, нитрата и кислорода описывалась мультипликативной функцией Моно с тремя субстратами. Учитывались процессы массообмена с газовой фазой для кислорода, метана и углекислого газа. Предполагалось, что на процесс фракционирования изотопов ^{15}N и ^{18}O в NO_3 влияет транспорт нитрата в клетку и из нее, поэтому в модель было включено его описание.

Результаты моделирования представлены на Рисунке 1. Было показано, что применение традиционной изотопной модели Релея не позволяет достаточно хорошо описать эксперимент и объяснить отличия в дискриминации изотопов при разных начальных условиях, и приходится использовать разные коэффициенты дискриминации ϵ . Применение предложенной альтернативной модели продемонстрировало, что на протяжении начальной экспоненциальной фазы роста бактерий, которая длится примерно первые 4 суток эксперимента, величины потоков внутрь, наружу и расход нитрата внутри клетки одинаковы во всех трех экспериментах и не зависят от начальных условий. Отличия начинаются, когда рост бактерий прекращается из-за исчерпания одного из необходимых субстратов (нитрата

и/или кислорода) и скорость расхода субстрата определяется количеством выросшей биомассы.

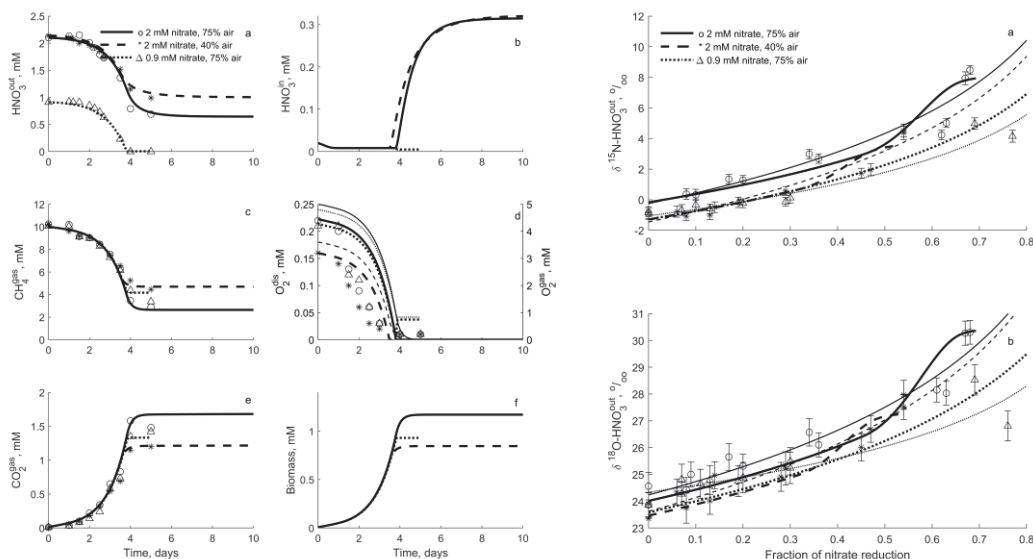


Рисунок 1 – Динамика основных переменных модели для трех экспериментов (тонкие линии на рисунках справа представляют результаты расчетов по модели Релея)

В результате, было показано, что на фракционирование изотопов в этом случае решающее воздействие оказывают процессы транспорта веществ в клетку и из нее. Продемонстрировано, что фракционирование на этапе внутриклеточного восстановления нитрата ферментом гораздо больше ($^{15}\epsilon=30\%$; $^{18}\epsilon=25\%$), чем на этапе транспорта нитрата в клетку ($^{15}\epsilon=4\%$; $^{18}\epsilon=3\%$) и из клетки ($^{15}\epsilon=1\%$; $^{18}\epsilon=1\%$). «Двухфазные» кривые зависимости показателей фракционирования $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ и $\delta^{18}\text{O-NO}_3$ от времени объяснены увеличением потока нитрата наружу при дефиците кислорода.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Локшина, Л.Я., Вавилин, В.А., Литти, Ю.В. Оценка продукции метана в образцах торфа из типичных болот западной Сибири с помощью моделирования динамики стабильных изотопов углерода в метане и углекислом газе // 7я конференция «Математическое Моделирование в Экологии» ЭкоМатМод-2021, Г. ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия 2021. С. 70–72.
- Chen, G., Hao, Q., Zeng, R.J., Kappler, A., Li, X., Yue, F., Hu, S., Yang, Y., Liu, F., Li, H., Qian, D., Yang, B., Sarkytan, K., Liu, T., Li, F. Unraveling the mechanism of assimilatory nitrate reduction and methane oxidation by *Methylobacter* sp. YHQ through dual N-O isotope analysis and kinetic modeling // *Carbon Res.* 2024. V. 3. № 1. P. 58-71. <https://doi.org/10.1007/s44246-024-00143-y>
- Lokshina, L., Vavilin, V., Litt, Yu., Glagolev, M., Sabrekov, A., Kotsyurbenko, O., Kozlova, M. Methane production in a West Siberian eutrophic fen is much higher than carbon dioxide production: incubation of peat samples, stoichiometry, stable isotope dynamics, modeling // *Water Resour.* 2019. V. 46, S110–S125.
- Vavilin, V.A., Lokshina, L.Y., Rytov, S. V. Anaerobic oxidation of methane coupled with sulphate reduction: high concentration of methanotrophic archaea might be responsible for low stable isotope fractionation factors in methane // *Isotopes Environ. Health Stud.* 2022. V. 58, 44–59. <https://doi.org/10.1080/10256016.2021.2000405>
- Vavilin, V.A., Lokshina, L.Y. Carbon and hydrogen dynamic isotope equations are used to describe the dominant processes of waste biodegradation: Effect of aeration in methanogenic phase of the landfill // *Waste Manag.* 2023. V.166. P.280–293. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2023.04.027>
- Vavilin, V., Rytov, S., Lokshina, L. Dynamic isotope equations for $^{13}\text{CH}_4$ and $^{13}\text{CO}_2$ describing methane formation with a focus on the effect of anaerobic respiration in sediments of some tropical lakes. // *Ecol. Modell.* 2018. V. 386. P. 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.08.005>

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ЛАМПОВОЙ ФЛОРЫ НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ НА ПРИМЕРЕ ЗЕЛЕННОЙ ВОДОРОСЛИ *CLORELLA VULGARIS*

Мазина С.Е.^{1,2}, Ледащева Т.Н.², Назаров С.И.², Левашова Е.А.¹, Федоров А.С.², Морено Перес Даниэль Алехандро², Головин М.Л.^{2,3}, Мальтинова В.Д.², Егоров М.И.²

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

conophytum@mail.ru, eabelinsk@yandex.ru

²Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы, Москва, Россия

conophytum@mail.ru

³Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН

fenix9913@mail.ru

Аннотация: В экскурсионных пещерах при искусственном освещении развивается ламповая флора. Для описания этапов развития популяций микроскопических водорослей на породе в условиях стабильного микроклимата пещер и медленного увеличения численности водорослей применена модель, позволяющая учитывать фактор температуры и оценивать рост численности популяции в стационарной фазе. Проведена экспериментальная оценка скорости развития популяции хлореллы, дан прогноз о времени достижения максимальной ее численности в пещере.

1. ВВЕДЕНИЕ

Обустройство пещер и шахт для экскурсионных целей как правило сопровождается организацией стационарного освещения. Устанавливаются источники искусственного освещения, имеющие различные характеристики светового потока и интенсивности освещения. Для пещер рекомендуется использовать светодиодные лампы (Мазина и др., 2015). Появление в изначально афотической среде света делает возможным развитие сообществ фототрофов или ламповой флоры. Субстраты, на которых происходит развитие, представлены горными породами, различными вторичными отложениями и минералами, причем минеральные обстановки могут значительно различаться в пределах микрорельефа. Условия развития популяций и сообществ сходны с условиями безжизненных карьеров, обнажений породы, склонов. Отличия заключаются в качестве освещения, его периодичности и длительности, отсутствии сезонных изменений (постоянная температура, стабильная скорость воздушных потоков) и постоянной высокой влажности воздуха и субстратов. Последовательность первичного зарастания безжизненных поверхностей следующая: занос зачатков биоты в подземное пространство, адгезия на поверхности субстрата, формирование популяций (зависит от экологической формы видов), внутривидовая конкуренция за свет и пространство, межвидовая конкуренция с видами гетеротрофами или хемолитоавтотрофами, формирование сообщества с несколькими видами фототрофов, взаимодействия. Исследование параметров роста и состава видов дает информацию о длительности этапов и переходах между ними, но связано с трудностями анализа вследствие низкой скорости увеличения численности видов и необходимости учитывать параметр постоянства условий.

В продолжение исследований (Мазина и др., 2023) была поставлена задача оценить время достижения максимальной численности популяции зеленой водоросли *Clorella vulgaris* Beijerinck в пещере при искусственном освещении.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Состав видов на начальном этапе заселения случаен, ограничен вносимыми в систему зачатками видов и их способностью освоить имеющиеся субстраты. На начальном этапе зарастания скорость роста микроорганизмов описывается логистической моделью, мы

воспользовались модифицированной логистической моделью, которая лучше описывает рост в стационарной фазе и протестирована для роста культуры микроорганизмов в условиях постоянной температуры, формула 1 (Fujikawa et al., 2004).

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{N_{max}}\right) \left(1 - \frac{N_{min}}{N}\right)^c \quad (1),$$

где N - численность популяции организма в момент времени t , r - функция температуры, N_{max} - максимальная численность популяции, которую часто называют несущей способностью среды, c (≥ 0) - поправочный коэффициент и константа скорости роста. В модели N_{min} - концентрация клеток в исходном инокуляте, для ситуации первичного зарастания мы приняли значение количества клеток в момент, когда обрастание становится заметным на поверхности субстрата.

Такая модель дает возможность оценивать скорость зарастания независимо от типа субстрата, параметров условий и делать прогнозы относительно скорости развития сообществ в разных подземных полостях. Данная модель также удобна для выявления воздействий, прогнозирования времени задержки развития и выявления возобновления роста в системе.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдения в пещере показали, что слабый зеленый оттенок будет виден на поверхности субстрата, если площадь поверхности субстрата занята клетками хлореллы на 50-80% (проективное покрытие). Эта концентрация взята как N_{min} , в зависимости от размера клеток, она может составлять 10^3 - 10^5 клеток/см², 10^5 кл./см² для водорослей диаметром 2 мкм. В данном случае размер клеток был 2-12 мкм, а плотность N_{min} составляла 2×10^3 кл./см².

Были проведены эксперименты по культивированию водоросли *Clorella vulgaris* Beijerinck, выделенной из сообществ входной фотической зоны и ламповой флоры пещеры Абрскила (Республика Абхазия) на трех субстратах: известняк, гипс и кальцит. Эксперимент проводили в условиях влажной камеры с температурой пещерной среды 11°C, и относительной влажности воздуха близкой к 100%. Суспензию водорослей с концентрацией 10^3 кл./мл наносили на поверхность субстрата стерильной пипеткой. Освещение осуществляли естественным светом и светодиодными лампами, эксперимент проводили в тройной повторности.

В эксперименте для развития сообщества до концентрации клеток 10^5 кл./см² проходило от 3 до 5 месяцев, независимо от субстрата. Задержка увеличения количества клеток наступала в период численности клеток 2×10^5 кл./см² и составляла около 2-3 недель, далее продолжалось увеличение численности, но скорость снижалась почти в 2 раза. Максимальная численность составляла 10^6 кл./см², и была достигнута через 6-8 месяцев только на гипсе, после этого скорость роста стала близка к 0.

В пещере исследовали только сообщества на известняке. В начале летнего сезона численность клеток составляла 6×10^3 кл./см², при освещении 3-7 раз в неделю в течение 4-8 часов в сутки (точный график включения освещения неизвестен и зависел от интенсивности посещений), численность 10^5 кл./см² не была достигнута за сезон, а скорость роста была в 6 раз ниже, чем в эксперименте.

По результатам экспериментов были осуществлены расчеты, согласно которым в условиях пещеры в обрастаниях ламповой флоры, образованных хлореллой, численность клеток, близкая к максимальной, будет достигнута через два года и три месяца при текущем режиме освещения.

ЛИТЕРАТУРА

Мазина С.Е., Федина Е.И., Юзбеков А.К. Тестирование осветительных приборов для освещения экскурсионных пещер // Экологические системы и приборы. 2015. № 3. С. 38-44.

- Мазина С.Е., Федоров А.С., Кривошеева Е.А., Ледащева Т.Н. Подходы к моделированию зарастания ламповой флорой поверхностей субстратов в пещерах // Математическое моделирование в экологии. Материалы Восьмой Национальной научной конференции с международным участием. Пущино. 2023. С. 52-54.
- Fujikawa H., Kai A., Morozumi S. A new logistic model for *Escherichia coli* growth at constant and dynamic temperatures // Food microbiology. 2004. V. 21. №. 5. P. 501-509.

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МЕТОДАМИ АНАЛИЗА ТОЧЕЧНЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ

Мартынова А.Л.

Московский государственный университет, Москва, Россия

anle.martynova@gmail.com

Аннотация: Описана схема применения методов анализа точечных распределений в изучении пространственной структуры растительных сообществ. Значения локальной плотности, вычисленные методом сглаженной аппроксимации на основе ядерной функции, используются для определения границ популяционных полей при изучении мозаики растительного покрова и локального доминирования видов.

Методы анализа точечных распределений становятся все более популярными в отечественной геоботанике, а именно – в популяционных ботанических исследованиях (Фардеева, 2014; Фардеева, 2016; Фардеева, 2018; Зенкина, Ильина, 2017; Зенкина, Ильина, 2019; Мартынова, 2021; Мартынова, Абрамова, 2021). Использование таких методов при изучении пространственной структуры растительных сообществ позволит оценить степень выраженности, достоверности и скорости изменения плотности и видовой структуры растительного покрова, что поможет прояснить отдельные аспекты взаимоотношения видов, их экологические роли в формировании сообщества.

Ниже описана схема применения методов анализа точечных распределений в изучении пространственной структуры растительных сообществ. По этой схеме нами было изучено сообщество на обнажении гипса, расположенном на южном склоне холма с уклоном 40°, на правом берегу р. Тугустемир, напротив д. Разномойка, в Куюргазинском районе Башкортостана. Растительные сообщества степей на гипсовых грунтах представляют интерес своими редкими компонентами, некоторые из которых произрастают лишь в местах обнажений гипса (Каримова и др, 2017; Мартынова, 2021). Поэтому актуально изучение растительных сообществ непосредственно на обнажениях гипса, для которых характерен малочисленный и бедный по видовому составу растительный покров. Это делает затруднительным применение классических методов геоботаники и, напротив, повышает эффективность использования статистических методов анализа точечных распределений.

На площадке определенного размера (площадь S) проводится картирование растительного сообщества – для каждого растения определяют координаты и видовую принадлежность. В результате этого определяются видовой состав сообщества и количество особей N , а затем вычисляются средняя плотность Λ , индекс Шеннона H . Для каждого вида – количество особей N_i , средняя плотность популяции $\Lambda_i = N_i/S$, доля вида в растительном сообществе $P_i = N_i/N$ (здесь и далее, $i = 1, \dots, m$, где m – количество видов).

Дальнейшие расчеты и построение изображений проводятся в статистической среде R с использованием пакета spatstat (Baddeley et al, 2015).

Локальные значения плотности λ определяются методом сглаженной аппроксимации (Bailey, Gatrell, 1995) на основе ядерной функции (Епанечников, 1969; Silverman, 1986; Scott, 1992). При этом учетная площадка разбивается на (элементарные) квадраты небольшого размера (например, 5x5 см), в каждом из которых значение плотности принято равным её значению в центре. Аналогично определяются λ_i – локальные значения плотности каждой популяции, а затем локальные доли вида в сообществе $p_i = \lambda_i/\lambda$.

Границы популяционного поля определяются по правилу: если значение плотности в элементарном квадрате меньше порогового значения (например, 0,01 ос./м²), то данный квадрат лежит за границей популяционного поля. Площадь популяционного поля S_i принимается равной сумме площадей элементарных квадратов, лежащих в пределах его границы. Затем вычисляется экологическая плотность популяции $\hat{\Lambda}_i = N_i/S_i$.

Для изучения мозаичности растительного сообщества на локальном уровне нами разработан метод анализа микрогруппировок. Для каждого элементарного квадрата составлен код микрогруппировки – m -значное двоичное число, i -тая позиция которого равна 0, если данный квадрат лежит за границей популяционного поля i -того вида, и равна 1 в противном случае. Из 2^m теоретически возможных микрогруппировок, выделяются те, которые встречаются на учетной площадке. Для каждой микрогруппировки рассчитывается площадь, которую она занимает. Микрогруппировки, площадь которых меньше некоторого порогового значения принимаются как «шум» и в дальнейшем анализе не учитываются. На основе полученных данных составляется карта мозаики растительного сообщества.

Доминирующий вид определяется как вид доля P_i которого максимальна на учетной площадке. Локальное доминирование определяется аналогично, но используются значения p_i для каждого элементарного квадрата. Для локально доминирующих видов подсчитывается площадь доминирования $\tilde{S}_i$, для визуализации строится карта локально доминирующих видов.

Для определения характера размещения особей в сообществе и в отдельных популяциях строятся функции Рипли (Ripley, 1976; Ripley, 1977; Besag, 1977a) и анализируется характер их отклонения от аналогичной функции для однородного процесса Пуассона (CSR), при этом значимость отклонений оценивается методом Монте-Карло (Besag, 1977b) на основе 299 имитаций CSR. Характер взаимодействия растений разных видов анализируется аналогично, путем анализа кросс-функций Рипли.

ЛИТЕРАТУРА

- Епанечников В.А. Непараметрическая оценка многомерной плотности вероятности // Теория вероятности и ее применение, 1969. Т. 14 (1) – С. 156-151.
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. Особенности структуры ценопопуляций полыни солянковидной (*Artemisia salsoloides* Willd., Asteraceae) в Самарской области // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6. № 4 (21). С. 41-47.
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. Особенности пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций ковыля Коржинского (*Stipa korshinskyi* Roshev.) // Самарский научный вестник. 2019. Т. 8, № 1. С.26-30.
- Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Анализ современного состояния популяций редких видов растений памятника природы Троицкие меловые горы // Аридные экосистемы, 2017. Т. 23. № 1. С.51-59
- Мартынова А.Л. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций парнолистника перистого (Zygophyllaceae) // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 12–15 апреля 2021 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: «Альфа Принт», 2021. С. 107-111.
- Мартынова, А.Л., Абрамова Л.М. Пространственно-онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Tulipa* L. (Liliaceae) // Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 2021. № 17. С. 70-75.
- Фардеева М.Б. Экологические и биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: дис. ... док. биол. наук :03.02.01, 03.02.08 / Марина Борисовна Фардеева; Казанский (Приволжский) фед. ун-т. Казань., 2014. 352 л.
- Фардеева М.Б. Некоторые закономерности пространственно-онтогенетической структуры в популяциях клубнеобразующих охидей // Сибирский экологический журнал. 2016. №5. С. 761-773.
- Фардеева М.Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Экосистемы. 2018. № 16 (46). С. 75-85
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. Spatial Point Patterns. Methodology and Applications with R. CRC, 2015. 828 p.
- Bailey T.C., Gatrell A. Interactive spatial data analysis. Harlow: Longman Scientific & Technical, 1995. 413 p.
- Besag J.E. Comments on Ripley's paper // Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 1977a. V. 39. P. 193-195.
- Besag J.E., Diggle P.J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern // Applied Statistics, 1977b. V. 26. P. 327-333.
- Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // Journal of Applied Probability. 1976. № 13. P. 255-266.
- Ripley B.D. Modelling spatial patterns // Journal of the Royal Statistical Society. Series B. 1977. № 39. P. 172-212.
- Scott D.W. Multivariate density estimation. Theory, Practice and Visualization. NY: John Wiley & Sons, 1992. 384 p.
- Silverman B.W. Density estimation for statistics and data analysis. London: Chapman and Hall, 1986. 175 p.

РАСЧЕТ БАЛАНСА УГЛЕРОДА В БАГУЛЬНИКОВО-СФАГНОВОМ СОСНЯКЕ И БАГУЛЬНИКОВО-СФАГНОВОМ БОЛОТЕ

Молчанов А.Г.

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Россия
a.georgievich@gmail.com

Аннотация: Проведено сравнение газообмена CO₂ в багульниково-сфагновом сосняке и расположенном рядом багульниково-сфагновом болоте с редкой сосной (Дубненский болотный массив, Талдомский р-н, Московская обл.). Согласно расчетам, заболоченный биогеоценоз за теплый период выделяет в атмосферу почти в три раза меньше C, чем лесной с тем же типом напочвенного покрова – 59.3 мг C м⁻² ч⁻¹ и 148 мг C м⁻² ч⁻¹, соответственно.

Исследования проводили на севере Московской области, в Дубненском болотном массиве, в августе 2018 г. и в мае, июне, августе и сентябре 2019 г. Потоки CO₂ измерялись в двух соседних биогеоценозах. Сомкнутый багульниково-сфагновый сосняк (10С ед. Б, полнота 0.9, возраст 35 лет) имеет пропускание солнечной радиации 12%, а заболоченный багульниково-сфагновый с редкой сосной – 96% (измерения выполнены зеркальным фотоаппаратом Nikon-D50 с объектив SIGMA 8mm). Сосняк расположен в 15 м от осушительной канавы, средняя высота древостоя 10 м, средний диаметр – 8.9 см, число стволов – 4900 шт. га⁻¹, площадь поверхности стволов – 7476 м² га⁻¹.

Газообмен с поверхности сфагнового покрова, интенсивность фотосинтеза сосны и эмиссию CO₂ с поверхности стволов определяли камерным методом. Измерение эмиссии CO₂ проводили одновременно на обоих участках инфракрасными газоанализаторами “LI-820” и “LI-840” (Li-Cor, США). Регистрация показаний газоанализаторов проводилась двумя логгерами (EMS, Чехия) круглосуточно с помощью двух автоматических устройств для записи данных по газообмену растений.

Полученные результаты рассчитывали, используя уравнение 1:

$$Ph = (a*I/(1+b*I)-c)+(d*Ta^2 + e*Ta+f) + (g*M^2+hM+j) \quad (1)$$

где, I – солнечная радиация (Вт м⁻²); Ta – температура воздуха (°C); M – уровень поверхностных грунтовых вод (м); $a, b, c, d, e, f, g, h, j$ – коэффициенты (таблица 1).

Таблица 1 – Коэффициенты, используемые в уравнении 1

Биотоп, фитомасса	Коэффициенты									R ²
	a	b	c	d	e	f	g	h	j	
Болото, сфагнум	-0.459	4.685	7.112	-0.006	0.251	1.881	0.031	-0.530	-4.881	0.72
Сосняк, сфагнум	-0.001	2.481	9.556	7.7E-05	-0.059	-0.556	-0.018	1.211	1.444	0.84
Сосняк, живая хвоя	-15.492	1.00	8.162	-0.004	0.376	8.300	0.007	-0.460	11.300	0.68

В результате расчетов получено, что эмиссия за исследуемый период на болоте с поверхности сфагнома была 1.37 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ (или 59.3 мг C м⁻² ч⁻¹), тогда как в лесу эмиссия CO₂ с поверхности сфагнома составила 5.90 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ (или 255 мг C м⁻² ч⁻¹). Хвоя в сосняке за этот же период времени поглотила только 1.89 мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ (или 81.8 мг C м⁻² ч⁻¹).

Газообмен сфагнома с почвой в багульниково-сфагновый биогеоценозе фактически является балансом CO₂ болота, а баланс CO₂ багульниково-сфагнового сосняка состоит из газообмена хвои древостоя и напочвенного покрова, т.е. сфагнома с почвой. Газообмен хвои

не в полной мере является фотосинтетической продуктивностью, т.к. в этом случае не учитывается изменчивость фотосинтеза по глубине полога из-за уменьшения солнечной радиации. Этот вопрос мы решили ранее на основе методики оценки поглощенной солнечной радиации пологом древостоя и коэффициента использования поглощенной ФАР на фотосинтез за дневной период (Молчанов 1983; Molchanov, 2000). Коэффициент использования ФАР на фотосинтез облиственным побегом рассчитывали по формуле 2 (Тооминг, 1969; Молчанов, 1983; Molchanov, 2000).

$$\eta = 2.55 \cdot P / Q \quad (2)$$

где, P – интенсивность фотосинтеза; 2.55 (или 10.63) – энергетический эквивалент поглощенной CO_2 (мг) в ккал (или кДж); Q – падающая на исследуемый побег ФАР (кал см^{-2} сут^{-1}). По этой же формуле, преобразовав ее, можно рассчитать и фотосинтез. Взяв за основу уравнение 2, рассчитали фотосинтетическую продуктивность по формуле 3.

$$P = \eta Q b a / 2.55 \quad (3)$$

где, P – количество CO_2 , поглощенной слоем полога древостоя; η – коэффициент использования ФАР на фотосинтез в зависимости от суммы прихода ФАР; Q – сумма прихода ФАР; b – коэффициент поглощения ФАР; 2.55 – энергетический эквивалент; a – сезонное изменение коэффициента использования поглощенной ФАР.

Для определения фотосинтетической продуктивности (ФП) исследуемого соснового древостоя воспользовались ранее проведенными исследованиями (Молчанов, 1983; Molchanov, 2000) в Ярославской области в 1974 г., где ФП соснового древостоя I бонитета определяли по коэффициенту использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез. В обоих насаждениях зависимость фотосинтеза от солнечной радиации фотосинтеза практически одинакова. Поглощение солнечной радиации пологом сосняка Ярославской области и в Московской области довольно близка.

Ранее показано (Молчанов, 1983), что в среднем за день с переменной облачностью в схожем сосняке поглощено $322 \text{ кал см}^{-2} \text{ день}^{-1}$ и $170 \text{ кг CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ сут}^{-1}$. Поглощение 1 кал см^{-2} в день с переменной облачностью приводит к поглощению $0.526 \text{ CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ или $0.143 \text{ кг С га}^{-1} \text{ сут}^{-1}$. Соответственно, за исследуемый период поглощение С всей хвоей в багульниково-сфагновом сосновом древостое оценивается в $37.4 \text{ кг С га}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ или $155.8 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$, что оказалось почти в два раза выше, чем при расчете по данным только хвои – $81.8 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. Для определения баланса С в исследуемом биогеоценозе необходимо учесть ночное дыхание хвои, дыхание стволов и газообмен напочвенного покрова с почвой. Ночное дыхание хвои приняли равным 8 % от дневного поглощения CO_2 (Молчанов, 1983). Эмиссия с поверхности стволов оценивается примерно в 18% от фотосинтеза в древостое. С учетом дыхания хвои, газообмена хвои и эмиссии с поверхности ствола поглощение С древостоем составило $25.6 \text{ кг С га}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ или $107 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$. С учетом эмиссии С с поверхности почвы со сфагнумом ($255 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$) эмиссия в сосняке составила $148 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$, тогда как на болоте $59.3 \text{ мг С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$.

ЛИТЕРАТУРА

- Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 135 с.
Тооминг Х.О. О теоретически возможном фотосинтезе с учетом дыхания // Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту: Ротапринт ТГУ, 1969. С. 5-25.
Molchanov A.G. Photosynthetic utilization efficiency of absorbed photosynthetically active radiation by Scots pine and birch forest stands in the southern Taiga // Tree Physiology. 2000. V.30. P. 1137-1148.

ИНВЕРСИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТОКОВ ПАРНИКОВЫХ ГАЗОВ НАД НЕОДНОРОДНОЙ ПОДСТИЛАЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ

Мухартова Ю.В.¹, Ольчев А.В.¹, Керимов И.А.², Гибадуллин Р.Р.¹, Обаев Е.С.¹

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

muhartova@yzndex.ru

aoltche@gmail.com

ravil00121@mail.ru

obaev.efim@mail.ru

²ГГНТУ имени академика М.Д. Миллионщикова, Грозный, Россия

ibragim_kerimov@mail.ru

Аннотация: Предложена методика оценки вертикальных потоков парниковых газов над неоднородной подстилающей поверхностью с высоким пространственным разрешением. Методика основана на решении обратной задачи с использованием данных о концентрации парниковых газов и компонентах скорости ветра, измеренных на нескольких уровнях над земной поверхностью с помощью беспилотных летательных аппаратов (БПЛА), а также расчетных данных о поле ветра и коэффициентах турбулентной диффузии в атмосферном пограничном слое.

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследования потоков парниковых газов в природных экосистемах являются особенно актуальными в связи с существенной ролью парниковых газов в современных климатических изменениях и необходимостью получения надежных количественных данных о вкладе различных типов экосистем в региональный и глобальный углеродный баланс земной поверхности (IPCC, 2022). В последнее время для получения данных о потоках парниковых газов с высоким пространственным разрешением над разными типами подстилающей поверхности широкое распространение получили методики, основанные на измерениях атмосферных характеристик и свойств подстилающей поверхности с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) (Kunz et al., 2020; Bolek et al., 2024). В нашей работе рассматривается возможность применения комбинированного подхода для восстановления приземных потоков парниковых газов по результатам измерения поля концентрации парниковых газов на нескольких уровнях над земной поверхностью с помощью оборудования, установленного на БПЛА (Mukhartova et al., 2024) и 3D математического моделирования (Mukhartova et al., 2023). Потоки парниковых газов на некоторой высоте над поверхностью рассчитываются из обратной задачи путем минимизации отклонения модельных значений концентрации от измеренных.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основным методом исследования в данной работе является обратная задача, которая может быть решена при отсутствии детальной информации о распределении источников и стоков искомого парникового газа на поверхности почвы и внутри растительного покрова. Для ее реализации необходимо провести измерение концентрации парникового газа на нескольких (по крайней мере двух) уровнях над растительностью. Обратная задача оценки вертикального потока парникового газа на некоторой высоте h_{flux} над поверхностью сводится к многократному решению прямой задачи для поля концентрации соответствующего парникового газа (C) в области выше уровня h_{flux} . Прямая задача

представляет собой начально-краевую задачу для уравнения диффузии-адвекции для C , в которой направленно изменяется вертикальный поток $q_w(x, y, h_{flux})$ в граничном условии:

$$\begin{cases} \frac{\partial C}{\partial t} + (\vec{V}, \nabla)C = \text{div}(K_C \nabla C), & z \in (h_{flux}, H), (x, y) \in \Pi, t > 0, \\ C|_{t=0} = C_0, \quad C|_{z=H} = C_0, \quad \frac{\partial C}{\partial x}\bigg|_{x=0, x=L_x} = \frac{\partial C}{\partial y}\bigg|_{y=0, y=L_y} = 0, \quad Cw - K_C \frac{\partial C}{\partial z}\bigg|_{z=h_{flux}} = q_w(x, y, h_{flux}). \end{cases} \quad (1)$$

Здесь $\vec{V} = \{u, v, w\}$ - скорость ветра, K_C - коэффициент турбулентной диффузии, H - высота атмосферного пограничного слоя, C_0 - фоновое значение концентрации C . Функция $q_w(x, y, h_{flux})$ находится из условия минимума функционала среднеквадратичного отклонения модельных значений концентрации (C) парникового газа от измеренных значений (C_i^{meas}):

$$M[q_w(x, y)] = \|C - C^{meas}\|^2 = \frac{1}{L_x L_y I} \sum_{i=1}^I \int_{\Pi} (C(x, y, h_i) - C_i^{meas}(x, y))^2 dx dy. \quad (2)$$

Для проведения модельного исследования была выбрана экспериментальная лесная площадка Рошни-Чу, расположенная в предгорьях Большого Кавказского Хребта (Чеченская Республика). В качестве входных параметров модели при решении прямой задачи были использованы результаты измерений скоростей почвенного дыхания, фотосинтеза листьев растений и дыхания стволов деревьев в летний период 2022 и 2023 годов (Гибадуллин и др., 2024). Рассчитанный из полной прямой задачи вертикальный поток в тестовой подобласти выбран в качестве целевого при тестировании обратной задачи.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Для тестирования обратной задачи, “измерения” концентрации CO_2 на двух уровнях имитировались внесением инструментальной погрешности в распределение концентрации CO_2 , полученное из полной прямой задачи (имитация точности измерительного оборудования на БПЛА). Инструментальная погрешность измерения была принята равной 1 ppm. На рисунке 1 представлены результаты решения обратной задачи в тестовой подобласти. Распределение потока, полученное в результате решения обратной задачи, качественно и количественно приближает целевой поток в значительной части тестовой области и приводит в ее центральной части к существенно лучшему результату, чем предыдущая версия модели (Mukhartova et al., 2024).

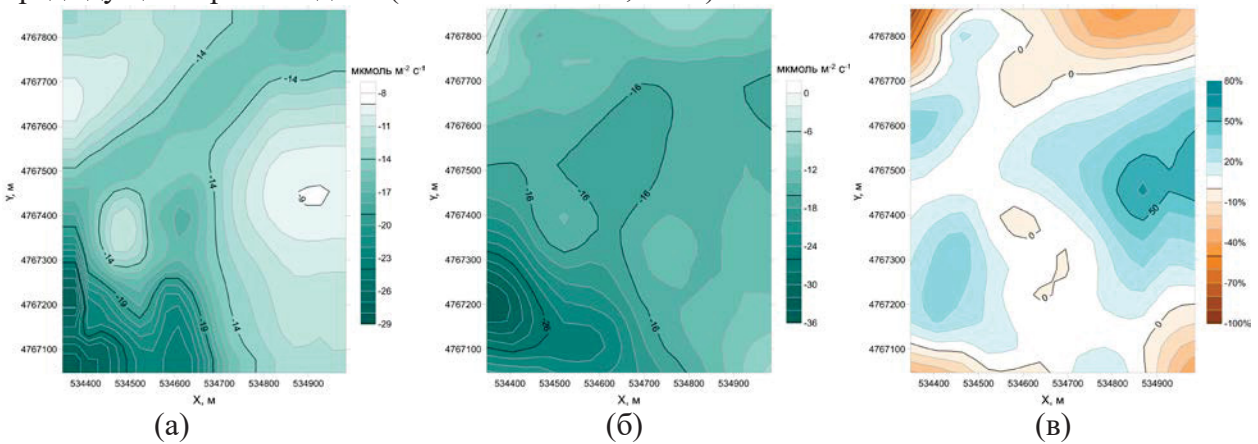


Рисунок 1 – (а) Целевой вертикальный поток CO_2 ; (б) найденный из обратной задачи вертикальный поток; (в) отклонение полученного из обратной задачи потока от целевого (в процентах с учетом знака отклонения).

Работа выполнена в рамках реализации темы госзадания Грозненского государственного нефтяного технического университета имени академика М.Д. Миллионщикова FZNU-2024-0002.

ЛИТЕРАТУРА

- Гибадуллин Р.Р., Мухартова Ю.В., Кочкина М.В., Сатосина Е.М., Степаненко В.М., Керимов И.А., Гулев С.К., Ольчев А.В. Моделирование пространственной изменчивости полей ветра и потоков CO₂ и CH₄ над неоднородной подстилающей поверхностью // Метеорология и гидрология. 2024. №9. С.93-100. Doi: 10.52002/0130-2906-2024-9-93-100
- Bolek A., Heimann M, Göckede M. UAV-based in situ measurements of CO₂ and CH₄ fluxes over complex natural ecosystems. // Atmos. Meas. Tech. 2024. Vol.17. P.5619-5636. <https://doi.org/10.5194/atm-17-5619-2024>
- 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 [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp., doi:10.1017/9781009325844.
- Kunz M., Lavric J.V., Gasche R., Gerbig C., Grant R.H., Koch F.T., Schumacher M., Wolf B., Zeeman M. Surface flux estimates derived from UAS-based mole fraction measurements by means of a nocturnal boundary layer budget approach.// Atmos. Meas. Tech. 2020. Vol. 13. P.1671–1692.
- Mukhartova I., Kurbatova J., Tarasov D., Gibadullin R., Sogachev A., Olchev A. Modeling Tool for Estimating Carbon Dioxide Fluxes over a Non-Uniform Boreal Peatland.// Atmosphere. 2023. Vol.14. P.625. <https://doi.org/10.3390/atmos14040625>
- Mukhartova I., Sogachev A., Gibadullin R., Pridacha V., Kerimov I. and Olchev A. An Inverse Modeling approach for retrieving high-resolution surface fluxes of greenhouse gases from measurements of their concentrations in the atmospheric boundary layer. // Remote Sensing. 2024. Vol.16. P.2502. <https://doi.org/10.3390/rs16132502>.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДЛЯ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНОГО НАПРАВЛЕНИЯ

Надпорожская М.А.

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
m.nadporozhskaya@spbu.ru

Аннотация: Рассмотрен опыт использования темы математического моделирования в курсах естественно-научного высшего образования (бакалавриата, магистратуры, аспирантуры). Актуален выпуск новых учебных пособий по имитационным моделям ROMUL, EFIMOD и их модификациям.

Конференции «Математическое моделирование в экологии» традиционно собирают для плодотворных дискуссий и «модельеров», и практиков. Модельерам нужны все новые и новые «дрова» – количественные характеристики полевых и лабораторных исследований, а практикам важно «алгеброй гармонию поверить», применив «наиболее точный способ анализа экспериментальных данных, позволяющий получить новую информацию». Работа на стыке научных направлений требует особой вовлеченности и понимания специфики объектов и методов исследований. Некоторые университетские курсы знакомят с основными методами математического моделирования. Цель данного сообщения – дать представление об образовательной работе с математическими моделями в Санкт-Петербургском государственном университете для почвоведов, биологов и экологов.

В курсе «Математические модели в почвоведении и агрохимии» с 2009 года я начала вести практические занятия по тестированию модели динамики органического вещества почв ROMUL (Чертов и др., 2007). Теоретическую часть и практические занятия с моделями агроэкосистем в этом курсе проводила Н.Н. Семенова, а затем курс перешел мне полностью. С 2013 по 2022 год в кратком курсе на английском «Introduction to ecosystem modeling» продолжила знакомить студентов магистратуры международной программы POMOR с применением модели ROMUL. С 2017 года, поначалу вместе с М.А. Сабировым, а позже одна веду курс «Методы моделирования в экологии» для магистрантов учебной специализации «Экология. Биоразнообразие и охрана природы». В 2020 году приняла участие в создании онлайн курса «Основы рационального использования агроландшафтов», с того же года появились курсы по выбору у студентов бакалавриата, биологов и почвоведов (Таблица 1). Наполнение курсов: от составления простейших графических моделей до учебного тестирования имитационных моделей ROMUL и EFIMOD (Комаров и др., 2007), знакомства с концепциями и структурой моделей ROMUL-HUM, (Chertov et al., 2022) CAMPUS (Frolov et al., 2020), AGROTOOL (Полужков и др., 2006), CENTURY (2025). Математическое моделирование дает возможность студентам-почвоведом понять динамическую природу почв, биологам и экологам предоставляется шанс познать единую сущность почвообразовательного процесса. Наполнение программ варьируется в зависимости от учебной специализации. На семинарских занятиях знакомимся с публикациями по реализации математических моделей. По совету Janusz Uchmański освоили библиотеку моделей NetLogo (2025).

Для сопровождения занятий по курсам по изучению математических моделей важно помимо научных публикаций опираться на учебные пособия. В курсах СПбГУ используем труды коллег (Ризниченко, 2021; Шеин, Рыжова, 2016; Uchmanski, Maciejewska, 2023). В поддержку изучения моделей ROMUL и EFIMOD выпущены монография и учебное пособие (Комаров и др., 2007; Чертов и др., 2007). За это время появились новые имитационные модели, созданные в лаборатории моделирования экосистем Пущинского научного центра биологических исследований (<http://www.ecomodelling.ru/>), например, по включению ризосферного прайминг-эффекта в модель ROMUL-HUM (Chertov et al., 2022).

Таблица 1 – Курсы М.А. Надпорожской по математическому моделированию в СПбГУ

Годы	Название курса	Образовательный уровень Специализация
2020 – н.в.	Математические модели в биологии	Бакалавриат. Биология*
2020 – н.в.	Математические модели в естествознании	Бакалавриат. Почвоведение*
2009 – н.в.	Математические модели в почвоведении и агрохимии	Специалитет / Магистратура. Почвоведение
2017 – н.в.	Методы моделирования в экологии	Магистратура. Экология. Биоразнообразие и охрана природы*
2020- 2023	Методы математического моделирования	Аспирантура. Почвоведение
2013– 2022	Introduction to ecosystem modeling. Polar and marine ecosystems. POMOR	Магистратура. Экология и природопользование
2020	Моделирование продукционных процессов в агроэкосистемах	https://openedu.ru/course/spbu/AGRLAND/ (дата обращения 18.03.25)

Примечания: н.в. – по настоящее время; *курс по выбору, может читаться не каждый год

Нужны небольшие учебные пособия для студентов разных специализаций естественно-научного направления, где базовые модели будут подобраны вариативно и описаны с разной детальностью. Вероятно, пришло также время и издания монографии по обобщению примеров применения имитационных моделей лаборатории моделирования экосистем, география которых силами примкнувших коллег из СПбГУ распространяется не только в пределах бореальной зоны, но уже охватывает и тундровые – от Ямала до Антарктики.

ЛИТЕРАТУРА

- Комаров А.С., Чертов О.Г., Припутина И.В., Быховец С.С., Ларионова А.А., Грабарник П.Я., Зудин С.Л., Михайлов А.В., Зубкова Е.В., Надпорожская М.А., Зудина Е.В., Шанин В.Н., Андриенко Г., Андриенко Н., Мартынкин А.В., Морен Ф., Абакумов Е.В., Лукьянов А.М., Кубасова Т.С., Бхатти Дж. и др. / Ред.: В.Н. Кудяров. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. 2007. М.: Наука. 380 с.
- Полужетов Р.А., Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. СПб.: Изд-во С.- Петерб. ун-та, 2006. 396 с.
- Ризниченко Г. Ю. Математические модели в биологии (Изд. 3-е доп. Учебное пособие. М.-Ижевск: НИЦ: Регулярная и хаотическая динамика, 2021. 174 с.
- Чертов О.Г., Комаров А.С., Надпорожская М.А., Быховец С.С., Зудин С.Л., Зудина Е.В., Михайлов А.В., Зубкова Е.В. ROMUL – имитационная модель динамики органического вещества лесных почв. Учебно-методическое пособие. СПб: изд. СПбГУ. 2007 г. 96 с.
- Шейн Е.В., Рыжова И.М. Математическое моделирование в почвоведении. М.: ИП Маракушев А.Б., 2016, 377с. CENTURY. <https://web.jrc.ec.europa.eu/policy-model-inventory/explore/models/model-century/> (дата обращения 25.08.2025)
- Chertov O., Kuzyakov Y., Pripulina I., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P. Modelling the rhizosphere priming effect in combination with soil foodwebs to quantify interaction between living plant, soil biota and soil organic matter // Plants. 2022. T. 11. № 19. С. 2605. DOI: 10.3390/plants11192605.
- 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) 431:109184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>
- NetLogo. <https://ccl.northwestern.edu/netlogo/> (дата обращения 27.02.2025).
- Uchmanski J., Maciejewska J. Teaching of biology supported by mathematical models // Studia Ecologiae et Bioethicae. 2023. V. 21. № 2. P. 55–69.

ГЕОПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ С РАНЕЕ ОПУБЛИКОВАННЫМИ ИССЛЕДОВАНИЯМИ

Нарыкова А.Н., Плотникова А.С.

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов им. А.С. Исаева РАН, Москва, Россия

narykovaanna@yandex.ru

Аннотация: Исследование направлено на сравнение полученных результатов геопространственного моделирования запасов углерода лесной подстилки Республики Карелия и Карельского перешейка в Ленинградской области с ранее опубликованными результатами отечественных исследователей. Сравнение показало превышение в 3-5 раз смоделированных значений запасов углерода над представленными в научных публикациях. Авторы предполагают, что различия в значениях могут быть связаны с недостаточностью учета вариабельности запасов углерода в различных условиях увлажнения почв.

Литературные обзоры (Гопп и др., 2023; Suleymanov et al., 2024) современных зарубежных и российских публикаций, посвященных цифровому почвенному картографированию (ЦПК) содержания и запасов углерода в подстилке и минеральной толще почв лесных экосистем, обобщили результаты исследований на различных пространственных уровнях. В частности, методы ЦПК применялись на локальных территориях мониторинговых площадок (Suleymanov et al., 2023), в пределах водоразделов рек (Broderick et al., 2015), а также на особо охраняемых природных территориях (Гаврилюк и др., 2021; Куликова и др., 2023). Значительно меньшее количество исследований выполнено на национальном (Чинилин, Савин, 2022) и региональном уровнях (Нарыкова, Плотникова, 2023). Авторы исследований показали целесообразность применения методов ЦПК для уточнения оценок и пространственной вариабельности содержания и запасов углерода почвенного органического вещества.

В исследовании (Нарыкова, Плотникова, 2023) была создана геопространственная регрессионная модель запасов углерода лесной подстилки с использованием алгоритма машинного обучения Random Forest на территорию Республики Карелия и Карельского перешейка (КП) Ленинградской области. Для обучения модели использованы результаты лабораторно-полевых измерений запасов углерода подстилки, полученные в рамках международной программы по оценке и мониторингу влияния загрязнения воздуха на леса ICP Forests. Согласно модели наибольшие запасы углерода сосредоточены в средней тайге: от 4.7 до 5.4 кг/м² в окрестности северного Приладожья, от 5.2 до 5.7 кг/м² на Заонежском полуострове и на юго-востоке Карелии. Минимальные запасы углерода отмечаются на территории Карельского перешейка — от 1.9 до 2.6 кг/м², в Центральной части Карелии и при движении на северо-восток — от 3.8 до 4.2 кг/м².

Цель настоящей работы — провести сравнительный анализ полученных результатов моделирования запасов углерода лесной подстилки региона исследования с ранее опубликованными российскими работами.

СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ МОДЕЛИРОВАНИЯ С ОПУБЛИКОВАННЫМИ РАБОТАМИ

Авторы рассмотрели опубликованные исследования, в которых представлены пространственные оценки содержания и запасов углерода лесной подстилки Карелии и КП, и сравнили их с полученными результатами моделирования. В таблице 1 систематизированы

работы по следующим параметрам: источник данных, пространственный уровень исследования, лесные формации и подзоны тайги (при наличии информации).

Таблица 1 – Значения запасов углерода лесной подстилки Республики Карелия и Карельского перешейка, полученные различными авторами

Публикация/ источник данных	Пространственный уровень всего исследования	Лесные формации	Среднее значение запасов углерода лесной подстилки, кг/м ²		
			Подзона тайги		
			северная	средняя	южная
Честных и др., 2007	национальный	сосновые	1.3 ± 0.2	1.7 ± 0.39	0.9 ± 0.07
		еловые	1.57 ± 0.2	–	1.09 ± 0.16
		березовые	1.98 ± 0.42	1.36	0.62 ± 0.14
Щепашенко и др., 2013	национальный	–	0.97	1.04	0.92
Бахмет, 2018	региональный	сосновые	0.76 до 2.4		
		еловые	от 1.1 до 6.1		
ИГКЭ, 2018- 2019 гг.	национальный	–	Республика Карелия – 1.5		
Чернова и др., 2021	национальный	–	mean – 1.2, median – 1.3, min – 0.1, max – 3.6		

Примечание: значения запаса углерода в лесной подстилке, кг/м²: min – минимальное, median – медианное, mean – среднее, max – максимальное.

Значения запасов углерода подстилки, полученные в результате регрессионного моделирования, превышают в три раза значения, представленные в работах О.В. Честных и соавторов (2007), Черновой и др. (2021), и в пять раз в публикации Д.Г. Щепашенко и соавторов (2013). В пределах Республики Карелия запасы углерода лесных подстилок по данным Института глобального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля в три раза ниже, чем результаты моделирования. Полученные значения О.Н. Бахмет (2018) по Республики Карелия наиболее близки к результатам моделирования.

По мнению авторов высокие смоделированные значения запасов углерода лесной подстилки могут быть обусловлены изначально высокими значениями, полученными в ходе лабораторно-полевых измерений программы ICP Forests. Вероятно, в ранее опубликованных работах национального уровня на территории Карелии и КП не учитывались полевые измерения запасов углерода лесной подстилки в полугидроморфных и гидроморфных почвах. О существующей проблеме недостаточного учета вариабельности запасов углерода в различных условиях увлажнения ранее упоминалось в исследовании М.А. Подвезенной и соавторов (2022).

Работа выполнена в рамках молодежной лаборатории ЦЭПЛ РАН «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов».

ЛИТЕРАТУРА

- Бахмет О.Н. Запасы углерода в почвах сосновых и еловых лесов Карелии // Лесоведение. 2018. № 1. С. 48–55.
- Гопп Н.В., Мешалкина Ю.Л., Нарыкова А.Н., Плотникова А.С., Чернова О.В. Картографирование содержания и запасов органического углерода почв на региональном и локальном уровнях: анализ современных методических подходов // Вопросы лесной науки. 2023. Т. 6. № 1. Статья № 120. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202361r-120>
- Гаврилюк Е.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В. Геопространственное моделирование содержания и запасов азота и углерода в лесной подстилке на основе разносезонных спутниковых изображений Sentinel-2 // Почвоведение. 2021. № 2. С. 168–182. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21020040>

Институт глобального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля. Потоки парниковых газов и параметров углеродного бюджета управляемых экосистем. Карта запасов углерода, 2019. URL: <https://map.igce.ru/subcategories/3/1/> (Дата обращения: 07.03.2025 г.)

Куликова А.И., Чеченков П. Д., Осипова М. С., Шопина О. В., Семенов И. Н. Сравнительный анализ результатов традиционного и цифрового крупномасштабного почвенного картографирования на примере участка в национальном парке “Смоленское Поозерье” // Почвоведение. 2023. № 3. С. 312–320.

Нарыкова А.Н., Плотникова А.С. Анализ результатов моделирования запасов углерода лесной подстилки на территории Республики Карелия и Карельского перешейка // Региональные проблемы дистанционного зондирования Земли: материалы X Междунар. науч. конф. Красноярск, 12–15 сентября 2023 г. Красноярск: СФУ, 2023 С. 115–119.

Подвезенная М.А., Рыжова И.М., Кириллова Н.П. Вариабельность запасов углерода в автоморфных и полугидроморфных почвах лесных экосистем европейской территории России на основе баз данных: сравнительный статистический анализ // Вестник Московского Университета. Серия 17. Почвоведение. 2022. № 2. С. 20–27.

Чернова О.В., Голозубов О.М., Алябина И.О., Щепашенко Д.Г. Комплексный подход к картографической оценке запасов органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2021. № 3. С. 273–286. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21030047>

Честных О.В., Лыжин В.А., Кокшарова А.В. Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. 2007. № 6. С. 114–121.

Щепашенко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–132.

Broderick D.E., Frey K.E., Rogan J., Alexander H.D., Zimov N.S. Estimating upper soil horizon carbon stocks in a permafrost watershed of Northeast Siberia by integrating field measurements with Landsat-5 TM and WorldView-2 satellite data // GIScience and Remote Sensing, 2015. Vol. 52. №. 2. P. 131–157. <http://dx.doi.org/10.1080/15481603.2015.1010434>.

Suleymanov A., Arrouays D., Savind I.Y. Digital soil mapping in the Russian Federation: A review // Geoderma Regional. 2024. Vol. 36. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2024.e00763>.

Suleymanov A., Abakumov E., Nizamutdinov T., Polyakov V., Shevchenko E., Makarova M. Soil organic carbon stock retrieval from Sentinel-2A using a hybrid approach // Environ. Monit. Assess. 2023. Vol. 196. Article 23. <https://doi.org/10.1007/s10661-023-12172-y>.

ПРИМЕНЕНИЕ РЕГРЕССИОННОГО АНАЛИЗА ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОТЕОМНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ШТАММА *LEVILACTOBACILLUS BREVIS* 47F ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ БИСФЕНОЛА А

Нестеров А.А.^{1,2}, Ледашева Т.Н.¹, Даниленко В.Н.²

¹ФГАОУ ВО РУДН им. Патриса Лумумбы, Москва, Россия
andrey0012345@mail.ru; ledashcheva-tn@rudn.ru

²ФГБУН ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия
valerid@vigg.ru

Аннотация: В исследовании применён регрессионный анализ для моделирования протеомных изменений штамма *Levilactobacillus brevis* 47f под воздействием бисфенола А. Сравнение с *t*-критерием Стьюдента показало эффективность метода в оценке изменений индукции синтеза белков и проявлении адаптационных механизмов.

1. ВВЕДЕНИЕ

Масс-спектрометрический анализ является наиболее распространённым методом для качественного и количественного анализа белковых образцов в протеомных исследованиях. Этот метод позволяет проводить сравнительный анализ концентраций белков в образцах, полученных при различных условиях. Для выявления белков с изменённой индукцией синтеза обычно применяется двухвыборочный *t*-критерий Стьюдента, например, с использованием программного обеспечения Perseus (Tyanova et al., 2016). Однако данный подход позволяет оценить лишь статическую разницу между двумя образцами.

В данной работе предлагается оценивать различия в белковой концентрации через построение уравнений парной линейной регрессии, что позволит более точно отобразить изменения, происходящие в протеомном составе бактерий, а также сравнить результаты регрессионного анализа с классическим тестом Стьюдента.

2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является штамм *Levilactobacillus brevis* 47f, выделенный в Лаборатории генетики микроорганизмов ИОГен РАН и обладающий антиоксидантной и адаптогенной активностью (Reznikova et al., 2024). Штамм культивировался в среде с различным содержанием бисфенола А: 0 мг/л (контроль), 2 мг/л, 20 мг/л, 50 мг/л. На стационарной фазе роста из бактерий выделялась фракция внутриклеточных белков, состав которых затем анализировался с помощью масс-спектрометрии. Для каждой концентрации эксперимент проводился в трёх биологических повторностях.

Для белков, идентифицированных с помощью масс-спектрометрии, проводился парный регрессионный анализ зависимости концентрации белка от концентрации бисфенола А. Концентрация белка представлена в log2 трансформированных значениях LFQ Intensity. Построение регрессионных моделей проводилось для белков, у которых в каждом из 12 замеров (4 концентрации по 3 повтора) не было пропущенных данных.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Из выборки 1302 идентифицированных белков у 994 не было пропусков в данных. Для них проводился расчёт параметров регрессии, а также сравнение по критерию Стьюдента между образцами 0 и 50 мг/л (только между ними была статистически значимая разница). При использовании теста Стьюдента было идентифицировано 588 белков, у которых наблюдались статистически значимые различия.

Для данных 994 белков были построены парные линейные уравнения регрессии. Рассматривались уравнения, у которых: 1) само уравнение считалось значимым по F критерию Фишера ($p < 0.05$); 2) регрессионные коэффициенты считались значимыми по t -критерию Стьюдента ($p < 0.05$); 3) коэффициент детерминации (R^2) ≥ 0.35 . Число рассматриваемых уравнений составило 629. Пересекающаяся выборка белков со значимо меняющейся индукцией синтеза при обоих методах составляет 562 белка. Остальные данные о количестве обнаруженных белков приведены в таблице.

Таблица – Сводные данные о числе белков со статистически значимо различающейся индукцией синтеза.

	Всего	Индукция	Ингибирование
Значимо различающиеся по Стьюденту	588	53	535
Значимо различающиеся по регрессии	629	62	567
Значимо различающиеся по Стьюденту, но не различающиеся по регрессии	26	9	17
Значимо различающиеся по регрессии, но не различающиеся по Стьюденту	67	18	49

При расчёте кратности изменения концентрации белка (fold change) между образцами 0 мг/л и 50 мг/л было показано, что относительная погрешность между расчётом через отношение средних и расчётом по уравнению регрессии на выборке из 562 пересекающихся белков составляет менее 25%.

На основе значений коэффициента наклона уравнения возможна сортировка наиболее изменяющихся белков. Также рассчитанная стандартная ошибка уравнения позволяет отобрать уравнения, которые наиболее пригодны для прогнозирования концентрации белка при иных концентрациях ксенобиотика. При прогнозировании концентрации белка на значение концентрации бисфенола А в 30 мг/л наилучшее уравнение дало погрешность в 0.235 единиц $\log_2(\text{LFQ})$. При переходе в абсолютные значения LFQ Intensity данное значение составит относительную погрешность в 17.7%.

4. ВЫВОДЫ

Использование уравнения линейной регрессии позволяет практически с той же точностью рассчитывать изменения в концентрации белков, что и классический t -критерий Стьюдента. Этот метод предоставляет более детализированную картину динамики изменений в протеомном составе бактерий под воздействием бисфенола А, что особенно важно для понимания адаптационных механизмов. Регрессионный анализ позволяет не только выявить белки с изменённой индукцией синтеза, но и оценить степень их изменения в зависимости от концентрации бисфенола А.

Предложенный подход может быть полезен для дальнейших исследований в области протеомики и микробиологии, особенно в контексте изучения влияния ксенобиотиков на микроорганизмы. В частности, при возможности перевода значений LFQ intensity в действительную концентрацию белка, подобная оценка влияния сторонних веществ на процесс биосинтеза целевых белков или метаболитов может быть использована при создании препарата на основе бактерии с таргетным действием со строго ограниченным набором и концентрацией веществ.

ЛИТЕРАТУРА

- Reznikova D., Kochetkov N., Vatlin A. et al. *Levilactobacillus brevis* 47f: Bioadaptation to Low Doses of Xenobiotics in Aquaculture. *Biology*. 2024, 13(11), 925. <https://doi.org/10.3390/biology13110925>
- Tyanova S., Temu T., Sinitcyn P. et al. The Perseus computational platform for comprehensive analysis of (prote)omics data. *Nature Methods*. 2016, 13, 731–740. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3901>

ДАННЫЕ ОБ ОПТИЧЕСКОМ ПОГЛОЩЕНИИ В МОДЕЛИ МЕРЗЛОГО СУГЛИНКА

Остроумов В. Е.

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

Аннотация: Для описания строения мерзлого суглинка предлагается марковская модель, в которой материал рассматривается как совокупность трех дискретных компонентов: минеральных прослоев, линз сегрегационного льда и зон концентрирования порового раствора. В качестве входных данных используется последовательность значений оптического поглощения образца. При построении модели по частотам смен указанных компонентов вычисляется матрица переходных вероятностей и выстраивается моделируемая последовательность. Результаты моделирования воспроизводят порядок следования компонентов системы, наблюдаемый в исходном объекте, и соответствуют представлениям о формировании криогенной текстуры материала за счет миграции порового раствора к фронту промерзания и накопления растворимых веществ у передовой грани растущих включений сегрегационного льда.

Мерзлые дисперсные системы с линзовидными криогенными текстурами широко распространены в области многолетнего и сезонного промерзания почв и рыхлых пород. Они формируются с участием фазовых переходов и миграции влаги, переноса подвижных компонентов порового раствора, осаждения солей, механической деформации минеральной массы и других процессов. Сложная природа структурной организации таких систем делает проблематичной разработку воспроизводимо работающих детерминистских моделей. В настоящей работе рассматривается марковская модель, которая описывает мерзлую дисперсную систему как пространственную совокупность дискретных слоев минеральной фазы, линз сегрегационного льда и зон концентрирования порового раствора. Для выделения этих компонентов используются данные об оптическом поглощении, измеряемые по обратной яркости точек на изображении с распространенной трёхкомпонентной RGB цветовой схемой.

На рисунке 1 коричневый минеральный материал разделяется черными линзовидными включениями сегрегационного льда. Нижние (передовые при льдообразовании) поверхности ледяных линз маркированы зонами концентрирования порового раствора, которые имеют светлые тона.

Для анализа на изображении образца мерзлого суглинка выделен фрагмент размером 20х800 точек. В наборе RGB наибольшую контрастность в рассматриваемом фрагменте имеет последовательность, относящаяся к зеленой составляющей цветовой схемы, которая соотносится с длиной волны 546.1 нм. Шаг осреднения данных определяли по высоте максимумов на гистограммах, которые характеризуют распределения оптического поглощения при разном числе выделяемых диапазонов. В работе использован шаг осреднения в 21 точку. При таком шаге каждый отдельный диапазон оптического поглощения имеет высоту около 0.7 мм, что ненамного меньше толщины зон концентрирования. При этих условиях три максимума на гистограмме оптического поглощения наиболее контрастны. Первый из этих максимумов, относящийся на изображении к низким значениям поглощения, соответствует светлым зонам концентрирования порового раствора. Средний максимум отвечает минеральным прослоям. Третий максимум в области высокого оптического поглощения характеризует линзы сегрегационного льда.

Последовательность осредненных значений коэффициента поглощения разбивалась по числу локальных экстремумов на гистограмме на 3 ранга в соответствии с тремя структурными компонентами системы (лед, обозначенный символом I, зона концентрирования Z и минеральная матрица M). Последовательность дискретных IZM, полученная по исходному распределению оптического поглощения, использована в качестве исходных данных для расчета матрицы переходных вероятностей [0.71, 0.29, 0.00; 0.00, 0.83, 0.17; 0.23, 0.00, 0.77]. Высокие значения переходных вероятностей в матрице определяют частые переходы от минеральных прослоев к линзам сегрегационного льда и от ледяных линз

к зонам концентрирования порового раствора. Нулевые переходные вероятности в матрице отражают отсутствие переходов от минеральных прослоев к зонам концентрирования порового раствора и от зон концентрирования к линзам сегрегационного льда в анализируемом фрагменте изображения.

Значения переходных вероятностей, найденные из исходной последовательности дискретных IMZ, использованы для вычисления кумулятивной матрицы и моделируемой последовательности компонентов мерзлого суглинка.

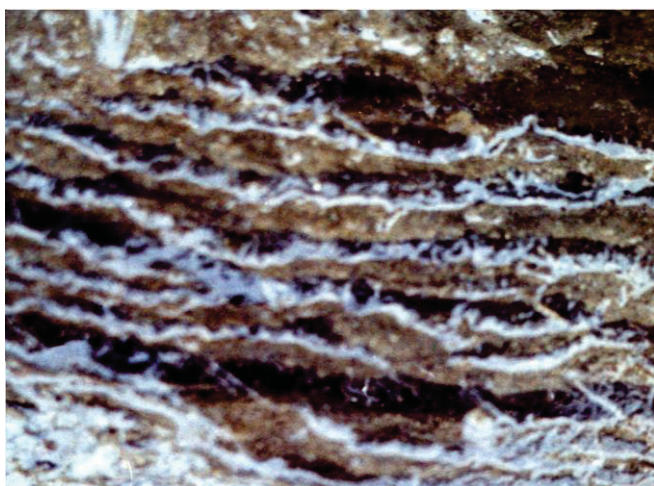


Рисунок 1 – Мерзлый суглинок (коричневый) с линзами сегрегационного льда (черный) и зонами концентрирования порового раствора (белый)

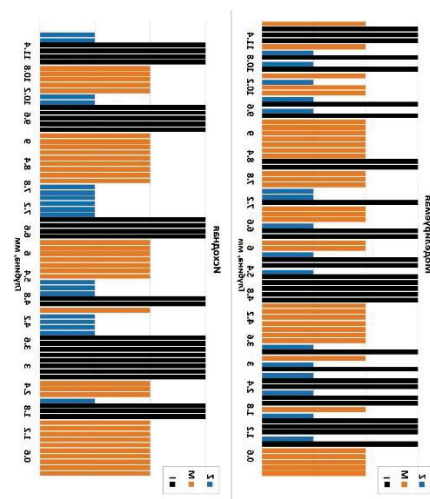


Рисунок 2 – Сопоставление исходной и моделируемой последовательности оптического поглощения мерзлого суглинка

На рисунке 2 показаны исходное (слева) и моделируемое (справа) распределения компонентов мерзлого суглинка с линзами сегрегационного льда и зонами концентрирования порового раствора. Эти последовательности отличаются друг от друга толщиной отдельных компонент, но устойчиво сохраняют порядок переходов, в котором зоны концентрирования всегда располагаются ниже включений сегрегационного льда, а сами ледяные включения залегают ниже минеральных прослоев. Такой же порядок наблюдается на изображении изучаемого материала.

Эксперименты с фрагментами изображений, включающими переходы, запрещенные в рассмотренном примере, показывают, что в матрицах появляются ненулевые переходные вероятности. Однако, во всех рассмотренных случаях переходы IM и ZI характеризуются невысокими значениями переходных вероятностей.

Моделируемые последовательности отражают преимущественное положение зон концентрирования вблизи передовых поверхностей включений сегрегационного льда. Порядок следования компонентов мерзлого суглинка, воспроизводимый марковской моделью, соответствует гипотезе о формировании зон концентрирования порового раствора за счет его миграции к растущим ледяным включениям и накопления растворенных веществ на границе лед-минеральный прослой.

Работа выполнена по программе Государственного задания 122040500038

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ МОДЕЛИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* В КАСПИЙСКОМ МОРЕ ПРИ СОВРЕМЕННЫХ И ПРОГНОЗИРУЕМЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ В XXI ВЕКЕ

Петросян В.Г.¹, Рубан Г.И.¹, Барабанов В.В.², Дергунова Н.Н.¹, Осипов Ф.А.¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
vgpetrosyan@gmail.com

²Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Астрахань, Россия
barabanovvv@kaspnirh.vniro.ru

Аннотация: Представлены модели пространственного распространения инвазионного морского вида *M. leidy* на глобальном уровне в условиях текущего климата и построены сезонные детальные карты пригодных местообитаний на примере Каспийского моря в условиях изменения климата на протяжении XXI столетия. Результаты показали, что глобальное потепление не приведет к вымиранию вида в Каспийском море.

1. ВВЕДЕНИЕ

Нативный ареал *M. leidy* включает эстуарии, заливы и прибрежные воды вдоль американского побережья Атлантики, от залива Наррагансетт (США), до полуострова Вальдес (Аргентина). В последние 45 лет *M. leidy* натурализовался во всех внутренних западных морях Евразии, включая Адриатическое, Мраморное, Эгейское, Чёрное, Азовское, Каспийское, Балтийское и Северное моря. Гребневик *M. leidy* относят к числу “экосистемных инженеров”. Он снижает прозрачность воды, влияет на её гидрохимические параметры и содержание биогенов. В многочисленных исследованиях показано, что питаясь в основном веслоногими рачками, икрой рыб, их мальками и личинками, он имеет потенциал для значительного воздействия на пелагические морские экосистемы. Вселение *M. leidy* в новые моря при отсутствии конкурентов приводит к каскадным эффектам на всех трофических уровнях. Как хищник, гребневик приводит к уменьшению биомассы зоопланктона и по трофической цепи вверх снижает запас планктоноядных рыб (кормовых ресурсов для дельфинов), а по трофической цепи вниз способствует увеличению фито- и бактериопланктона, что в свою очередь ведёт к массовому развитию зоофлагеллят и инфузорий. Это означает, что при благоприятных условиях в новой среде обитания он часто достигает высокой численности и нарушает экосистему на всех трофических уровнях. Например, наиболее известной экологической катастрофой, связанной с *M. leidy*, стала его инвазия в Чёрное, Азовское и Каспийское моря 1980-х гг. и 2000-х гг. соответственно, которая достаточно хорошо описана в литературе [Самые опасные, 2018]. Проведенные ранее исследования отечественными и зарубежными авторами в значительной степени касались вопросов изучения изменения биоразнообразия фитопланктона, зоопланктона, рыбного населения и макробентоса в разных частях Каспийского моря после вторжения гребневика *Mnemiopsis leidy* в условиях текущего климата. Цель данного исследования – построение моделей экологических ниш и пространственного распространения гребневика *M. leidy* в условиях текущего и будущего климата в Каспийском море для понимания дальнейшего влияния гребневика в условиях глобального изменения климата в XXI веке.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для создания векторного набора данных точек находок (ТН) *M. leidy* в среде ArcGIS Desktop 10.8.1 были использованы записи из двух типов источников. Первый тип включает набор данных, которые были представлены в глобальной базе по биоразнообразию Global Biodiversity information facility GBIF (www.gbif.org, <https://doi.org/10.15468/dl.avkbpj>, 08

November 2024; 4 487 записей). Второй тип местонахождений, характеризуются тем, что в литературе были приведены только картосхемы без указания географических координат локалитетов (Самые опасные, 2018; Petrosyan et al., 2023). Для этого типа данных была проведена георегистрация и привязка картосхем к мировым базовым растровым картам морей (Assis et al., 2024) с использованием не менее 30 опорных точек в среде ArcGISDesktop 10.8.1. В целом после объединения всех ТН и применения временных и пространственных фильтров был получен результирующий набор ТН, который включал 3887 записей, в т.ч. 285 в нативной и 3602 в инвазионной частях ареала в Евразии. Используя глобальный набор точек находок *M. leidy* и переменные морской среды из набора Bio-Oracle V.3 (Assis et al., 2024) мы проверили гипотезу консерватизма реализованных экологических ниш в нативной и инвазионной частях ареала, создали глобальную карту пригодных местообитания (cSDM) и построили детальные сезонные (декабрь-март, апрель-июнь, июль-сентябрь, октябрь-ноябрь) карты пригодных для максимального, минимального размножения и выживания вида биотопов (mSDM), на примере Каспийского моря в условиях текущего климата (2010-2020 гг.) и для двух периодов (2040-2050, 2090-2100 гг.) при четырех сценариях (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP4-6.0 и SSP5-8.5) изменения климата. Построение моделей cSDM и mSDM проведено с использованием базовых и дополнительных R-пакетов в R v.3.6.2. Визуализация SDM проводилась в среде ARCGIS Desktop 10.8.1.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ климатических ниш *M. leidy* показал, что распространение вида в нативной и в инвазионной частях ареала в морях Евразии не позволяет отклонить гипотезу консерватизма реализованных ниш. Хотя, мы не исключаем, что сдвиг климатической ниши может происходить в течение длительных периодов времени в будущем. Важность выполнения гипотезы консерватизма может гарантировать надежность построения коррелятивных и механистических SDM в условиях текущего климата и будущих его изменений. Созданная глобальная карта (cSDM) подтвердила, что пригодные местообитания *M. leidy* расположены на восточных побережьях Америки и в морях Евразии, где вид уже натурализован, а также выявила потенциально благоприятные для вселения области, где вид пока не встречается. В целом эта карта отражает все потенциально пригодные местообитания *M. leidy*, включая нативные, инвазионные и перспективные, расположенные в мелководных прибрежных районах и внутренних водоёмах. Однако эта карта не отражает детальную картину сезонного и пространственного распространения *M. leidy*, в частности, в Каспийском море в условиях текущего климата и будущих его изменений, поскольку она построена на основе усредненных слоев температуры (T), солености (S) и концентрации хлорофилла (Chl) и отражает пригодные местообитания в поздний весенний и ранний летний периоды пространственного распространения вида. Детальные карты, построенные на основе сезонных переменных морской среды (T, S, Chl), позволяют выявить области максимального, минимального размножения и выживания вида в пространстве и времени в условиях текущего климата (Petrosyan et al., 2025). Показано, что в Каспии существуют благоприятные условия для непрерывного размножения вида круглый год в условиях текущего климата. Важно отметить, что в силу выполнения консерватизма ниш, можно рекомендовать этот подход для построения mSDM для других морей Евразии включая Адриатическое, Мраморное, Эгейское, Чёрное, Азовское, Балтийское, Северное, где этот вид уже натурализован. Сезонные детализированные карты перспективных областей распространения и размножения *M. leidy* в Каспийском море для двух периодов (2040-2050, 2090-2100 гг.) в условиях четырех сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP4-6.0 и SSP5-8.5) изменения климата показали, что если для периода 2040-2050 гг. в условиях сценария SSP5-8.5 в летний сезон небольшие участки для максимального и минимального размножения расположены на востоке Северного Каспия, то для периода 2090–2100 гг. в летний сезон на востоке Северного Каспия остаются только

области пригодные для выживания. Это означает, что, если в условиях текущего климата донорные области были расположены в Южном Каспии, то в условиях потепления по сценарию SSP5-8.5 донорные области будут расположены на севере-востоке Северного Каспия.

ЛИТЕРАТУРА

- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Под. ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. 688 с.
- Assis J., Fernández Bejarano S.J., Salazar V.W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E.A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research // *Global Ecology and Biogeography*. 2024. V. 33. No. 4. e13813. [https://doi.org/ 10.1111/geb.13813](https://doi.org/10.1111/geb.13813) geb.13813
- Petrosyan V, Osipov F, Feniova I, Dergunova N, Warshavsky A, Khlyap L, Dzialowski A The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling// *NeoBiota*. 2023. V. 82. P. 23-56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Petrosyan V.G., Ruban I.G., Barabanov V.V., Dergunova N.N., Osipov F.A. Spatial Distribution Models of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Caspian Sea under Current and Future Climate Conditions // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2025. V. 16. No. 3. P. 444–460.

ГЕОПРОСТРАНСТВЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА МЕТОДАМИ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ

Плотникова А.С., Нарыкова А.Н., Архипцева Е.А., Гераськина А.П.

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов им. А.С. Исаева РАН, Москва, Россия
plotnikova-as-sepl@yandex.ru

Аннотация: Исследование посвящено пространственной оценке современного распространения доминирующих видов и групп дождевых червей в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа. Были построены и верифицированы регрессионные модели сообществ дождевых червей методами машинного обучения Random Forest и GradientTreeBoost. Выявлены наиболее информативные предикторы моделирования: долгота, содержание песка, характеристики растительности – текстурные показатели, вычисленные по спутниковым данным.

1. ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время проблема сохранения лесных экосистем и биоразнообразия в них особенно актуальна как в связи с глобальными климатическими изменениями, так и рубками, пожарами и другими факторами, приводящими к значимым изменениям сообществ всех групп биоты, в том числе и почвенных беспозвоночных. Хорошо известно, что горные леса представляют собой рефугиумы биоразнообразия. Горные леса Кавказа, кроме того, – один из центров видообразования дождевых червей (Кваадзе, 1985). В современных лесах Кавказа часто доминируют эндемичные и субэндемичные виды (Рапопорт, Цепкова, 2019; Гераськина, Шевченко, 2021).

Несмотря на определенную изученность, группа дождевых червей привлекает все большее внимание современных исследователей, не только в почвенной зоологии, но и в лесной экологии. Интерес объясняется высокими инвазионными способностями космополитных видов и вероятным конкурентным подавлением местных видов, а также происходящими климатическими изменениями. В связи с такими «экологическими вызовами» критически необходимы знания роли факторов, определяющих локальное и региональное распределение различных видов и групп дождевых червей.

Целью настоящего исследования являлась пространственная оценка современного распространения доминирующих видов и групп дождевых червей, а также анализ факторов и выявление предикторов, определяющих состав сообществ дождевых червей в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа. Пространственная оценка выполнена с помощью регрессионного моделирования методами машинного обучения.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы сообщества дождевых червей предгорных и горных лесов Северо-Западного Кавказа. Первичные данные по населению морфо-экологических и хорологических групп дождевых червей базируются на результатах собственных полевых исследований, проведенных с учетом микросайтной организации лесов, в более чем тысяче географических точек Северо-Западного Кавказа (Гераськина, Шевченко, 2024).

Для построения регрессионных моделей были выбраны методы машинного обучения «случайный лес» (Random Forest, RF) и «градиентный бустинг» (GradientTreeBoost, GTB). Моделирование выполнено посредством облачной платформы Google Earth Engine (GEE), которую характеризует наличие большого количества коллекций открытых глобальных данных: спутниковых снимков, цифровых моделей рельефа, климатических, почвенных и др. Оба метода были реализованы на одинаковых наборах данных для теста и обучения, состоящих из 21 предиктора, и настройками гиперпараметров по умолчанию в соответствии с документацией GEE. Каждая модель запускалась в 10-ти кратной повторности. При каждом

запуске вычислялись метрики оценки качества моделирования: коэффициент детерминации (R^2), средняя абсолютная ошибка (*Mean Absolute Error, MAE*), корень из средней квадратичной ошибки (*Root Mean Squared Error, RMSE*).

Для моделирования был подготовлен набор из 21 предиктора, характеризующих климат, почвы, рельеф, растительность и пространственное положение Северо-Западного Кавказа (Нарыкова, Плотникова, 2022). К группе предикторов «рельеф» относятся: высота над уровнем моря и морфометрические величины (экспозиция, уклон). Группа предикторов «почва»: средние значения содержания глины, песка и азота в слое 0-30 см. Группа «растительность»: нормализованный разностный вегетационный индекс (NDVI); нормализованный разностный индекс увлажнения растительности (NDMI); различные комбинации каналов Landsat-8 (Green, Blue, SWIR1 и SWIR2); текстурные показатели Gray Level Co-occurrence Matrix (GLCM), вычисленные на основе спутниковых снимков Landsat-8. Группа «климат» - медианное значение температуры поверхности за 5-ти летний (2015-2019 гг.) период по данным канала TIR-1 Landsat-8. К группе предикторов «пространственное положение» относится широта и долгота.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Построены и верифицированы 28 регрессионных моделей сообществ дождевых червей. В том числе 14 моделей построены с помощью метода RF, 14 – методом GTB: общая численность и биомасса дождевых червей (рисунок), численность и биомасса морфо-экологических (подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно почвенные, норные) и хронологических (космополиты, крымско-кавказские эндемики) групп червей. Результаты моделирования представлены посредством WEB-ГИС в виде совокупности интерактивных карт и инструментов их анализа на сайте <https://earthworms.ru/> (Плотникова и др., 2024).

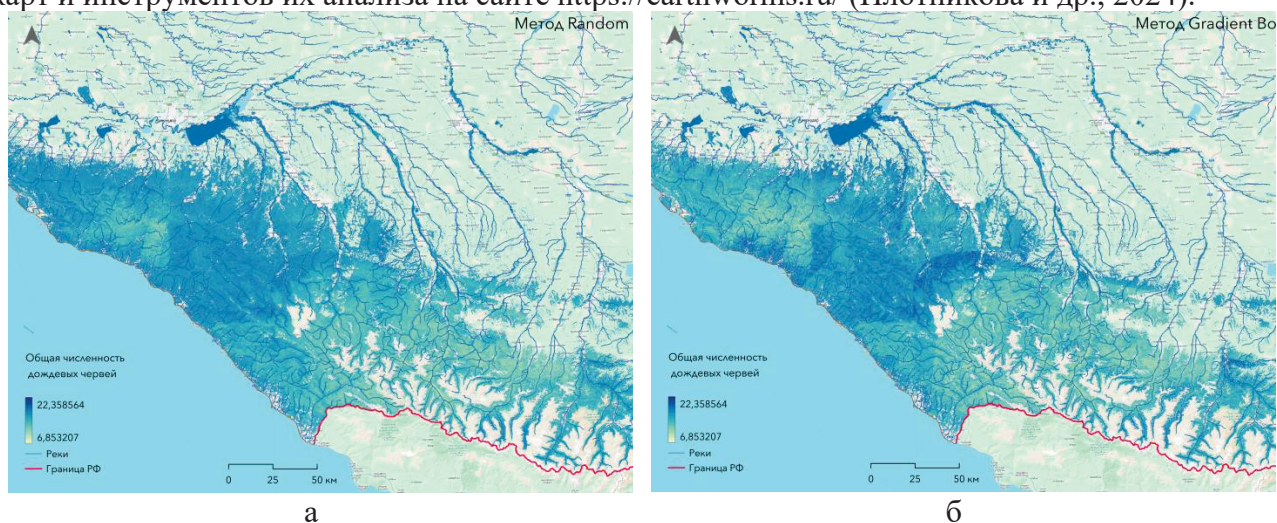


Рисунок – Пространственное распределение общей численности дождевых червей, полученное с помощью моделирования алгоритмом: а) RF, б) GTB

Лучшие метрики точности показали модели, полученные методом RF по сравнению с GTB. Среднее значение R^2 по всем моделям RF варьирует от 0.271 до 0.447; средняя ошибка $RMSE$ при моделировании численности дождевых червей методом RF находится в интервале от 4.3 до 19.7 (ind./m²), биомассы - находится в интервале от 3.5 до 7.9 (g/m²).

Суммарно по всем моделям сообществ дождевых червей Северо-Западного Кавказа наиболее информативными предикторами оказались: пространственное положение – долгота, почвенные характеристики – содержание песка, характеристики растительности – текстурные показатели, вычисленные по спутниковым данным. Также информативны предикторы:

содержание глины и азота, высота над уровнем моря, многолетняя температура поверхности, степень увлажнения (соотношение каналов SWIR1 и SWIR2), широта.

ЛИТЕРАТУРА

- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3–16.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Видовой состав, численность и биомасса дождевых червей Северо-Западного Кавказа // Свидетельство о регистрации базы данных RU 2024623421, 06.08.2024. Заявка № 2024622949 от 09.07.2024.
- Квавадзе Э.Ш. Дождевые черви (*Lumbricidae*) Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 283 с.
- Нарыкова А.Н., Плотникова А.С. Подготовка предикторов для моделирования климаторегулирующих экосистемных услуг лесов на региональном уровне с помощью Google Earth Engine // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН. М.: ЦЭПЛ РАН, 2022. С. 182-184.
- Плотникова А.С., Хамедов В.А., Архипцева Е.А., Подольская Е.С., Нарыкова А.Н., Алексеев А.Б. Обзор российских геоинформационных сервисов природоохранной тематики на основе открытого программного обеспечения // Геоинформатика. 2024. № 4. С. 4–20. <https://doi.org/10.47148/1609-364X-2024-4-4-20>.
- Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. «Население дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) бассейна среднего течения реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ, буферная зона Кавказского Заповедника) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 5. С. 485–503.

МОДЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОПАДА ПРИ ЗАРАСТАНИИ ПАШНИ ЛЕСОМ

Припутина И.В.¹, Фролов П.В.¹, Шанин В.Н.^{1,2}, И.Н. Курганова¹

¹ИФХиБПП РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Россия

priputina@pbcras.ru, frolov@pbcras.ru, shanin@pbcras.ru, ikurg@mail.ru

²ЦЭПЛ РАН, Москва, Россия

Аннотация: Обсуждаются особенности динамики поступления растительного опада при разных вариантах постагрогенных зарастаний пашни лесом. Для моделирования пространственной неоднородности распределения опада использована система имитационных моделей EFIMOD3. Результаты вычислительных экспериментов отражают различия в динамике поступления опада между зарастаниями сосной и березой и в зависимости от размещения деревьев, что следует учитывать в прогнозных оценках нетто-поглощения углерода на залежных землях.

1. ВВЕДЕНИЕ

Имитационное моделирование динамики растительных сообществ и биогенного круговорота углерода при постагрогенном зарастании пашни лесом – новое приложение недавно разработанной системы моделей EFIMOD3 (Шанин и др., 2022). Актуальность исследований связана с интересом к залежным и зарастающим лесом землям с позиций связывания CO₂ и стока углерода.

Цель работы – оценить методами имитационного моделирования влияние разнообразия начальной пространственно-видовой структуры древостоев, формирующихся на бывшей пашне, на компоненты углеродного баланса лесных территорий.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модельные оценки выполнены на примере залежных участков опытно-полевой станции (ОПС) ИФХиБПП РАН на серой лесной почве в подзоне широколиственных лесов (юг Московской области). Динамика поступления растительного опада при постагрогенном зарастании пашни лесом рассмотрена на примере типичных для центра Европейской России вариантов зарастаний: с доминированием сосны (*Pinus sylvestries*) или березы (*Betula* spp.) и с разным начальным расположением деревьев (случайным, групповым или по градиенту).

Для моделирования пространственного распределения фракций опада древостоев (листвы/хвои, ветвей, тонких и скелетных корней) использована система имитационных моделей EFIMOD3, которая позволяет моделировать биогенный круговорот и динамику органического вещества в лесных экосистемах с учетом пространственной структуры растительных сообществ и неоднородности почвенных условий. Валидация EFIMOD3 для территории ОПС проведена ранее по данным полевых измерений запасов почвенного органического вещества и дыхания почв на участках разного возраста зарастаний (Припутина и др., 2024). Поступление опада трав оценивалось по данным исследований лугово-залежных сукцессий на ОПС (Курганова и др., 2007).

Рассмотрено 6 сценариев пространственно-видовой структуры древостоев: с доминированием *Betula* spp. или *Pinus sylvestries* и вариантами начального размещения деревьев – случайное, групповое или градиентное. Доминирование березы или сосны в составе древесного яруса определяло в модельных экспериментах разные скорости их роста, продукции фитомассы и фракций опавов, различия C:N в хвойно-листовом опаде и разную динамику его поступления в течение года. Расположение деревьев на имитационной решетке при равной начальной численности (5000 шт. га⁻¹) вело к различиям площади перекрытия крон и корневых систем соседних деревьев, что определяло конкуренцию между ними за свет и почвенное питание и, одновременно, распределение опада.

Расчеты выполнялись на имитационной решетке условного размера 25x25 м для временного отрезка 50 лет. Рост древостоя имитировался, начиная с возраста 5 лет, что соответствует завершению начальной (бурьянной) стадии залежных сукцессий, когда высота трав и подроста деревьев примерно сопоставимы (Ковалева, Собачкин, 2023). Снижение массы опада трав по мере роста деревьев рассчитывалось как зависимость от сомкнутости крон и условий освещенности под пологом. В расчетах использованы реальные данные о среднемесячных значениях температуры воздуха и количества осадков в Южном Подмоскowie за период 1970-2020-х гг.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модельная динамика поступления в почву легкоразлагаемых фракций опада, составляющих его основную массу на начальных стадиях формирования лесных экосистем, показана на рисунке 1. Полученные оценки свидетельствуют о заметных различиях в количестве и соотношении фракций опадов между березовыми и сосновыми древостоями. Согласно расчетам, в первые 20-25 лет поверхностный и корневой опад, формируемый березой, в 2-3 раза превышает опад в сосняках того же возраста. Сопоставимые количества опада в березовых и сосновых древостоях образуются, начиная с возраста 35-40 лет. Доля трав в ежегодных опадах снижается по мере роста поступления опада древостоев. Резкое сокращение фитомассы напочвенного покрова в результате смыкания древесного полога показано для березняков, но уже в 30-летнем возрасте в березовых древостоях наблюдается некоторое увеличение опада трав, что в рамках используемого алгоритма, может объясняться улучшением условий освещения под пологом древесного яруса за счет его самоизреживания.

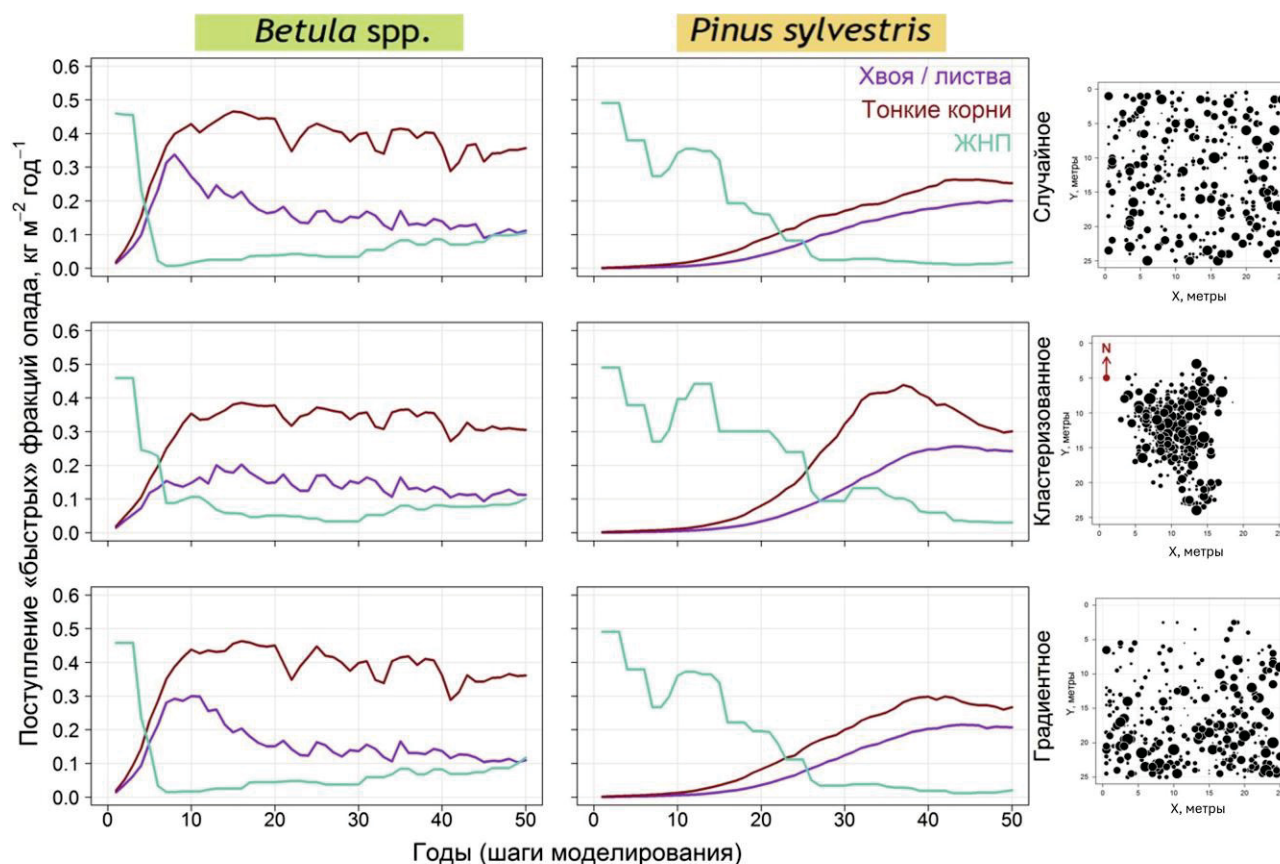


Рисунок 1 – Динамика поступления разных фракций опада в зависимости от пространственно-видовой структуры древостоев, формирующихся на залежных участках

Влияние пространственной структуры на результирующие оценки более заметно в сосновых древостоях, для которых модель показывает формирование максимальных опадов при групповом (кластеризованном) размещении деревьев. Для аналогичного размещения березы модель, напротив, показывает пониженные количества опадов в сравнении с вариантами случайного и градиентного размещения.

Анализ результатов моделирования выявил необходимость дополнительной параметризации в EFIMOD3 начальных стадий роста сосны и березы для условий открытых пространств и доступности элементов питания на бывших пашнях. Качество полученных оценок может быть улучшено за счет данных зависимости динамики фитомассы и флуктуаций видового состава лугово-травяных сообществ от погодных условий конкретных лет.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИФХиБПП РАН – ФИЦ ПНЦБИ РАН, регистрационный номер – 122040500037-6.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалева Н.М., Собачкин Р.Р. Восстановление растительности на залежах в лесостепи Красноярского края // Лесоведение. 2023. № 5. С. 502-512.
- Курганова И.Н., Ермолаев А.М., Лопес де Гереню В.О. и др. Баланс углерода в почвах залежей Подмосковья // Почвоведение. 2007. № 1. С. 60-68.
- Припутина И.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., Курганова И.Н., Фролова Г.Г., Быховец С.С. Моделирование динамики запасов углерода в почвах под луговой и лесной растительностью / Биогенный и абиогенный циклы углерода во времени и в пространстве и масштабы воздействия на них антропогенных факторов. Тезисы докладов Всероссийской конференции памяти Г.А. Заварзина., Москва, 21-22 мая 2024 г. Электронное издание: Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 2024. С. 69-71.
- 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.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ПАРАМЕТРОВ ПОРЯДКА КЛИМАТА, ОТРАЖЕНИЯ И РЕЛЬЕФА

Пузаченко М.Ю.

Институт географии РАН, Москва, Россия

puzak@bk.ru

Аннотация: В исследовании демонстрируется подход к комплексному физико-географическому макрорегиональному районированию на основе количественных регулярных пространственно-временных данных с разрешением 1 км для территории центра и юга Восточно-Европейской равнины без включения горных систем. Проведенный анализ показал принципиальную возможность выделения физико-географических единиц регионального уровня на основе последовательного снижения размерности характеристик ландшафтных компонентов.

В исследовании демонстрируется подход к комплексному физико-географическому макрорегиональному районированию на основе количественных регулярных пространственно-временных данных с разрешением 1 км для территории центра и юга Восточно-Европейской равнины без включения горных систем.

Использованные данные: 1) климатические среднемесячные характеристики с 1980 по 2023 годы (солнечная радиация, осадки, минимальная и максимальная температуры, давление и дефицит водяного пара, индекс сухости Палмера и скорость ветра); 2) цифровая модель рельефа и её характеристики для различных иерархических уровней рельефа (GTOPO); 3) ДДЗ спутников Модис с 2000 по 2023 годы, скомпилированные в безоблачные мозаики из семи основных каналов съемки за четыре периода измерений (май, июнь, июль, август) в год. На основе последовательного обобщения данных методом главных компонент выделены параметры порядка (инварианты) для климата, рельефа и отражения, соответственно (Сочава, 1978, Хакен, 2001, Пузаченко, 2010, Байбар, Пузаченко и др, 2023). На их основе построена дихотомическая классификация, для пятого уровня которой, путём обобщения близких по содержанию классов, выделено 19 классов, соответствующих рангу ландшафтных провинций (рисунок 1), так как совмещается зональная и секторальная дифференциация территории.

Проверка качества полученной классификации пошаговым дискриминантным анализом показала, что выделенные классы достоверно различаются в 89% случаев при использовании параметров порядка для всех компонентов. При этом климатические параметры порядка отдельно описывают 85% принадлежности точек к выделенным классам, параметры порядка ДДЗ – 59% и параметры порядка рельефа – 30%. Таким образом, получено, что на макрорегиональном уровне основной вклад в разделение классов вносит климат, а растительность, и, в первую очередь, рельеф отражаются через климатические характеристики, практически не имея вклада в разделение классов. Основными характеристиками климата, отвечающими за дискриминацию классов, являются количество осадков, солнечная радиация и температура. Для ДДЗ - соотношение отражения ближнего и средних инфракрасных каналов весной и летом и общая яркость всех каналов в течении года.

Проведенный анализ показал принципиальную возможность выделения физико-географических единиц регионального уровня на основе последовательного снижения размерности характеристик ландшафтных компонентов. Получено, что для средней и южной частей Восточно-Европейской равнины ведущим компонентом при комплексном физико-географическом макрорегиональном районировании является климат и, в первую очередь, степень увлажнения территории. Характеристики растительного покрова и рельефа,

фактически, уже отражены в климатических данных, что делает их собственный вклад в районирование минимальным.

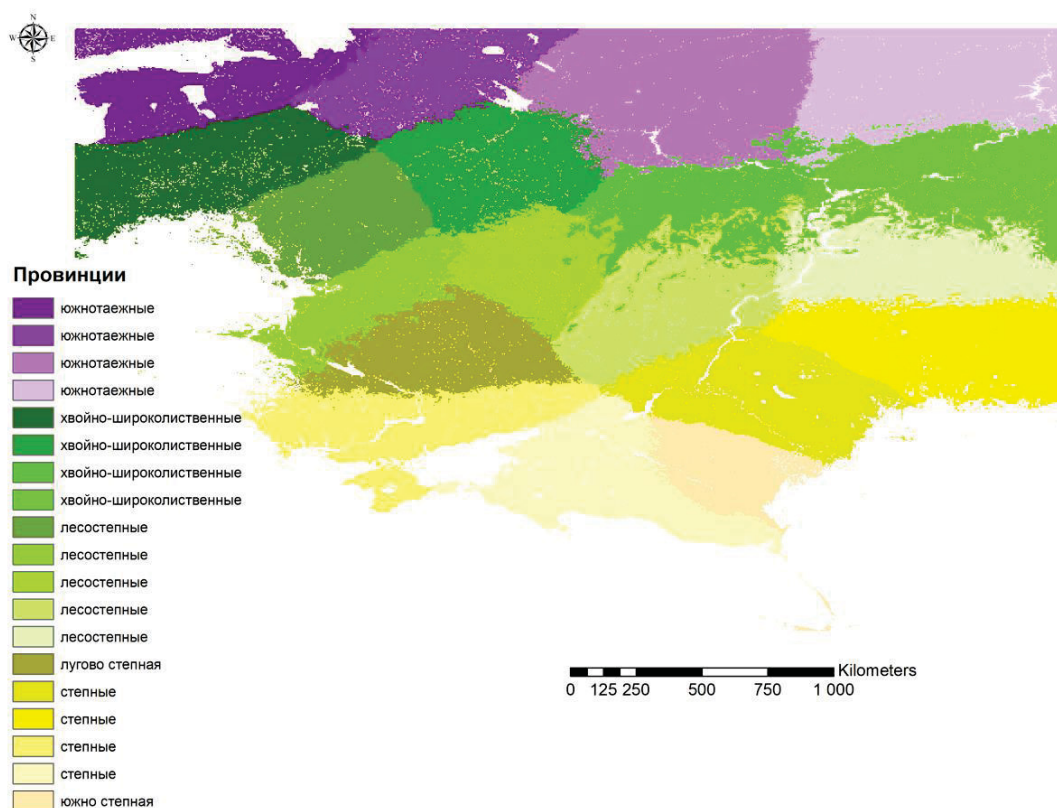


Рисунок 1 – Физико-географические провинции центра и юга Восточно-Европейской равнины, выделенные на основе последовательного снижения размерности характеристик ландшафтных компонентов

ЛИТЕРАТУРА

- Байбар А.С., Пузаченко М.Ю., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н. Картографирование растительного покрова на основе многомерного анализа мультиспектральных данных дистанционного зондирования и цифровой модели рельефа // Картографирование биоты: традиции и актуальные вопросы развития: Материалы Международной научной конференции, посвященной 85-летию со дня рождения А.В. Белова и В.Ф. Лямкина, Иркутск, 10–12 октября 2023 года / Под редакцией В.М. Плюснина, И.Н. Владимирова. – Иркутск: Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2023. С. 9-12.
- Пузаченко, Ю. Г. Инварианты динамической геосистемы // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2010. № 5. С. 6-16.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах (рецензия) // Исаченко А.Г. Известия Всесоюзного географического общества. Новосибирск, 1978. С. 459-463.
- Хакен Г. Принципы работы головного мозга: Синергетический подход к активности мозга, поведению и когнитивной деятельности. М.: Издательство "Пер Сэ", 2001. 353 с.

СПЕЦИФИКА ПОДГОТОВКИ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ УЧЁТОВ КАРТИРОВАНИЯ ПТИЦ ДЛЯ ПУБЛИКАЦИИ В GBIF

Романов М.С.¹, Иванова Н.В.²

*Институт математических проблем биологии Российской академии наук – филиал
Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*

¹romanov.eagle@gmail.com

²natalya.dryomys@gmail.com

Аннотация: В рамках подготовки к публикации в GBIF выполнена комплексная обработка семи орнитологических массивов данных, собранных в семи регионах Российской Федерации в 1990–2021 гг. Проведена нормализация структуры данных, стандартизация таксономии, поиск и исправление ошибок, расчёт географических координат и конвертация данных в формат Darwin Core.

1. ВВЕДЕНИЕ

В современную эпоху глобализации всё более интенсивно идёт процесс объединения информации, накопленной в предыдущие периоды. Созданы и активно развиваются порталы, аккумулирующие данные из разных источников и предоставляющие к ним открытый доступ. В области биоразнообразия крупнейшим таким репозиторием является Global Biodiversity Information Facility (GBIF, gbif.org). Нашей задачей была подготовка серии из семи наборов орнитологических данных к публикации через портал GBIF. Эта несложная, казалось бы, задача переросла в многоэтапную и интересную работу, результатами которой представлены в докладе.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Полевые данные о населении птиц были собраны С.Е. Черенковым – сотрудником ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН – с 1990 по 2021 г. в семи различных регионах Российской Федерации, от Московской области до Байкала и Кавказа. Данные были собраны в гнездовое время методом территориального картирования (territorial mapping) (Приедниекс и др., 1986; Tomiałojć, 1980; Verner, 1985). Были заложены трансекты длиной $\approx 2\text{--}3$ км, размеченные пикетами (учётными точками) через каждые 25 м. На каждом пикете учётчик в течение 5 минут картировал птиц, обнаруженных визуально и по голосу, в радиусе 100 м. Точки регистраций наносили на схему из миллиметровой бумаги. В течение гнездового сезона учёты многократно повторялись: на каждой трансекте за один полевой сезон удавалось выполнить порядка 10–15 полных учётов.

Всего было пройдено 4545 км учётов, зарегистрировано более 46 тысяч встреч 98 видов птиц. Результаты своей работы автор оформил в виде набора из семи баз данных MS Access (каждая база соответствует одной трансекте). Результаты анализа собранного материала были опубликованы в серии статей (Черенков, 2018, 2019, 2020; Черенков, Рогуленко, 2022), но первичные полевые данные до настоящего времени не были доступны мировому научному сообществу, хотя они имеют огромный потенциал для повторного использования.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Наша деятельность включала четыре основных направления: 1) реорганизация имеющихся баз данных, 2) выявление и исправление ошибок, 3) генерирование новой информации, 4) извлечение данных и их представление согласно международному стандарту для обмена данными о биоразнообразии Darwin Core (Wieczorek et al., 2012).

Вначале был проведен анализ имеющей структуры данных и выполнена её нормализация: стандартизированы первичные и внешние ключевые поля, в ряде случаев изменена структура таблиц, установлены связи между таблицами. Затем в базы данных добавили новую информацию, которая ранее хранилась отдельно (таблицы Pickets, Database). Далее списки видов были стандартизированы с помощью специального инструмента GBIF, «Species matching», который сопоставляет исходный список с таксономическим справочником GBIF Backbone, позволяет внести исправления и уточнения и получить стандартизированный список, дополненный новой информацией, такой как указание ранга таксона, названия высших таксонов, полные научные названия. В результате получилась иерархическая структура из 15 таблиц (2 из них повторяются дважды), включая 4 основные (Registr, Uchet, Move, Sovm) и набор вспомогательных, в т. ч. справочных (рисунок 1).

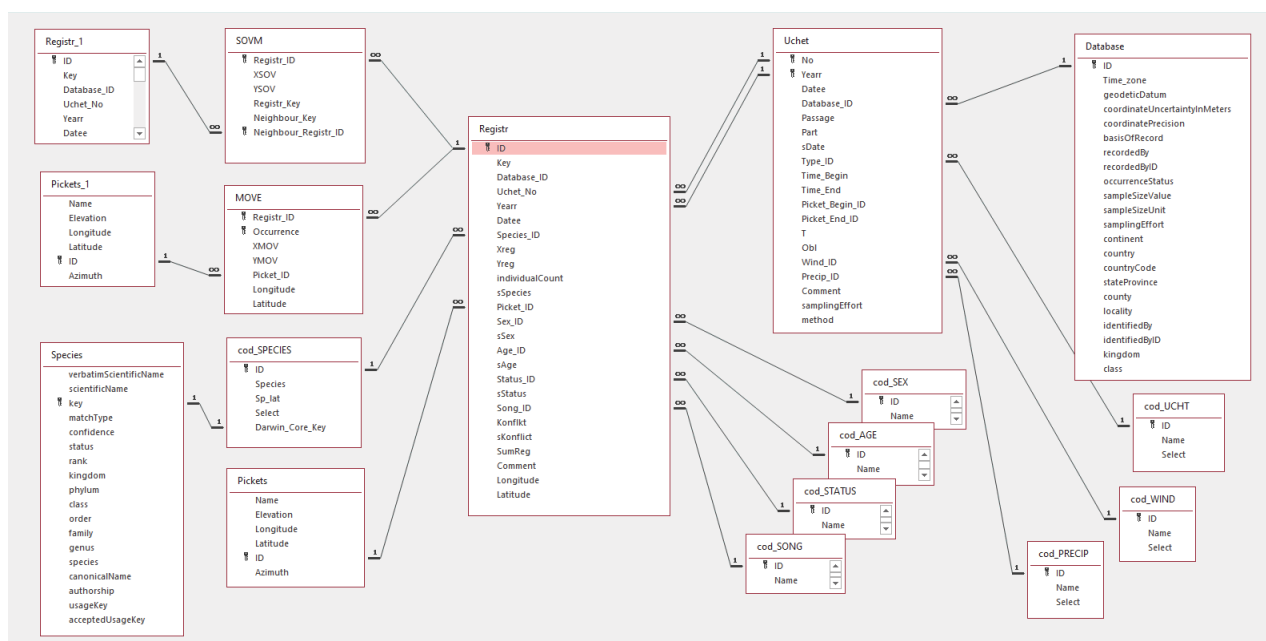


Рисунок 1 – Структура базы данных

Уже на предыдущем этапе было обнаружено и исправлено некоторое количество ошибок, связанных с нарушением целостности данных. Также мы составили ряд специальных SQL запросов, выявляющих нереалистичные данные. В частности, перемещения особей более чем на 200 м и совместные регистрации на расстоянии более 200 м направлялись автору на ручную проверку.

На следующем этапе были рассчитаны географические координаты для каждой регистрации и точки перемещения особей. В исходных базах информация о местоположении хранилась в виде относительных координат: x – позиция вдоль длины трансекты, y – положение влево-вправо относительно оси трансекты. Географические координаты для каждой регистрации рассчитывали относительно ближайшего пикета (чьи координаты были определены с помощью навигатора GPS) с учётом азимута трансекты. Для этого был написан скрипт на языке R, использующий библиотеку *geosphere*, учитывающую кривизну Земли.

На последнем этапе выполняли денормализацию данных и их вывод в виде единой таблицы в формате Darwin Core. Если при этом в оригинальных базах данных основной единицей являлась регистрация особи или группы особей, а локации её перемещений хранились в связанной таблице Move, то в генерируемой таблице Darwin Core каждая запись соответствовала единичной встрече птицы (occurrence). Для этого в таблице Move, изначально не имевшей первичного ключа, был создан составной ключ (Registr_ID, Occurrence), на основе которого сгенерирован уникальный идентификатор встреч (dwc:

occurrenceID), состоящий из двух частей (ID регистрации, номер встречи), разделённых дефисом (например, 5432-2). Для публикации данных через GBIF использовали «ядро» Occurrence. Для вывода данных был составлен сложный SQL-запрос, «упаковывающий» данные из множества разных таблиц в их общую таблицу. Запрос содержит 10 соединений таблиц (JOIN), два вложенных подзапроса, набор форматирующих функций (If, Nz, Format, Concatfield) и выдаёт на выходе таблицу из 47 полей.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему моменту опубликовано четыре набора данных (Cherenkov et al., 2024, 2025a, 2025b, 2025c), ведётся работа над остальными тремя наборами.

ЛИТЕРАТУРА

- Приедниекс Я., Курессо А., Курлавичюс П. Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. Рига: Зинатис, 1986. 63с.
- Черенков С.Е. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц темнохвойного леса северного склона хребта Хамар-Дабан // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1616. С. 2503–2524.
- Черенков С.Е. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц низкогорных лесов нижнего течения р. Семы (Республика Горный Алтай) // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1742. С. 1089–1129.
- Черенков С.Е. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц спелых елово-широколиственных лесов заповедника «Кологривский Лес» (Костромская область) // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. № 1978. С. 4435–4459.
- Черенков С.Е., Рогуленко А.В. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц широколиственных и елово-широколиственных лесов национального парка «Угра» (Калужская область) // Русский орнитологический журнал. 2022. Т. 31. № 2188. С. 2119–2160.
- Cherenkov S., Romanov M., Ivanova N. 2024. Data on the locations and behavior of breeding birds obtained by mapping (registrations made during census visits) along a fixed route (permanent transect) in temperate old-growth broad-leaved and mixed spruce-deciduous forests in the Kaluga Region (Ugra National Park). Version 1.3. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/k5p8ye> (accessed via GBIF.org on 2025-04-19).
- Cherenkov S., Romanov M., Ivanova N. 2025a. Data on the locations and behavior of breeding birds obtained by mapping (registrations made during census visits) along a fixed route (permanent transect) in low-elevation dark coniferous forests of the northern slope of the Khamar-Daban Ridge (Baikal State Nature Biosphere Reserve). A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/tjfhgc> (accessed via GBIF.org on 2025-04-19).
- Cherenkov S., Romanov M., Ivanova N. 2025b. Data on the locations and behavior of breeding birds obtained by mapping (registrations made during census visits) along a fixed route (permanent transect) in low-elevation pine-birch forests of the Altai Mountains (Altai Republic, Russia). Version 1.1. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/N983e8> (accessed via GBIF.org on 2025-04-19).
- Cherenkov S., Romanov M., Ivanova N., Shashkov M. P. 2025c. Data on the locations and behavior of breeding birds obtained by mapping (registrations made during census visits) along a fixed route (permanent transect) in old-growth hemiboreal forests (Russia, Kostroma region, Kologriv district). Version 1.1. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/erj8mh> (accessed via GBIF.org on 2025-04-19).
- Tomiałojć L. The combined version of the mapping method // Bird Census Work and Nature Conservation. Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work. Göttingen: 1980. P. 92–106.
- Verner J. Assessment of counting techniques // Current Ornithology. Vol. 2. 1985. New York and London: Plenum Press. P. 247–302.
- Wieczorek J., Bloom D., Guralnick R., Blum S., Döring M, et al. Darwin Core: An Evolving Community-Developed Biodiversity Data Standard // PLoS ONE. 2012. V. 7. № 1. e29715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029715>

ОЦЕНКА РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТИ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РФ ПУНКТАМИ НАБЛЮДЕНИЙ СЕТИ ЭКОЛОГО-КЛИМАТИЧЕСКИХ СТАНЦИЙ RUFLUX

Сандлерский Р.Б.¹, Деркачева А.А.¹, Котлов И.П.^{1,2}, Зигангирова Р.А.¹

¹Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия
rsandlerskiy@hse.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
ikotlov@sev-in.ru

Аннотация: На основе машинного обучения (random forest) оценена репрезентативность сети существующих и утвержденных к размещению 28 эколого-климатических станций РФ в разрезе параметров, характеризующих климатические, почвенные и топографические условия, валовую первичную продуктивность экосистем и эвапотранспирацию.

1. ВВЕДЕНИЕ

Эколого-климатические станции (ЭКС) сети FluxNet являются одним из ключевых инструментов мониторинга параметров энерго-массообмена между различными компонентами экосистем в мире. Несмотря на огромную площадь, территория РФ охвачена наблюдениями ЭКС очень слабо: в настоящее время в сеть RuFlux (<https://ruflux.net/>) входят 22 станции (Куричева и др., 2023), характеризующие преимущественно бореальные леса и болота. Измерения ЭКС, основанные на методе турбулентных пульсаций, характеризуют ограниченную область пространства в рамках их футпринтов с радиусом в первые сотни метров и, соответственно, в региональном масштабе являются точечными. При моделировании энерго- и массообмена, особенно с использованием данных дистанционного зондирования (ДДЗ), типичность и репрезентативность локальных измерений становится ключевым вопросом. В настоящем сообщении оценивалась репрезентативность сети ЭКС для территории РФ как процент охвата существующего многообразия природных условий, условиями, имеющимися в пунктах наблюдений на основе открытых гридированных данных, характеризующих рельеф, климат и почвы, а также данных о валовой первичной продуктивности (GPP) и эвапотранспирации, полученных на основе ДДЗ.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе используются координаты 28 ЭКС на территории РФ, 22 из которых функционируют, а остальные либо имеют длительные уже завершённые ряды наблюдений, либо запланированы к открытию в ближайшее время. Исследование опирается на методологию, предложенную в работе, посвящённой репрезентативности пунктов FLUXNET в Латинской Америке С. Виллареалем и Р. Варгасом (Villarreal, Vargas, 2021), что обеспечивает сравнимость результатов. Для оценки использована классифицирующая модель на основе алгоритма random forest (случайный лес). Модель оценивает сходство условий среды в выбранной точке пространства с условиями среды в местах расположения ЭКС и, при их высоком сходстве, данная точка может считаться представленной в пуле ведущихся измерений. Для расширения размера обучающей выборки использовался пиксель, в который ЭКС попадает непосредственно, и 4-х смежных с ним. Входными переменными являются растровые датасеты (гриды) условий среды. Проверяются два сценария: 1. yes/no station – принадлежность к пикселям станции ЭКС кодируется как “yes”, специальным образом выбранные точки псевдо-отсутствий кодируются как “no”; 2. stID (station identificatory) номер станции является кодом принадлежности к ней, точки псевдо-отсутствия не требуются. На основе датасетов создаются необходимые маски псевдо-отсутствия (в случае stID сценария это не требуется), а так же обучающая выборка ЭКС. Для обучаемых моделей принадлежности к ЭКС или к псевдо-отсутствию рассчитываются метрики качества, значимости переменных и

матрицы несоответствия. Обученная модель, применяемая к датасетам условий среды, реализуется как независимая классификация для каждого пикселя. Результатом классификации являются карты принадлежности к одному из двух классов и вероятности этой принадлежности. Модель реализована с использованием функции Random Forest Classifier библиотеки Scikit-learn в Python и использует в своей работе 200 деревьев (подобрано экспериментально при известном и постоянном размере обучающей выборки). Остальной набор параметров, доступных для настройки, подобран в соответствии с общими рекомендациями авторов библиотеки для классификационных задач моделирования (Schmitt et al., 2017).

При моделировании в качестве входящих переменных, характеризующих условия среды использовались:

1) Климатические гриды BioClim из модели WorldClim 2.0 (<https://www.worldclim.org/>). Это 19 ключевых переменных, описывающих внутригодовые типичные и экстремальные температуры и количество осадков, а также их сезонность.

2) Топографические условия среды: абсолютная высота над уровнем моря (MeritDEM), уклон поверхности, мультимасштабный индекс топографического положения TPI и индекс солнечной радиации на дату летнего солнцестояния (Arnold, Rees, 2009).

3) Почвенные условия представлены характеристиками SoilGrid (<https://soilgrids.org/>): содержание углерода, общего азота и влагоудерживающей способности почвы при трех уровнях водного давления для трех верхних глубинных горизонтов: 0-5 см, 5-15 см, и 15-30 см.

4) Комбинация свойств климата, топографии и почвенных характеристик, обобщенная методом главных компонент (PCA) в виде 10 факторов, описывающих 90% разнообразия исходных данных.

5) Эвапотранспирация (ET) рассчитанная на основе мультиспектральной спутниковой съемки MODIS – продукт MOD16A2 V. 6 и валовая первичная продуктивность (GPP) – продукт MOD17A2H V. 6. Для каждого параметра рассчитывались многолетние (2011 – 2021) помесечные среднее и среднее квадратическое отклонение, для 8 месяцев вегетационного периода с марта по октябрь.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно расчетам, сеть из 28 станций характеризует климатические условия только для 23% территории России, почвенные условия для 13%, продуктивность экосистем для 35% и эвапотранспирацию для 13%. При этом география размещения станций, а именно равнинные условия и общая смещенность на север, приводят к слабой представленности горных и южных условий. Полученные результаты могут быть полезны для обоснованного планирования расширения сети, а также для оптимизации размещения новых станций.

ЛИТЕРАТУРА

- Куричева О.А., Авилов В.К., Варлагин А.В., и др. Мониторинг экосистемных потоков парниковых газов на территории России: сеть RuFlux // Изв. РАН. Сер. геогр. 2023;87(4). С. 512–535
- Сайт российской сети экологических наблюдений. URL: <https://ruflux.net/> (дата обращения 10.03.2025).
- Arnold N., Rees G.; Effects of digital elevation model spatial resolution on distributed calculations of solar radiation loading on a High Arctic glacier // J. Glaciol. 2009. 55,. P. 973–984.
- Poggio L., De Sousa L.M., Batjes N.H., Heuvelink G.B., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D., SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. Soil 2021. 7., P. 217–240
- Schmitt S., Pouteau R., Justeau D., De Boissieu F., Birnbaum P., SSDM: An R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models // Methods Ecol. Evol. 2017. 8, P. 1795–1803
- SoilGrid. URL. <https://soilgrids.org/> (дата обращения 10.03.2025)
- Villarreal S., Vargas R. Representativeness of FLUXNET Sites Across Latin America // J. Geophys. Res. Biogeosciences 2021.126 (3).
- WorldClim 2.0. URL. <https://www.worldclim.org/> (дата обращения 10.03.2025).

КАК ОЦЕНИТЬ ВЛИЯНИЕ ЗАКОНОМЕРНО МЕНЯЮЩИХСЯ ВО ВРЕМЕНИ ФАКТОРОВ НА ДЫХАНИЕ ПОЧВЫ ПРИ АНАЛИЗЕ МНОГОЛЕТНИХ РЯДОВ НАБЛЮДЕНИЙ? НОРМАЛИЗАЦИЯ ДАННЫХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
ivan.a.smorkalov@gmail.com

Аннотация: Для оценки влияния снижения выбросов медеплавильных предприятий на дыхание почвы в градиенте загрязнения предложен подход к нормализации данных с использованием алгоритма Random forest. Определены «стандартные» величины температуры и влажности почвы. Показано, что нормализация данных позволяет избежать ошибочных выводов о скорости восстановления дыхания почвы.

1. ВВЕДЕНИЕ

Дыхание почвы сильно зависит от ее температуры и влажности в момент измерения, поэтому прямое сравнение данных, полученных не одновременно на отдаленных друг от друга участках, затруднительно. При использовании камерных методов измерения остроту проблемы частично можно уменьшить за счет увеличения количества пространственных повторностей и при минимизации разницы по времени измерений между участками. Однако это не помогает при анализе многолетних рядов наблюдений, если необходимо оценить влияние на дыхание почвы фактора, который закономерно меняется во времени, например, снижается или увеличивается из года в год. Мы столкнулись с этой проблемой, когда на основе анализа многолетних рядов данных попытались ответить на вопрос, происходит ли восстановление дыхания почвы после почти полного прекращения промышленных выбросов от крупного точечного источника загрязнения. Температура и влажность почвы значительно различаются между годами, причем эти изменения могут происходить не синхронно на загрязненных и фоновых участках. Из-за этого прямое сравнение уровня эмиссии в периоды высоких и низких выбросов не дает однозначного ответа. Дело в том, что уменьшение различий между загрязненными и фоновыми участками в периоды сниженных выбросов может быть связано не с уменьшением выбросов, а с более благоприятными условиями температуры и влажности в это время.

Необходима процедура нормализации дыхания почвы, т.е. пересчета реальных значений эмиссии в такие, которые бы наблюдались при неких «стандартных» значениях температуры и влажности почвы одинаковых для всех участков градиента и всех лет. Тогда нормализованные по температуре и влажности значения дыхания почвы можно использовать для прямого сравнения разных периодов. Идеология этого подхода близка к расчету величины отклика в ковариационном анализе для определенных (например, средних) значений ковариат. Процедуру нормализации можно реализовать с помощью разных подходов, в том числе с помощью математического моделирования.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили многолетние данные по эмиссии углекислого газа с поверхности почвы, измеренной камерным методом, в лесах в двух районах с сильным атмосферным загрязнением (сернистый ангидрид и тяжелые металлы) – вблизи Среднеуральского (г. Ревда) и Карабашского (г. Карабаш) медеплавильных заводов. После 2010 г. оба завода кардинально сократили выбросы. В каждом из районов было выбрано по 10 участков, удаленных от предприятия на расстоянии от 1 до 33 км; на каждом участке было заложено по три постоянные пробные площади размером 25×25 м. На каждой пробной

площади за один раунд проводили 5–15 измерений дыхания почвы. Работы проводили по одному раунду в середине вегетационных сезонов 2010, 2011, 2012, 2013, 2018, 2023 и 2024 гг., а также осенью 2011, 2012, 2013 и 2018 гг. Всего было выполнено 4750 измерений дыхания на 60 пробных площадях. Анализ данных проведен в среде R. Статистической единицей во всех случаях было среднее значение дыхания почвы на пробную площадь, т.е. среднее значение по 5–15 измерениям.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

На первом этапе сравнили стандартные регрессионные модели (линейные, степенные, экспоненциальные) и модель Random Forest. В качестве предикторов использовали температуру почвы, влажность почвы и десятичный логарифм концентрации меди (кислоторастворимая форма) в лесной подстилке (для случайного леса также добавили год). Лучшая (по состоятельному информационному критерию Акаике) стандартная модель ($R^2=0.52$, $MSE=3.3$) значительно уступала модели, полученной с помощью алгоритма Random Forest ($R^2=0.95$, $MSE=0.54$). На основании этого далее использовали алгоритм Random Forest.

С помощью полученной модели рассчитали значения дыхания почвы на конкретном участке при температуре почвы в диапазоне 5–25 °C с шагом в 1 °C и объемной влажности почвы в диапазоне 0.1–0.9 м³/м³ с шагом в 0.05 м³/м³. Для оценки величины эффекта (т.е. различий между загрязненными и фоновыми участками) использовали логарифм отношения откликов (Response Ratio, logRR).

В качестве «стандартных» выбрали температуру почвы 15 °C и влажность 0.4 м³/м³. При этих значениях, во-первых, разница между фоновыми и загрязненными участками была наиболее выраженной, а во-вторых, абсолютные значения дыхания были близки к максимальным. Отношение откликов при таких «стандартных» условиях между загрязненными и фоновыми участками во все годы было отрицательным (т.е. загрязнение снижало дыхание), а различия между годами были статистически незначимы. Другими словами, по нормализованным значениям не было выявлено восстановления дыхания почвы после сокращения выбросов рассматриваемых медеплавильных заводов. Интересно, что при использовании исходных, т.е. ненормализованных, значений эмиссии наблюдалась тенденция положительной динамики logRR во времени, что можно было бы ошибочно интерпретировать как начало восстановления дыхания после сокращения выбросов. Это демонстрирует перспективность предлагаемого подхода нормализации дыхания почвы для оценки процессов восстановления нарушенных экосистем.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант № 25-24-00308).

УМЕЕТ ЛИ РАСТЕНИЕ ОПТИМИЗИРОВАТЬ?

Соколов А.В.¹, Болондинский В.К.²

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

²Институт Леса КарНЦ РАН, Петрозаводск
bolond@yandex.ru

Аннотация: В работе используется динамическая модель газообмена (транспирации и фотосинтеза) сосны, построенная на основе экспериментальных данных. Исследуется вопрос о том, насколько хорошо модель описывает адаптационные (оптимизационные) механизмы и насколько можно их «улучшить»? Рассматривается устьичная регуляция. Решается задача о таком перераспределении испаряемой воды, чтобы при том же количестве влаги получить больше продукции фотосинтеза.

ВВЕДЕНИЕ

Растения обладают способностью оптимизировать свои физиологические процессы, чтобы максимально эффективно использовать доступные ресурсы (свет, воду, питательные вещества) в различных условиях окружающей среды (Sunil et al., 2013). Такая оптимизация происходит через эволюционные механизмы, ее можно рассматривать как биологическую форму оптимизации. В данной работе используется динамическая модель газообмена (транспирации и фотосинтеза) сосны, построенная на основе экспериментальных данных. Исследуется вопрос о том, насколько хорошо модель описывает адаптационные (оптимизационные) механизмы и насколько можно их «улучшить»?

1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Для моделирования газообмена сосны обыкновенной использовались длительные (с 20 июня по 23 июля) вые ряды значений H_2O - и CO_2 -газообмена и факторов внешней среды (солнечная радиация, температура и влажность). Сбор данных осуществлялся на базе полевого стационара Института леса КарНЦ РАН, расположенного в 50 км к северу от г. Петрозаводска (62°13' с.ш. и 34°10' в.д.). Данные использовались для построения математической модели газообмена сосны, описывающей транспирацию и фотосинтез (Соколов и др., 2024).

На основе построенной модели для всего исследуемого периода (34 дня) были посчитаны:

- полное количество испарённой воды $sum(E) = 57.57$ кг;
- полное количество поглощенного углекислого газа $sum(P) = 0.668$ кг.

Задача состоит в таком изменении функций, регулирующих работу устьиц, чтобы при том же количестве испаряемой воды получить больше продукции фотосинтеза.

Для этого будем варьировать функции, определяющие устьичную проводимость (G):

$$G = Gq(Q) Gwd(WD),$$

где $Gq(Q)$ – зависимость от солнечной радиации и $Gwd(WD)$ – зависимость от дефицита влаги в растении.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенной оптимизации получено новое значение для количества поглощенного углекислого газа $sum(P) = 0.677$ кг. Увеличение минимально, порядка 1.3 %.

На рисунке 1 приведены графики функций $Gq(Q)$ и $Gwd(WD)$, полученные в результате идентификации (калибровки) модели по экспериментальным (натурным) данным и в результате оптимизации функций блока транспирации при фиксированных функциях блока фотосинтеза. Зависимость от солнечной радиации (а) для обоих вариантов расчета представляет собой хорошо известную световую кривую. Графики совпадают удовлетворительно. Зависимости от водного дефицита (б) отличаются существенно. Однако, результат представляется приемлемым, если учесть, что основная рабочая область функций составляет от 2 до 7.

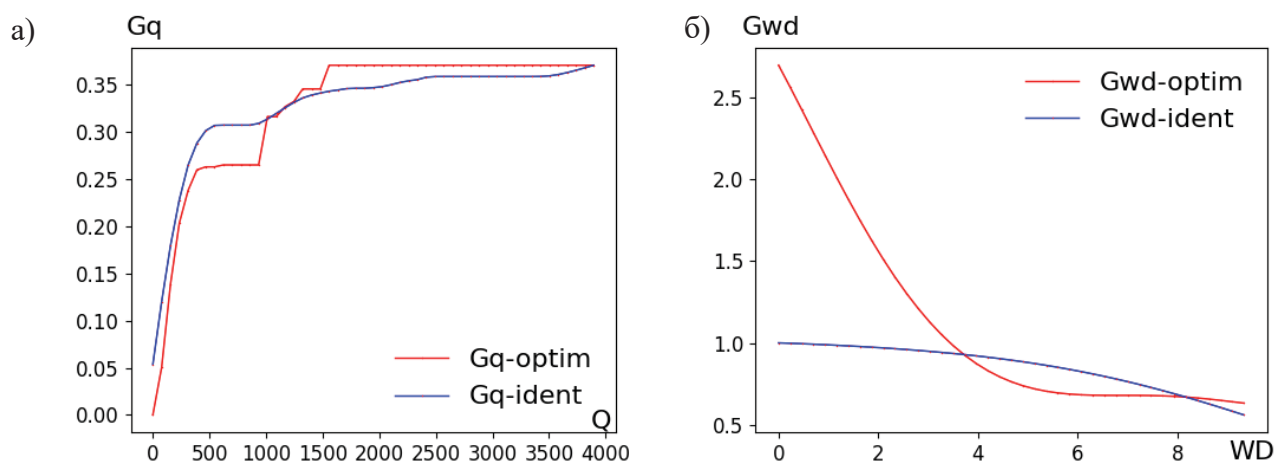


Рисунок 1 – Зависимости функций, определяющих устьичную проводимость сосны, от солнечной радиации Q ($\mu\text{моль фотонов м}^{-2} \text{с}^{-1}$) и дефицита воды WD (%): синие линии ($Gq-ident$ и $Gwd-ident$) – результаты идентификации, красные ($Gq-optim$ и $Gwd-optim$) – результаты оптимизации.

3. ВЫВОДЫ

Растение (сосна обыкновенная) хорошо адаптировано к меняющимся условиям окружающей среды. Дополнительная оптимизация функций, регулирующих водный баланс растения, приводит лишь к незначительному повышению продукции фотосинтеза.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в ИППИ РАН и КарНЦ РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Sunil, B., Talla, S.K., Aswani, V. et al. Optimization of photosynthesis by multiple metabolic pathways involving interorganelle interactions: resource sharing and ROS maintenance as the bases // *Photosynth Res.* 2013. V. 117. P. 61–71. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9889-z>
- Соколов А.В., Болондинский В.К., Молчанов А.Г. Оценка области применения математических моделей: Моделирование транспирации и фотосинтеза сосны обыкновенной в различных климатических условиях. Доклады Международной конференции “Математическая биология и биоинформатика”. Под ред. В.Д. Лахно. Том 10. Пущино: ИМПБ РАН, 2024. Статья № 50. URL: <https://www.impb.ru/icmbb/docs/2024/50.pdf>

СХЕМА РАСЧЕТА ПОСТУПЛЕНИЯ И ВЫНОСА УГЛЕРОДА И АЗОТА С БИОМАССОЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Суховеева О.Э.

Институт географии РАН, Москва, Россия

olgasukhoveeva@gmail.com

Аннотация: Определена масса корней, стерни, стеблей, листьев, мякины, зерна и содержание в них углерода и азота у озимой пшеницы, озимой ржи, яровой пшеницы, ячменя, овса, сои. Построены уравнения, позволяющие рассчитать массу корней и стерни по данным об урожайности. Рассчитаны вынос элементов с основной и побочной продукцией и привнесение в почву с послеуборочными остатками.

1. ВВЕДЕНИЕ

В сельском хозяйстве давно назрела необходимость разработать методологию для косвенного определения массы послеуборочных остатков и количества углерода (С) и азота (N), поступающих и отчуждаемых из агроэкосистем. Однако информация о содержании С и N в сельскохозяйственных культурах, выращиваемых на европейской территории России (ЕТР), недостаточно представлена в научных аналитических обзорах. Цель исследования – оценить поступление С и N в пахотные почвы и вынос из агроэкосистем в соответствии с их распределением по фракциям фитомассы культур, возделываемых на ЕТР.

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были озимая пшеница, яровая пшеница, озимая рожь, ячмень, овес и соя. Образцы отбирались в 2019-2024 гг. в хозяйствах Курской, Рязанской, Самарской, Московской, Кировской областей и Чувашской республики. Сборные образцы фитомассы объемом 40-70 растений разделялись на фракции (корни, стерня, стебли, листья, мякина, зерно, для сои дополнительно выделялась фракция черешков), в каждой из которых методом сухого сжигания определялось содержание С и N. Подробно методика описана ранее (Суховеева, 2022; Sukhoveeva, 2024).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание углерода в культурах, возделываемых на ЕТР, выше среднемирового, а содержание азота соответствует ему. Оценка соотношения фракций культур показывает низкую долю корней в общей фитомассе и послеуборочных остатках; и наоборот, доля зерна достаточно высока. Построенные уравнения показывают, что на каждую дополнительную тонну зерна прибавка массы корней составляет 36-56 кг, стерни – 58-121 кг (рисунок 1). Создан новый схематичный метод расчета выноса питательных элементов культурами и поступления их в почву с растительными остатками (рисунок 2). У зерновых культур послеуборочные остатки содержат 472-1111 кг С га⁻¹ и 9.4-17.5 кг N га⁻¹. Соя с остатками восполняет дефицит азота в почве на 13.9 кг N га⁻¹ и дополнительно с листьями на 118.5 кг N га⁻¹, поскольку в процессе созревания они опадают и в последующем заделываются в почву. Общая масса выносимых элементов в 2.5-5.5 раза больше.

4. ВЫВОДЫ

Разработанная для широкого географического региона схема позволяет косвенно количественно оценить вынос углерода и азота сельскохозяйственными культурами с основной и побочной продукцией и их поступление в пахотные почвы с послеуборочными остатками на основе данных по урожайности.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института географии РАН (FMWS-2024-0007) и важнейшего инновационного проекта государственного значения «Углерод в экосистемах: мониторинг» (№ 123030300031-6).

БЛАГОДАРНОСТИ

Анализ содержания углерода и азота в фитомассе проводился в Центре коллективного пользования Института географии РАН (2020-2021 гг.) и Центре коллективного пользования Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (2022-2024 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Суховеева О.Э. Поступление органического углерода в почву с послеуборочными остатками сельскохозяйственных культур // Почвоведение. 2022. № 6. С. 737–746. DOI: 10.31857/S0032180X22060120 (Sukhoveeva O.E. Input of organic carbon to soil with post-harvest crop residues // Eurasian Soil Science. 2022. Vol. 55, no. 6. P. 737–746. DOI: 10.1134/S1064229322060126)
- Sukhoveeva O. Carbon and nitrogen allocation and input in soil with grain crops post-harvest residues: East-European plain case study // Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2024. Vol. 24, no. 4. P. 7525–7541. DOI: 10.1007/s42729-024-02056-6

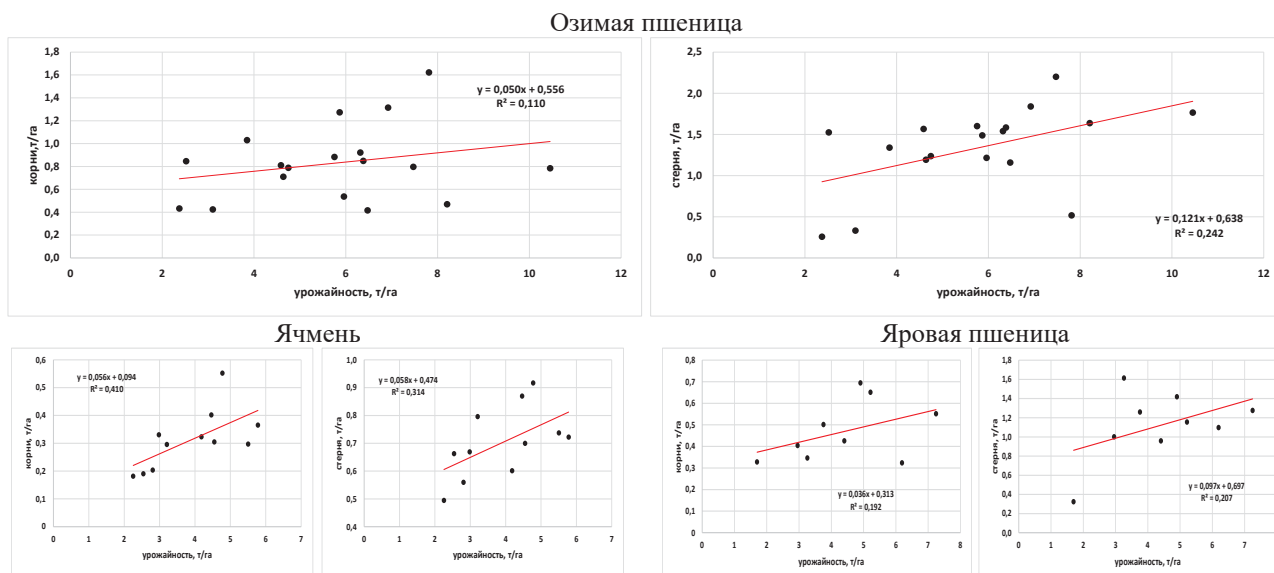


Рисунок 1 – Расчет массы послеуборочных остатков на основе данных об урожайности различных культур

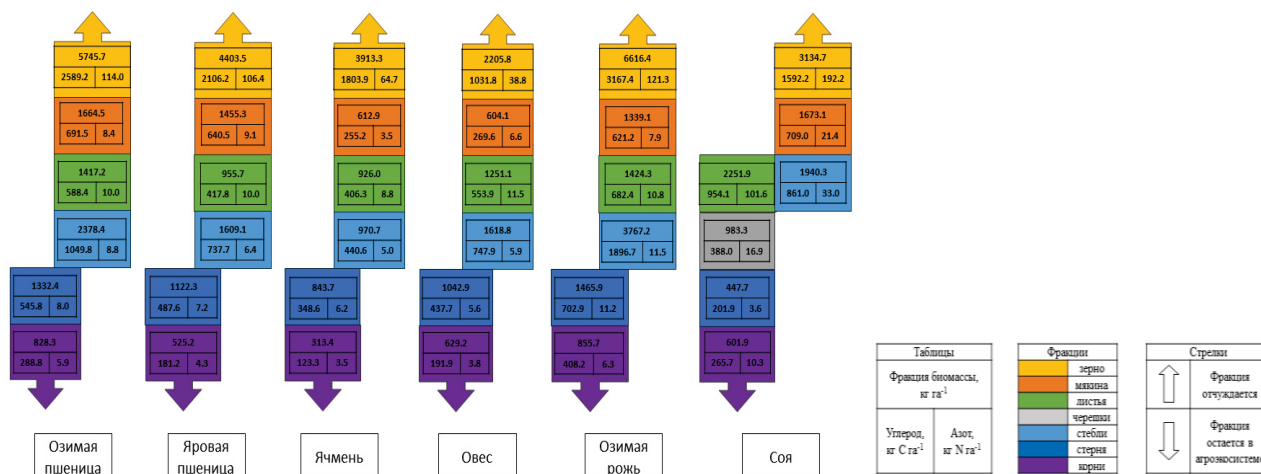


Рисунок 2 – Схема поступления и выноса углерода и азота с фитомассой сельскохозяйственных культур

ЛЕСНЫЕ НАСЕКОМЫЕ: КАК РАБОТАЕТ ПРИРОДА

Суховольский В.Г.¹, Ковалев А.В.²

¹Институт леса им. В.Н.Сукачева, Красноярск, Россия
soukhovolsky@yandex.ru

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

Аннотация: Рассмотрены модели динамики численности лесных насекомых. Показано, что виды, дающие вспышки, описываются авторегрессионными моделями второго порядка с малыми значениями запаса по устойчивости. Предложено объяснение различий типа динамики численности «вспышечных» видов и видов со стабильным типом динамики численности.

На нашей планете живут от 2 до 8 миллионов видов насекомых. Но только не более пары сотен из этих видов доставляет проблемы человеку. Это виды, численность которых может резко подняться от единиц до десятка тысяч особей на растение (например, дерево). И в этом случае под воздействием вредителей растения чаще всего погибают. Конечно, врага нужно знать – и поэтому лесные энтомологи интенсивно изучают эти, так называемые «вспышечные» виды насекомых. Сразу же возникает вопрос – а почему «вспышечных» видов так мало, почему их не тысячи и десятки тысяч? Для ответа на этот вопрос нужно понять, от чего зависит динамика численности насекомых. Но при изучении динамики численности насекомых возникает масса проблем, связанных с тем, что насекомые живут в экосистеме, которая влияет на их численность, а для разных видов вредителей эти влияния различны; экосистема, в которой живут насекомые, обширна и многообразна, и у каждого вида вредителей свои особенности взаимодействия с природой. Изучать все это для разных видов – крайне сложная и трудоемкая задача. В связи с этим возник вопрос, можно ли найти какие-то общие свойства «вспышечных» видов насекомых, которые оказывают влияние на их численность при самых разных особенностях жизни вредителей?

В настоящей работе для описания динамики численности лесных насекомых предложена авторегрессионная модель второго порядка (AR2), с высокой точностью описывающее динамику численности «вспышечных» видов насекомых – от состояния разреженной популяции до состояния популяции на пике численности (Soukhovolsky et al., 2025). Типичный вид модели AR2 приведен на рисунке 1.

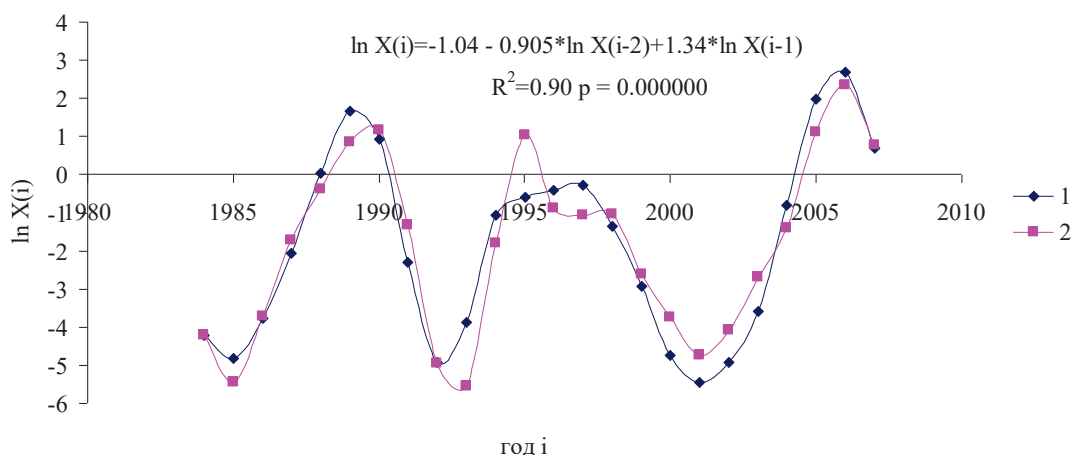


Рисунок 1 – Авторегрессионная модель динамики численности непарного шелкопряда *Limantria dispar* L. на Дальнем Востоке: 1 – данные учетов (Юрченко, Турова, 2009); 2 – модель AR2.

Для всех изученных «вспышечных» видов параметры этих уравнений, характеризующих регуляторные процессы в популяции, близки друг к другу. При этом для всех этих моделей характерны малые значения так называемого запаса по устойчивости η (Веремей, 2013; Гайдук и др., 2001), что приводит к тому, что численность этих видов испытывает сильные колебания. А у стационарных видов насекомых регуляторные свойства, по всей видимости, таковы, что запас по устойчивости у них не хуже, чем запас по устойчивости у технических систем, которые с этой целью и сконструированы. Поэтому для большинства видов насекомых (за исключением «вспышечных») характерна стабильно низкая численность популяций.

Регуляторные свойства популяций однозначно определяют тип их динамики численности. Для видов с разными показателями запаса по устойчивости η спектры временных рядов численности значительно отличаются (рисунок 2):

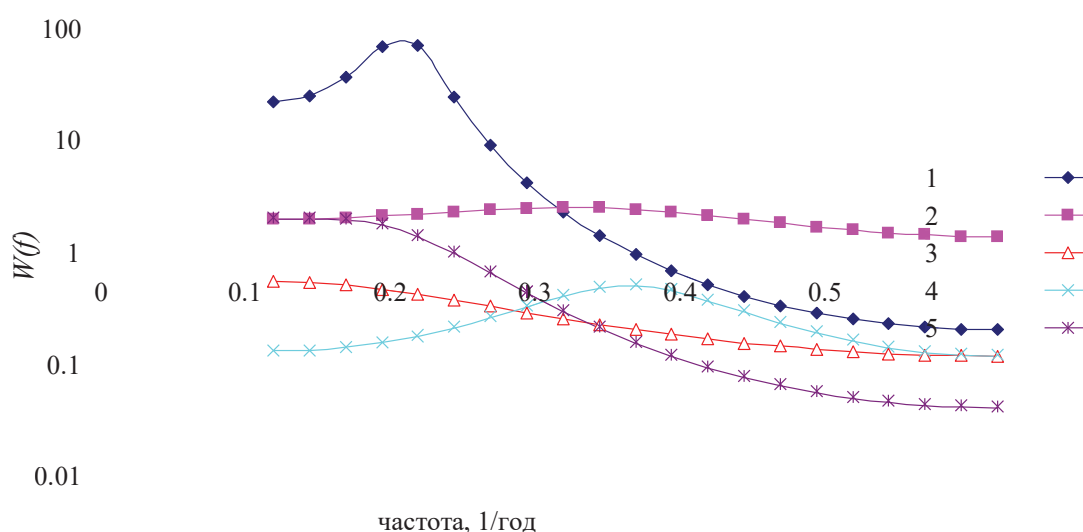


Рисунок 2 – Спектральная плотность $W(f)$ временных рядов динамики численности видов лесных насекомых разного типа. 1–5 – различные значения запаса по устойчивости η .

Исходя из этого, удастся понять, почему существуют «вспышечные» виды и каков их тип регуляции, узнать, как «тихий», незаметный вид может превратиться во врага растений (за последние десятилетия такие виды насекомых неоднократно начинали свою деятельность), как можно искать среди миллионов видов насекомых те виды, которые представляют потенциальную опасность, – словом, попытаться понять, как, перефразируя название знаменитой книжки Пера Бака (Бак, 2022), «работает природа».

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (грант № 23-66-10015).

ЛИТЕРАТУРА

- Бак П. Как работает природа: теория самоорганизованной критичности. М.: URSS. 2022. 288 с.
Веремей Е.И. Линейные системы с обратной связью. СПб.: Лань. 2013. 448 с.
Гайдук А.Р., Беляев В.Е., Пьявченко Т.А. Теория автоматического управления в примерах и задачах. СПб.: Лань. 2001. 464 с.
Юрченко Г.Н., Турова Г.Р. Популяционная динамика азиатской формы непарного шелкопряда на Дальнем Востоке // Лесной вестник. 2009. вып. 5. с.97 -109.
Soukhovolsky V.G., Kovalev A.V., Tarasova O.V., Martemyanov V.V. Regulatory characteristics of population density dynamics of forest insects and possible reasons for the observed narrow range of such characteristics// Chaos, Solitons and Fractals 191 (2025) 115949. URL: <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2024.115949>

ЭРГОДИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

Суховольский В.Г.¹, Ковалев А.В.²

¹*Институт леса им.В.Н.Сукачева, Красноярск, Россия*
soukhovolsky@yandex.ru

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

Аннотация: Рассмотрена возможность использовать для оценки состояния популяций пространственные характеристики: распределение насекомых по деревьям в насаждении, описываемое с помощью модели фазового перехода второго рода; фрактальную размерность микроочагов вспышек; модель «вязкие пальцы» очага вспышки насекомых, голографическую модель границы зоны повреждения насаждения насекомыми; «фантомную» структуру очага вспышки насекомых, оцененную по данным дистанционного зондирования.

Как известно, эргодическая гипотеза в статистической физике состоит в предположении, что средние по времени значения физических величин, характеризующих систему, равны их средним статистическим значениям по пространству (Арнольд, Авец, 1999; Корнфельд и др., 1980; Каток, Хассельблат, 2005). В связи с системной общностью эргодической гипотезы возникает вопрос о ее применимости не только в физике. В применении к лесным территориям «эргодическая гипотеза» была сформулирована А.М. Молчановым (1992). Согласно этой гипотезе, «эргодические свойства» лесных насаждений заключаются в том, что плотности насаждения в стационарном состоянии системы на каждой стадии развития пропорциональны «собственным временам» развития стадии (Карев, 1997, 1999; Березовская, Карев, 2015). Неявно эргодическая гипотеза равенства пространственных и временных характеристик системы используется в лесохозяйственной практике, когда таблицы хода роста растений во времени рассчитываются по текущим данным для сообществ разного возраста. В экологической теории это позволяет по одномоментным измерениям описать долгосрочную динамику растений в экосистеме (Логофет, 2010). В настоящей работе рассмотрена возможность применения эргодической гипотезы для описания связей процессов временной динамики лесных насекомых с пространственными характеристиками популяций.

Изменения численности популяции во времени описываются двумя способами: с помощью временных рядов плотности популяции (такое описание возможно на всех фазах состояния популяции, включая фазу вспышки насекомых) и с помощью рядов площадей повреждения насаждений насекомыми (это обычно можно выполнить с помощью дистанционной оценки повреждений по показателю NDVI). Однако для оценки состояния популяций насекомых и прогноза его изменений по временным рядам необходимы данные о состоянии популяции в течение нескольких лет. В этом случае оценка состояния популяции насекомых-вредителей часто запаздывает и не позволяет своевременно принять меры по локализации воздействий вредителей на растения.

Второй способ оценки состояния популяции заключается в одномоментном анализе пространственных характеристик популяции – таких как форма текущей площади насаждения, занимаемой популяцией; форма границ зоны, в пределах которой насекомые повреждают растения; распределение особей насекомых по кормовым объектам на пробной площади.

Если в этом случае справедлива эргодическая гипотеза, то данные по состоянию популяции во времени можно заметить данными по текущему пространственному распределению насекомых и пространственным характеристикам зоны повреждения насекомыми.

Чтобы оценить возможность использования эргодической гипотезы в данном случае, нами рассмотрены пространственные характеристики популяций сибирского шелкопряда в очагах вспышек в таежных лесах Сибири. Предложены следующие одномоментные характеристики: распределение насекомых по деревьям в насаждении, описываемое с помощью модели фазового перехода второго рода, модель «вязкие пальцы» и фрактальная размерность микроочагов вспышек, голографическая модель границы зоны повреждения насаждения насекомыми, «фантомная» структура очага вспышки насекомых, оцененная по данным дистанционного зондирования. Анализ показал, что предложенные характеристики позволяют по однократным измерениям оценить состояние популяций лесных насекомых и дать прогноз изменений состояния этих популяций в лесных насаждениях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 23-66-10015).

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд В.И., Авец А. Эргодические проблемы классической механики. М.- Ижевск: РХД, 1999. 284 с.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Моделирование динамики древостоев // Сибирский лесной журнал. 2015. № 3. С. 7–19.
- Карев Г.П. Об эргодической гипотезе в биоценологии // ДАН. Сер. биол. наук. 1997. Т. 353. С. 177–179.
- Карев Г.П. Структурные модели лесных экосистем // Сиб. экол. журн. 1999. № 4. С. 381–396.
- Каток А.Б., Хассельблат Б. Введение в современную теорию динамических систем с обзором последних достижений. М.: МЦНМО. 2005. 464 с.
- Корнфельд И.П., Синай Я.Г., Фомин С.В. Эргодическая теория. М.: Наука, 1980. 193 с.
- Логофет Д.О. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2, С. 46–59.
- Молчанов А.М. Экология и эргодичность // Нелинейности в биологии. Пущино: Пущинс. науч. центр РАН, 1992. С. 62–63.

ОСОБЕННОСТИ КОЛЕБАНИЙ ТРЕХ МИГРАЦИОННО СВЯЗАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Суходоев И.Г.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г Биробиджан, РФ
sukhodoevv@yandex.ru

Аннотация: Работа посвящена изучению синхронизации колебаний в системе трех миграционно связанных популяций в кольцо. Модель динамики представляет собой систему трех идентичных логистических отображений, которые диссипативно связаны между собой. Пользуясь качественными методами исследования динамических систем, построен полный фазовый портрет модели. Показано, что в фазовом пространстве существует несколько периодических точек, соответствующие синхронным и несинхронным циклам.

ВВЕДЕНИЕ

При исследовании системы миграционно связанных популяций пристальное внимание уделяется изучению особенностей полной и фазовой синхронизации динамики численности между разными местообитаниями (участками). Вместе с тем незначительное изменение силы связи может привести к возникновению противофазных колебаний численностей локальных популяций или частичной синхронизации.

Целью данной работы является исследование особенностей динамики и условий возникновения фазовой синхронизации циклов разных периодов (длин) в зависимости от параметров роста и силы связи в системе из трех миграционно связанных популяций

1. ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Рассматриваются уравнения динамики численности трех миграционно связанных популяций:

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n)(1-2m) + m(f(y_n) + f(z_n)), \\ y_{n+1} = f(y_n)(1-2m) + m(f(x_n) + f(z_n)), \\ z_{n+1} = f(z_n)(1-2m) + m(f(x_n) + f(y_n)), \end{cases} \quad (1)$$

где x_n, y_n и z_n – численности в n -й сезон размножения, m – коэффициент миграции ($0 \leq m \leq 0.5$), равный доле от численности каждой популяции после размножения, которые пополняют два связанных с ней участка. Функция $f(x)$ описывает локальный рост популяции со следующими свойствами: $f(0)=a$ и $df/dx < 0$, где a – максимальная скорость роста популяции.

Рассмотрим функцию f в виде дискретного аналога модели Ферхюльста, т.е. $f(x_n) \equiv ax_n(1-x_n/K)$, где K – экологическая ниша популяции. Путем несложной замены переменных $Kx_n \rightarrow x_n, Ky_n \rightarrow y_n, Kz_n \rightarrow z_n$ от уравнений (1) можно перейти к модели с относительными численностями:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n(1-x_n)(1-2m) + am(y_n(1-y_n) + z_n(1-z_n)), \\ y_{n+1} = ay_n(1-y_n)(1-2m) + am(x_n(1-x_n) + z_n(1-z_n)), \\ z_{n+1} = az_n(1-z_n)(1-2m) + am(x_n(1-x_n) + y_n(1-y_n)). \end{cases} \quad (2)$$

Система (2) имеет тривиальную $\bar{x}_0 = \bar{y}_0 = \bar{z}_0 = 0$ и нетривиальную $\bar{x}_1 = \bar{y}_1 = \bar{z}_1 = (a-1)/a = h$ неподвижные точки. Очевидно, что условия их устойчивости аналогичны условиям одномерного уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n/K)$: тривиальная точка устойчива при $0 < a < 1$, нетривиальная при $1 < a < 3$. Потеря устойчивости ненулевой точки происходит согласно каскаду удвоения периода, в результате которого при $3 < a \leq 4$ динамика

демонстрирует пилообразные колебания численности (циклы), подчиняющиеся универсальности Фейгенбаума.

Исследовано устройство фазового пространства в случае 2-цикла. Обнаружено, что каждая периодическая точка, соответствующая разным вариантам фазовой синхронизации, окружена набором седловых точек, которые задают бассейны притяжения разных вариантов совместной динамики. Можно предположить, что характер бифуркаций, приводящих к появлению этих точек, и, соответственно, сценарий усложнения динамики значительно отличаются от системы двух связанных популяций. Отметим, что несинхронная (несинфазная) динамика, наблюдаемая для трех популяций на основе 3-цикла, по всей видимости, возможна для трех и более популяций. Такой режим примечателен тем, что его можно представить как сдвиг одного и того же пика численности при движении особей по кругу. Таким образом его исследование, например, методом фазовых портретов, предложенным в данной работе, имеет довольно заманчивые перспективы.

2. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Колебания численностей (циклы) демонстрируют фазовую мультистабильность. В зависимости от начальных численностей формируются либо синхронные циклы, либо режимы, отличающиеся степенью фазовой синхронизации на смежных участках

2. Исследовано устройство фазового пространства в случае 2-цикла. Обнаружено, что каждая периодическая точка, соответствующая разным вариантам фазовой синхронизации, окружена набором седловых точек, а порождаемые ими сепаратрисные поверхности (неустойчивые многообразия) задают бассейны притяжения разных вариантов совместной динамики.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: анализ синхронизации циклов // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 1. С. 5–15.
- Суходоев И.Г., Кулаков М.П., Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Особенности синхронизации динамики в системе из трех миграционно связанных популяций // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 50–61. DOI: 10.31433/2618-9593-20224-27-1-50-61.
- Earn D.J.D., Rohani P., Grenfell B.T. Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1998. – Vol. 265. – No. 1390. P. 7–10. doi: 10.1098/rspb.1998.0256
- England J.P., Krauskopf B., Osinga H.M. Computing One-Dimensional Stable Manifolds and Stable Sets of Planar Maps without the Inverse // SIAM Journal on Applied Dynamical Systems. 2004. Vol. 3, No. 2 DOI: 10.1137/030600131
- Kuznetsov A.P., Roman Yu.P. Properties of synchronization in the systems of nonidentical coupled van der Pol and van der Pol–Duffing oscillators. Broadband synchronization // Physica D. 2009. Vol. 238, № 16. P. 1499.

ОЦЕНКИ ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ НАДЗЕМНОЙ И ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ В ЛУГОВОЙ СТЕПИ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Титлянова А.А.

ИПА РАН, Новосибирск, Россия

atitlyanova@mail.ru

Аннотация: Проанализированы данные о динамике запасов фитомассы и чистой первичной продукции в луговой степи Курской области. Установлены общие и отличительные черты продукционно-деструкционных процессов одного и того же фитоценоза в разных по погодным условиям вегетационных сезонах. Полученные данные могут быть использованы для верификации модели продуктивности луговых сообществ.

Исследования динамики запасов фитомассы и чистой первичной продукции проводились в луговой степи Курского заповедника под руководством Н.И. Базилевич с 1981 по 1983 годы. Вегетационные периоды трех лет заметно различаются по средним месячным температурам в первую половину вегетации и резко отличаются по количеству осадков в летний период. Летний период первого года исследований был сухим, второй был благоприятным для роста растений, а третий – засушливым. Данные о температуре и количестве осадков в годы исследований приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Температура и количество осадков в годы исследования

Год	Метеорологический показатель	Среднемесячные значения для вегетационного сезона						Среднее за вегетационный сезон	Среднее за год
		Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
1981	Температура, °C	3,0	15,0	20,8	21,5	18,2	12,8	15,2	6,9
	Осадки мм	50	7	57	33	92	41	280	754
1982	Температура, °C	5,6	12,6	14,6	17,7	18,0	13,6	13,7	5,9
	Осадки мм	100	48	126	95	62	14	445	711
1983	Температура, °C	10,8	16,3	16,5	18,5	17,1	13,2	15,4	7,0
	Осадки мм	10	90	31	67	49	24	271	515

Динамика продукционного процесса по периодам представлена на рисунке 1. В три разных по погодным условиям года величины надземной (ANP) и подземной (BNP) продукции фитомассы исследуемого степного сообщества отличались друг от друга не более чем на 50%. Данное обстоятельство указывает на сходство динамики и интенсивности продукционного процесса в три разных по погодным условиям года, что может говорить о временном постоянстве продукционного процесса в луговой степи в разные годы.

Течение продукционного процесса было неравномерным, существуют периоды с высокой продукцией и периоды с низкой продукцией или даже ее отсутствием. Общим для всех трех лет исследования было наличие максимумов и минимумов интенсивности продукционного процесса. Прерывистость продуцирования фитомассы была общей чертой для всех трёх сезонов, а время максимумов и минимумов продукционного процесса в разные годы не совпадало. Вероятно, резкие флуктуации в продуцировании фитоценоза зависят от внутренних ценотических характеристик фитоценоза, а время проявления резкого изменения интенсивности продуцирования определяется погодными условиями предыдущего и текущего сезонов.

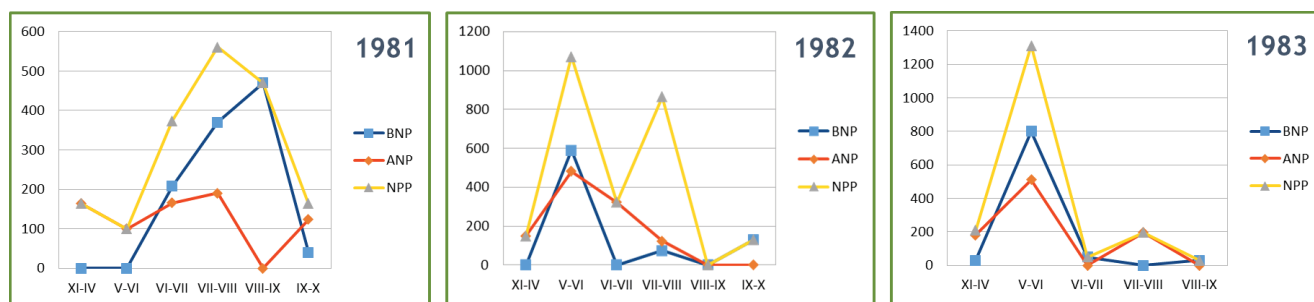


Рисунок 1 – Динамика продукционного процесса по периодам в годы исследования (г/м^2):
BNP – подземная фитомасса, ANP – надземная фитомасса, NPP – чистая первичная продукция

Полученные результаты позволили выделить общие и отличительные черты продукционно-деструкционных процессов одного и того же фитоценоза в разных по погодным условиям вегетационных сезонах.

Общее: (1) Во все три года существовал один пик прироста зеленой фитомассы. (2) Основной пик прироста корней всегда следовал за пиком прироста зеленой фитомассы с разницей в один месяц. (3) Отмирание зеленой фитомассы начинается с июня и, увеличиваясь в течение лета, достигает максимума в конце вегетационного сезона. (4) Скорость минерализации подстилки меняется в течение сезона непредсказуемо, но основная минерализация происходит в сентябре. (5) Основная минерализация мертвых подземных органов растений всегда происходит в течение июля.

Различия: (1) Максимум прироста зеленой фитомассы достигается в разное время сезона от июня до августа. (2) Максимум прироста корней осуществляется в разное время сезона. (3) В отдельные годы периоды активной минерализации запасов подстилки могут быть в середине лета. (4) Накопление запасов мертвой фитомассы и/или второй период минерализации может наступать в любое время сезона.

Полученные данные могут быть использованы для верификации модели продуктивности луговых сообществ.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – АНАЛИТИЧЕСКИЕ И ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

Топаж А.Г.

ООО «Бюро Гиперборея», Санкт-Петербург, Россия

aleksandr.topazh@bureauhyperborea.ru

Аннотация: В докладе приводится предложенная автором классификация подходов, объясняющих положительную роль генетической рекомбинации, обусловленной половым размножением, в эволюционном процессе. Приводятся результаты вычислительных экспериментов с агентной имитационной моделью по определению «оптимального» числа полов для быстрого достижения генотипа максимальной приспособленности при естественном отборе.

1. ВВЕДЕНИЕ

Среди фундаментальных, и до сих пор не до конца разрешённых задач математической теории эволюции особое место занимает так называемая «королева эволюционных проблем». Она формулируется очень просто – каким образом в ходе естественного отбора возник механизм полового размножения, почему этот механизм укоренился и остаётся настолько распространённым? В чём глобальное эволюционное преимущество наличия двух полов или, с генетической точки зрения, диплоидности и процесса генетической рекомбинации при формировании нового организма из двух родительских? Несмотря на огромное количество зачастую взаимоисключающих гипотез (Kondrashov, 1993) однозначного ответа на данный вопрос пока не может дать ни экспериментальная, ни теоретическая (математическая) биология. При этом всё многообразие объясняющих подходов и моделей можно разбить на два класса. Первый класс составляют модели, которые рассматривают полезность рекомбинации с точки зрения *ускорения позитивной эволюции* – то есть улучшения генотипа для увеличения средней приспособленности неоднородной популяции. К таким подходам можно отнести гипотезу «Викария из Брэя», «гипотезу Чёрной Королевы», эффект клональной интерференции (Ридли, 2011). Наиболее известной законченной математической формализацией подобных постановок является модель (Crow, Kimura, 1965), где получено математическое выражение для относительной интенсивности появления и закрепления полезных признаков в популяции бесконечного размера в случаях полового и бесполого размножения. Ко второму классу можно отнести модели, которые, наоборот, доказывают эволюционное преимущество рекомбинации для *замедления негативной эволюции* – необратимого накопления в генофонде популяции вредных мутаций, ведущих к деградации и вымиранию вида. Наиболее известные гипотезы этого рода – «храповик Мёллера» и «топор Кондрашова» (Попадьин, 2003).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В представленном докладе делается попытка (надо честно признаться – отнюдь не первая попытка в истории вопроса) классифицировать и упорядочить имеющиеся подходы к математическому моделированию роли полового размножения или генетической рекомбинации в процессе эволюции. Прежде всего, предлагается строго отделить экологический и генетический взгляд на построение соответствующих моделей. Основное отличие этих парадигм заключается в том, что в первом случае переменными модели выступают численности особей соответствующих генотипов, а во втором – частоты этих генотипов в неоднородной популяции. Несмотря на кажущуюся схожесть подобных постановок, и необходимый математический аппарат исследования, и интерпретация получаемых результатов при этом могут существенно отличаться. Максимально упрощая, можно сказать, что в эволюционной истории нового вида или отдельной популяции можно

выделить три периода. Первый – занятие пустующей экологической ниши, сопровождающееся бурным ростом численности и вытеснением конкурирующих видов. Здесь единственным адекватным математическим аппаратом могут служить классические экологические модели популяционной динамики, пусть и с «генетической» составляющей. Второй период – внутренняя перестройка структуры в рамках уже занятой ограниченной экологической ниши или в условиях медленно меняющейся внешней среды под прессом внутривидовой конкуренции и естественного отбора. Здесь наиболее удачно работают генетические модели, показывающие преимущества генетической рекомбинации для ускорения достижения «оптимального» генотипа и объясняющие закономерность появления полового размножения. И, наконец, третий период – поддержание стабильного существования популяции или вида в замкнутой экологической нише с примерно постоянной численностью и достигнутой «оптимальной» внутренней генетической структурой, обеспечивающей максимальную приспособленность. При этом фокус интереса смещается на роль рекомбинации для защиты популяции от накопления вредных мутаций в процессе генетического дрейфа, то есть на объяснении *закрепления* полового размножения, несмотря на кажущуюся «двойную цену» самцов. И перспективным аппаратом исследования тут выступают агентные имитационные модели со стохастической составляющей. Таким образом, выбор вида модели или аппарата исследования определяется тем, о какой стадии эволюционного развития вида или популяции неявно идёт речь.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В докладе представлены результаты исследования построенной автором модели изменения генетической структуры популяции конечного размера под действием естественного отбора Дарвиновского типа, то есть находящейся на втором этапе развития согласно приведённой выше классификации. Исследуется теоретический вопрос об оптимальном числе полов (точнее говоря – об оптимальном числе родителей, передающих каждый часть своего генотипа общему потомку), для ускорения накопления и закрепления полезных мутаций. Подобная постановка не является оригинальной (Iwasa, Sasaki, 1987; Hurst, 1996). Однако, в отличие от упомянутых работ, исследуется не абстрактная математическая формализация с помощью аналитических методов, а проводится серия имитационных экспериментов со стохастическими повторностями над построенной агентной имитационной моделью. Дополнительным изучаемым фактором в модели выступало возможное влияние эпистаза, то есть неаддитивного эффекта совместного влияния на приспособленность индивидуального организма полезных мутаций в различных участках его генома. Основной полученный результат формулируется следующим образом – принципиальным моментом, влияющим на скорость позитивной эволюции неоднородной популяции, является сам факт наличия рекомбинации, а не её мощность. То есть для быстрого «улучшения породы» достаточно двух и, формально говоря, даже меньшего (нецелого!) числа полов от 1 до 2. Подобный экзотический вариант имитировался в модели следующим образом: в исследуемой популяции только часть особей в каждом поколении выбирает половой образ размножения, а оставшаяся часть предпочитает апомиксис.

ЛИТЕРАТУРА

- Попадьин К.Ю. Эволюция полового размножения: роль вредных мутаций и мобильных элементов // Журнал общей биологии. 2003, т.64, №6, С. 463-478.
- Ридли М. Секс и эволюция человеческой природы. М: Эксмо, 2011. 448 с.
- Kondrashov A.S. 1993. A classification of hypothesis on the advantage of amphimixis // Journal of Heredity. V. 84. № 5. P. 372-387.
- Crow J.F., Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations // American Naturalist, 1965 (99), P. 439-450.
- Iwasa Y., Sasaki A. Evolution of the Number of Sexes // Evolution, 1987. Vol. 41, No. 1, P. 49-65.
- Hurst L.D. Why are there only two sexes? // Proceedings of the Royal Society B. 1996, vol. 263, P.415–422.

ПОЧЕМУ МНЕ НЕ НРАВИТСЯ ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Ухманьски Я.

Университет Кардинала Стефана Вышиньского в Варшаве, Польша

j.uchmanski@uksw.edu.pl

Аннотация: Недостатки логистического уравнения: нечеткое определение переменной состояния, требование непрерывности процессов в дифференциальной версии, отсутствие предположений о судьбе популяции между временными шагами в разностной версии. Модели, заполняющие эти пробелы, отличаются от логистического уравнения. Макроописание микромоделей (судьбы особи и взаимодействия между ними) представляет собой не логистическое уравнение, а модель круговорота материи.

1. ВВЕДЕНИЕ

В дифференциальной версии логистическое уравнение, предложенное для описания динамики популяции, имеет следующий вид:

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N. \quad (1)$$

В разностной версии логистическое уравнение может иметь две формы. В случае описания популяции с перекрывающимися поколениями уравнение будет иметь следующий вид:

$$N_{t+1} = N_t + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) N_t. \quad (2)$$

Уравнение (2) является разностным эквивалентом логистического уравнения в дифференциальной версии, поскольку последнее ничего конкретного не говорит о поколениях. Однако, если это непересекающиеся поколения, мы получим немного иную форму:

$$N_{t+1} = r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) N_t. \quad (3)$$

2. ЧТО ОПИСЫВАЕТ ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Что выступает в качестве переменной состояния N в этих уравнениях? В экологической литературе по этому вопросу существует значительная путаница. Экологи, а особенно математики, относятся к этой проблеме весьма свободно и чаще всего говорят, что это одновременно плотность и численность популяции, не задумываясь, имеет ли это значение. Более того, в литературе встречается термин “величина” или “размер популяции” (англ. size) без каких-либо пояснений его значения, иногда можно даже встретить фразу, звучащую примерно так: динамика популяции N описывается уравнением (1).

Следует четко указать, что N – это плотность популяции. Это, несомненно, относится к уравнению (1). Решением этого дифференциального уравнения является непрерывная действительная функция $N(t)$. Численность популяции будет натуральным числом, поэтому дифференциальная версия логистического уравнения описывает изменение плотности популяции. Несколько сложнее обстоит дело в случае разностной версии логистического уравнения. Предположим, что на некотором временном шаге N_t является натуральным числом. Тогда, рано или поздно, в один из следующих временных шагов эта переменная станет

действительным числом. Это будет результатом умножения на фактор, который состоит из реального числа r и дробного значения частного N_i/K . Однако можно утверждать, что значение переменной N_{i+1} , полученное из уравнения (2) или (3), всегда можно округлить. Рассмотрим следующий пример. Пусть 100 особей живут на площади 75 м^2 . Тогда плотность составит $1.3333\dots$ особей на м^2 . Округлим это до 1 особи на м^2 . Теперь умножим эту плотность на 75 м^2 . Общая численность популяции составит 75 особей. Как и почему из популяции исчезло 25 особей? Более того, мы можем спросить, какие особи исчезли – самцы, самки, молодые, старые и т.д. Поэтому лучше согласиться, что логистическое уравнение в каждой версии описывает изменения плотности популяции.

Экологи редко знают численность популяции. Они сравнительно легко измеряют плотность популяции, и это почти всегда является измерением локального значения. Такие модели, как логистическое уравнение, предполагают существование определенных законов, управляющих изменениями плотности. Однако оценка плотности на самом деле требует предварительного знания количества особей в популяции. Таким образом, оказывается, что численность популяции является первоначальным понятием по отношению к ее плотности, и для расчета плотности популяции требуется одна дополнительная операция деления. Отметим также, что для того, чтобы значения плотности несли экологически значимую информацию как в модели, так и в эксперименте, необходимо предположить, что популяция хорошо перемешана и свободна от явлений и процессов, происходящих в локальном масштабе.

3. ПРОБЛЕМА НЕПРЕРЫВНОСТИ

Все процессы, описываемые дифференциальной версией логистического уравнения, происходят непрерывно во времени. Решение этого уравнения также является непрерывной функцией. Давайте найдем действительную популяцию, которая удовлетворяла бы постулату непрерывности. Можем представить себе культуру бактерий. В экологическом масштабе это макроскопический объект, и если культура достаточно велика, мы можем с уверенностью предположить, что в любой момент какая-то клетка делится. А другие популяции, например, население людей Земли. Их настолько много, что можно предположить, что в любой момент где-то кто-то родится или умрет. Более того, мы можем попытаться рассчитать глобальную плотность этого населения, разделив число людей на Земле, которое нам известно более или менее точно, на площадь суши, населенной людьми. Но какое значение имеет для женщины из Иркутска, которая собирается родить ребенка, тот факт, что в доме престарелых в Варшаве умерла одна из жительниц? Очевидно, что плотность реальной популяции должна соответствовать еще одному условию. Это должна быть плотность такой группы особей, между которыми происходит реальное взаимодействие, либо напрямую, либо посредством эксплуатации общих ресурсов. Этого можно достичь, сузив размер пространства, занимаемого популяцией, но тогда существует огромная вероятность того, что наша популяция больше не будет удовлетворять условию непрерывности.

С другой стороны, в разностной версии логистического уравнения все процессы протекают прерывно. В уравнении (2) мы переносим плотность из предыдущего временного шага в следующий временной шаг, добавляя к ней некоторое значение, зависящее от плотности на предыдущем временном шаге. В уравнении (3) плотность на следующем временном шаге представляет собой долю от плотности на предыдущем временном шаге. В обоих случаях возникает вопрос, что происходит с популяцией между соседними временными шагами. Существует ли популяция или исчезает, или особи в популяции впадают в спячку? В конце концов, мы описываем то, что существует постоянно. Происходят ли важные демографические события только в определенные периоды, а между ними экологические процессы затухают? Короче говоря, разностная версия логистического уравнения побуждает нас заполнять эти временные пробелы биологическим содержанием (Калмыков и Калмыков, 2015, 2024).

4. РЕЗУЛЬТАТЫ ЗАПОЛНЕНИЯ ПРОБЕЛОВ

Природа очень разнообразна. Таким образом, у нас есть многообразие вариантов, когда мы пытаемся заполнить пробелы в логистическом уравнении. Мы можем достичь очень высокого уровня детализации и смоделировать совершенно конкретную ситуацию, связанную с конкретным видом, или же мы можем ограничиться некоторыми существенными характеристиками биосистемы, то есть теми, которые отличают ее от физической системы. Что касается методов моделирования, то здесь выбор невелик. Это будет смесь аналитических методов и компьютерного моделирования в различных пропорциях. Если предположить, что популяция отображается точками, хаотично перемещающимися в пространстве, и встреча двух из них приводит к появлению новой точки или исчезновению одной из них, то с помощью достаточно сложной аргументации можно показать, что динамика такой системы будет описываться логистическим уравнением (Nedorezov, 2017, Lachowicz, 2018, Bustos и др. 2023). Однако такая совокупность точек далека от любой реальной популяции.

Рассмотрим популяцию насекомых с разделенными поколениями (Uchmański 2023, 2024). Весной из яиц вылупляются личинки, которые растут, используя ресурсы с четко определенной динамикой. Мы включаем в модель конкуренцию между личинками. В результате получаем неравное распределение ресурсов по таким принципам, которые позволяют получить особенности распределения весов конкурентов, хорошо описанные в экологической литературе (Uchmański 1985). Осенью особи проходят стадию куколки, а затем становятся взрослыми. Последние не делают ничего другого, как откладывают яйца, из которых следующей весной появится следующее поколение личинок.

Диапазон решений такой модели гораздо богаче, чем в логистическом уравнении, и, кроме того, мы можем показать, что их вызывает (Uchmański 2024). Имеем решение, напоминающее классическое решение логистического уравнения (которое экологи признают эталоном регуляции динамики популяции), но существуют также по-разному выраженные колебания численности популяции, а также вымирания популяции. Тип решения зависит, например, от динамики ресурсов, которая, в свою очередь, может быть связана с характеристиками реальной среды, например, с характеристиками сезонно меняющейся среды или среды без сезонов. Большое значение приобретает индивидуальная изменчивость. Популяция с сильно выраженной индивидуальной изменчивостью ведет себя совершенно иначе, чем популяция, состоящая из идентичных особей. Существует четкая разница между локальной и глобальной конкуренцией.

Заполнение пробелов, существующих в разностной схеме логистического уравнения, переносит нас в совершенно иной мир, следов которого не видно среди решений логистического уравнения. Решение относительно того, что ближе к экологической реальности, вероятно, очевидно.

Однако такие процедуры влекут за собой издержки. Математика предоставляет нам замечательные инструменты для анализа свойств дифференциальных и разностных уравнений. Чтобы заполнить пробелы, нам поневоле приходится прибегать к неэлегантному компьютерному моделированию, поскольку такова биологическая сущность описываемой системы, существенной особенностью которой является то, что она состоит из особей. Симуляции также требуют предоставления числовых значений параметрам модели. Такие данные имеются в экологической литературе, но обычно их достаточно для моделирования лишь очень конкретной, индивидуальной ситуации. Если мы хотим построить модель более общего характера, то сталкиваемся с серьезной проблемой, хотя и можем прибегнуть к анализу ее свойств в пространстве параметров.

5. ПРОБЛЕМА МАСШТАБА

Я полагаю, что мой опыт попыток заполнить пробелы в логистическом уравнении позволяет мне сделать вывод, что логистическое уравнение не является приближением к экологической реальности. Однако мы вправе ожидать в естественных науках согласованности описаний реальности, сделанных в разных масштабах. Примером этого в физике является согласие между описаниями свойств газа, предоставляемыми статистической физикой, с одной стороны, и термодинамикой – с другой. В экологии тоже есть место для этого. Однако ошибочно полагать, что логистическое уравнение представляет собой макроописание того, что получается на микроуровне в результате заполнения пробелов в логистическом уравнении. Логистическое уравнение не является макроописанием. Оба подхода пытаются описать одно и то же. В переходе от численности к плотности населения нет никакой загадки; пространство не играет здесь существенной роли. Плотность – это просто деление численности популяции на размер пространства. При необходимости пространство может играть важную роль в описании взаимодействий между особями. Модель экологической системы в макромасштабе – это модель круговорота веществ в экологических системах или потока энергии через них. А поскольку в последнем случае мы описываем результат коллективной деятельности очень многих организмов, то в этом случае мы можем наслаждаться непрерывностью процессов и возможностью использования дифференциальных уравнений.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный здесь текст – это своего рода крик о помощи. До тех пор, пока я не осознал все, что здесь написал, у меня не было проблем с пониманием моделей классической теоретической экологии. Теперь я запутался в интерпретациях этих моделей. В такие моменты хочется все бросить, пойти в лес и посмотреть на живую природу.

В 1790 году в своей «Критике способности суждения» Иммануил Кант сказал, что еще не родился Ньютон, способный объяснить возникновение хотя бы травинки, исходя из законов природы. Прошло почти 250 лет, и ничего не изменилось. Более того, в середине этого периода математикам пришла в голову идея использовать для описания динамики экологических систем те же математические методы, которые были разработаны для нужд физики. Последствия этого ощущаются и сегодня, как показывают логистическое уравнение и все модели классической математической экологии. Однако остается верным, что до сих пор не разработана математика, которая отвечала бы требованиям биологии и экологии. Конечно, в биологии много места для физических явлений (например, в физиологии организмов), но суть экологии, которая заключается в том, что экологические системы состоят из особей, чьи признаки являются продуктом естественного отбора и которые сами по себе, хотя и во взаимодействии с другими особями, реализуют свой алгоритм, называемый жизнью, пока еще остается за пределами досягаемости математики.

ЛИТЕРАТУРА

- Bustos N.C., Sanchez C.M., Brusa D.H., Ré M.A., Britch J. Modelado estocástico alternativo a Lotka-Volterra mediante un sistema multiagente // Revista Tecnología y Ciencia. 2023. V. 47. P. 35 – 46.
DOI: <http://doi.org/10.33414/rtyc.47.35-46.2023>
- Kalmykov L.V., Kalmykov V.L. A white-box model of S-shaped and double S-shaped single-species population growth // PeerJ 3:e948. 2015. DOI 10.7717/peerj.948.
- Kalmykov V.L., Kalmykov L.V. Manifesto for transparent mathematical modeling: from ecology to general science // Academia Biology. 2024. <https://doi.org/10.20935/AcadBiol6166>.
- Lachowicz M. A class of microscopic individual models corresponding to the macroscopic logistic growth // Mathematical Methods in the Applied Sciences. 2018. V. 41. P. 8446– 8454. DOI: 10.1002/mmm.4680
- Nedorezov L. V. On the relationship between the encounter rate and population density: are classical models of population dynamics justified? // Biology Bulletin Reviews. 2017. V. 7. P. 1-6.

- Uchmański J. Differentiation and frequency distributions of body weights in plants and animals // Philosophical Transactions of Royal Society of London Ser. B. 1985. V. 310. P. 1-75.
- Uchmański J. Catastrophic dynamics: how to avoid population extinction? // Ecological Modelling. 2023. V. 483. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110438>
- Uchmański J. Population consequences of the competition of variable individuals under various regimes of resource dynamics // European Journal of Ecology. 2024. V. 10. P. 21 – 34.
DOI: <https://doi.org/10.17161/euroj ecol.v10i2.21706>

РЕШЕНИЕ СИСТЕМ ОДУ, ОПИСЫВАЮЩИХ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В МОДЕЛЯХ УГЛЕРОДНЫХ ЦИКЛОВ В ЭКОСИСТЕМАХ СУШИ, ЧЕРЕЗ УНИВЕРСАЛЬНЫЙ ПРОГРАММНЫЙ КОД

Файкин Г.М.¹, Степаненко В.М.¹, Медведев А.И.¹, Шангареева С.А.¹, Рыжова И.М.², Романенков В.А.², Хусниев И.Т.²

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, Научно-исследовательский вычислительный центр, Москва, Россия

faykingm@my.msu.ru, sumbel.enikeeva@gmail.com, stepanen@srcc.msu.ru,
a.medvedev@rcc.msu.ru

²МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, Кафедра общего почвоведения, Москва, Россия

iryzhova@mail.ru, geoset@yandex.ru, husniev.ilshat@gmail.com

Аннотация: В рассматриваемой работе применяется механизм решения системы обыкновенных дифференциальных уравнений, возникающих в ходе математического моделирования углеродных процессов как биогеохимических комплексов. Сведение систем различной природы к общему виду и их решение, позволяет создать универсальный решатель для разных моделей углеродного цикла, что даёт возможность сопоставлять их, а также переключаться между ними.

1. ВВЕДЕНИЕ

Алгоритм, описываемый в данной работе, представляет собой часть механизма, посвящённого работе с моделями углеродного цикла. Большинство существующих моделей углеродного цикла (Piao et al., 2013) в математическом отношении представляют собой системы дифференциальных уравнений, которые могут быть приведены к общему виду, основанному на понятиях пулов углерода C и потоков углерода между ними F . Пулом углерода мы условно называем природный резервуар, содержащий внутри себя некий запас углерода. Поток — скорость перехода содержимого одного резервуара — пула, в другой.

2. СИСТЕМА УРАВНЕНИЙ ВИДА

Запас является либо интегральной величиной, отражающей общую массу углерода во всем вертикальном профиле почвы, либо имеет пространственную характеристику — глубину почвенного слоя. Важно, что в большинстве моделей пулы не имеют общепринятого определения и метода измерения (кроме общего запаса почвенного углерода, который количественно равен сумме всех пулов), их количество и параметры определяются концепцией конкретной модели. Система уравнений общего вида для N^p пулов записывается следующим образом (уравнение 1):

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = \sum_{j=1}^{N^p} \sum_{k=1}^{N_{i,j}^f} F_{i,j}^k - \frac{\partial(uC_i)}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} \lambda \frac{\partial C_i}{\partial z} \quad (1)$$

где C_i — концентрация углерода в i -м пуле, $N_{i,j}^f$ — число потоков между i -м и j -м пулами, $F_{i,j}^k$ — k -й поток между i -м и j -м резервуарами, u — скорость вертикального адвективного переноса [м/с], λ — коэффициент диффузии [м²/с], t — время [с], z — вертикальная координата [м]. В силу сохранения массы, $F_{i,j}^k = -F_{j,i}^k$. Второе и третье слагаемые уравнения 1 описывают процессы вертикальной адвекции и диффузии, которые происходят в растворенной фазе почвенного углерода и вследствие процессов биотурбации, соответственно.

Формальные различия между углеродными моделями заключаются в значениях N^p, N^f и математических выражениях для расчёта потоков $F_{i,j}^k$. Скорости обмена массой между пулами $F_{i,j}^k$ обычно представляют в виде произведений функций $f = f(\psi)$ от отдельных внешних факторов ψ (уравнение 2):

$$F_{i,j}^k = \prod_{m=1}^{N_{i,j,k}^m} f_{i,j,k}^m(\psi_{i,j,k}^m)(2)$$

где $N_{i,j,k}^m$ – число множителей в выражении для k -ого потока между i -м и j -м пулами, $f_{i,j,k}^m(\dots)$ – m -я функция в выражении для k -го потока между i -м и j -м пулами, $\psi_{i,j,k}^m$ – аргумент m -й функции, выражающей некоторый биотический или абиотический фактор рассматриваемого процесса.

В качестве внешнего фактора ψ могут выступать, например, температура почвы, влажность почвы, собственно пул или поток углерода, некоторый комплексный коэффициент и т.п.

Многообразие возможных форм функций $f = f(\psi)$ в большинстве моделей сводится к использованию некоторых типовых функциональных зависимостей, зачастую простого вида (линейная, экспоненциальная, Михаэлиса-Ментен и т.п.), либо же сложных, которые могут быть приведены к совокупности перечисленных элементарных. Такое положение позволяет предполагать возможность реализации многих моделей через единый программный интерфейс, который бы позволял описывать структуру модели посредством задания набора множителей $f = f(\psi)$ стандартизированного вида.

Таким образом, процесс решения модели углеродного цикла, можно представить через общий алгоритм, состоящий, в первую очередь, из интерфейса задания множителей уравнения 2 и решателя системы уравнений общего вида уравнения 1, позволяющего рассчитать динамику модели вне зависимости от её структуры. Почти любую модель углеродного цикла можно представить в виде системы уравнений (уравнение 1), и замыканий (уравнение 2). Исключение составляют некоторые сложные модели.

В рамках данного подхода реализованы следующие модели углеродного цикла: INMC (Stepanenko et al., 2024), SOCS (Рыжова, 2022), RothC (Coleman, Jenkinson, 1996). Использовались внешние данные (Лаборатория географической сети).

ЛИТЕРАТУРА

- Лаборатория географической сети. URL: <https://www.vniia-pr.ru/laboratorii/otdl-geoseti/lab-geogr-seti/> (дата обращения 09.03.2025).
- Рыжова И. М. Анализ динамики органического вещества почв на основе минимальных моделей круговорота углерода // Почвы-стратегический ресурс России: тезисы докладов VIII съезда Общества почвоведов им. В.В. Докучаева и Школы молодых ученых по морфологии и классификации почв (Сыктывкар, 2020-2022 гг.). Часть 2. Москва–Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2021. С. 130–131.
- Coleman K., Jenkinson D. RothC-26.3 - A Model for the turnover of carbon in soil. In: Powlson, D.S., Smith, P., Smith, J.U. (eds) Evaluation of Soil Organic Matter Models. NATO ASI Series, vol 38. Springer, Berlin, Heidelberg, 1996. doi:10.1007/978-3-642-61094-3_17
- Piao S. et al. Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to CO2 trends // Global Change Biology. 2013. Vol. 19. No. 7. P. 2117-2132.
- Stepanenko V. M. et al. Land surface scheme TerM: the model formulation, code architecture and applications // Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling. 2024. Vol. 39. No. 6. P. 363-377.

ЭНТРОПИЙНЫЙ МЕТОД ОЦЕНОК УСЛОЖНЕНИЯ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Хаустов А.П., Редина М.М.

ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы», Москва, Россия

khaustov_ap@pfur.ru

Аннотация: На основе представлений о потере энергии массопотоками взаимодействующих компонентов экосистемы и геохимических барьеров идентифицируются этапы усложнения биогеохимических систем. Для аквальных систем (выходы подземных вод с различным химическим составом) оценены параметры усложнения с помощью расчетов производства энтропии.

Современная термодинамика – макрофизический метод исследования реальных физико-химических процессов. Процессы квазистатичны (неравновесны), необратимы, «бесконечно медленны» (по В. Эткину, 2018). Для их идентификации требуется набор многомерных специфических параметров, выявляющих пространственно-временную неоднородность. Параметры характеризуют «удаление» системы от внутреннего равновесия вследствие потерь энергии – она расходуется на внутренние изменения миграции потоков веществ при любых усложнениях систем. Такие потери адекватно выражаются через *структурное производство энтропии* ΔS взаимодействия компонентов системы с различными значениями импульсов воздействия на входе.

Концепт наших исследований – представления о потерях энергии массопотоков взаимодействующих компонентов экосистемы и на геохимических барьерах (ГХБ). На этой основе идентифицируются этапы усложнения систем. Оно проявляется как перераспределение концентраций маркерных веществ (полиаренов, ПАУ) при контакте компонентов системы «вода–илы–почвы–корни растений–стебли» и оценено на основе вариаций производства энтропий Л. Больцмана при каждом структурном взаимодействии.

Объекты исследований – источники подземных вод Восточного Крыма с различным характером воздействия на компоненты прилегающей экосистемы (Хаустов и др., 2017): п. 1 – пульсационный метановый постоянно действующий грязевой вулкан Арарат, создающий активную импульсную нагрузку на входе системы; п. 2 – сероводородный субтермальный источник Чокрак с постоянными входными параметрами и сложным комплексом взаимодействия компонентов экосистемы; п. 3 – пресный холодный источник Бабчик с проявлением гидрофитов, на котором реализуется наиболее простая схема усложнения.

Производства энтропии рассчитаны по изменениям концентраций ПАУ, что соотносимо процессам превращения энергии за счет изменений термодинамического потенциала Гиббса. Взаимодействие компонентов экосистемы – главный фактор, характеризующий значение работы в виде изменения массопотоков в зависимости от структурных свойств компонентов системы. Именно структурные взаимодействия компонентов определяют усложнения всех систем, независимо от их генезиса и статуса. Основа модели – концепция миграции водных растворов во всех компонентах экосистемы, позволяющая оценить характер воздействия источников и границы системы. Пробы вод, илов, почв, растительности (корни и стебли солероса; гидрофиты) отбирались в течение дня; в итоге получен фиксированный временной «срез» взаимодействия всех компонентов при весьма разнообразных условиях воздействий.

Состояние системы по мере удаления от источника воздействия усложняется от «простого» 2-компонентного (вода–ил) до «сложного» взаимодействия 5 компонентов. При

этом перенос вещества может прекратиться за счет демпферных свойств почв (например, сезонное уменьшение или прекращения латеральной фильтрации), но энергетическое воздействие продолжится в других формах. Об этом свидетельствует вариация значений (ΔS). Эффект насыщения сред веществами носит накопительный характер по мере увеличения времени взаимодействия, за счет инерционности процессов, – это зафиксировано в п. 3. Отрицательные значения (ΔS) взаимодействия корень–стебель фиксируют прекращение питания солеросов поздней осенью.

Воде присущ собственный эффект фазовых превращений (потенциал приобретения ведущей функции в системе за счет изменения физико-химических свойств. При контакте с почвами (наиболее сложная компонента системы) вода должна иметь определенный энергетический потенциал, реализуемый через наиболее экономные формы ее миграции, от химически связанной до гравитационной. Воде необходимо пройти определенную стадию деструктуризации и обрести доступные для растений и микробиоценозов формы.

По такой же схеме идет рассогласованное возрастание флуктуации для образования новых взаимодействующих структур (принцип эволюции систем с распределенными параметрами), требующих подпитки энергией. Такой приток энергии (чаще фиксируется на ГХБ) должен обеспечить критическое состояние – бифуркацию и, затем, скачкообразный выход продукции системы (уход влаги в растения, минералообразование и др.). Потенциал водной энергии – не единственная причина миграции веществ; имеет место собственная свободная энергия почв и растений и ее сопротивление переизбытку массопотоков.

Механизмы накопления веществ в корнях универсальны. Считается, что при попадании в корневую систему происходит их деактивация и депонирование в результате создания малоподвижных соединений преимущественно с органическим веществом. Важны условия накопления ПАУ в ризосфере: считается, что в условиях фона будут накапливаться 2-3 кольцевые ПАУ, которые доступны растениям. В нашем эксперименте выявлены принципиально иные миграционные потоки пулов полиаренов, что объясняется унаследованностью химического состава воды источников.

Таким образом, центральная роль в процессах усложнения рассмотренных биогеохимических систем отводится воде; ей всегда присущ собственный эффект фазовых превращений, или потенциал приобретения ведущей функции процессов усложнения.

Минимаксный принцип производства энтропии – необходимое условие стационарности и, следовательно, усложнения; система в ходе своей эволюции (самоорганизации) стремится к тому уровню, на котором максимально ΔS . В зависимости от взаимодействия компонентов системы реализуется принцип эволюции за счет *добавочного усложнения взаимодействующих компонентов с участием ГХБ*.

На основе эксперимента выделен новый тип биогеохимических систем: они развиваются с участием живого вещества от простого (водные растворы) к сложному (например, гидрофиты) с увеличением производства энтропии ΔS . Ранее С.Л. Шварцевым (2017) для абиогенных диссипативных структур был выделен тип систем, развивающихся по линии усложнения с получением отрицательной энтропии. Включение органического вещества в геохимическую систему с производством ΔS в качестве активной компоненты существенно меняет наши представления о диссипативных геохимических системах на всех уровнях организации и эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Хаустов А.П., Редина М.М., Яковлева Е.В. Водопроявления подземных вод как геохимические системообразующие объекты (интерпретация на основе распределения ПАУ). // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2018, № 3. С. 3–17.
- Шварцев С.Л. Эволюция в неживой материи-природа, механизмы, усложнение, самоорганизация. // Вестник Российской академии наук. 2017, № 87(12). С. 1091-1100.
- Эткин В. А. Синтез равновесной и неравновесной термодинамики // Научный журнал. 2018. №2 (57)). С. 6-18.

МОДЕЛИРОВАНИЕ АССИМИЛЯЦИИ ЛИТОФИЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЭКОСИСТЕМЕ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

Цхай А.А.^{1,2}, Романов М.А.^{1,2}

¹ *Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия*

² *Алтайский государственный технический университет им. И. И. Ползунова, Барнаул, Россия*
tskhai@iwer.ru, taa1956@mail.ru

Аннотация: Цель работы – оценка допустимой нагрузки по литофильным элементам на Телецкое озеро при моделировании их трансформации во взаимодействии с гидробионтами для сохранения устойчивого состояния экосистемы. Под нарушением устойчивости понимается изменение геохимического класса вод, что может повлечь за собой эффекты, не наблюдавшиеся в экосистеме водоема раньше, в том числе нежелательные.

Цель работы – оценка допустимой нагрузки по литофильным (на примере общего фосфора и кремния) элементам на Телецкое озеро (ТО) путем моделирования их трансформации во взаимодействии с гидробионтами под воздействием абиотических факторов для сохранения устойчивого состояния экосистемы ТО. Под нарушением устойчивости понимается изменение геохимического класса вод (Лозовик, 2006), что может повлечь за собой эффекты, не наблюдавшиеся в экосистеме водоема раньше, в том числе нежелательные.

Модельная оценка проводилась на данных Телецкого озера, которое находится на юге Западной Сибири (51°31'45" с. ш., 87°42'53" в. д.) и входит в пятерку самых глубоких водоемов России. Озеро имеет площадь поверхности 223 км² и максимальную глубину 325 м (при средней глубине 174 м). Около 70 средних и малых рек впадает в ТО, а площадь его водосбора составляет приблизительно 20 тыс. км². Самый крупный из притоков – река Чулышман (около 70% общего поверхностного притока). Более мелкие реки (Кыга, Кокши и др.) учитываются при оценке боковой приточности. Из озера вытекает река Бия, которая впадает в реку Обь.

Временной период сбора мониторинговых гидрохимических и гидробиологических данных, использованных в данном исследовании – с середины восьмидесятых годов прошлого века до нулевых годов включительно – считается временем ограниченного антропогенного воздействия на экологическое состояние природных вод, в т.ч., Телецкого озера. Мнения специалистов сходятся на том, что, по крайней мере, в это время состояние его экосистемы было устойчивым, а нагрузка по химическим загрязнениям была приближена к природной, практически фоновой.

В работе предпринята попытка оценки допустимой нагрузки, как не меняющей степень загрязнения вод ТО. Это может трактоваться как случай, когда в экосистеме ТО в течение года ассимилируется объем загрязняющих литофильных веществ, равный поступающему массовому потоку в водный объект за тот же период. Подобный подход позволил в свое время оценить допустимую нагрузку по загрязняющим веществам на достаточно изученные, по сравнению с ТО, озера Северо-Запада РФ (Лозовик и др., 2011). В данной работе приводится сравнение ассимиляционных характеристик упомянутых водных объектов с ТО (таблица 1). Отсутствие некоторых данных измерений восполняется результатами их моделирования (Цхай и др., 2024).

Расчетная годовая суммарная ассимиляция фосфора в ТО составляет всего 3.5 т в год при общем поступлении в озеро 126 т фосфора в год. Таким образом, модельный анализ самоочищения для ТО показал, что у озера ассимиляционный потенциал по отношению к соединениям фосфора практически отсутствует. По отношению к формам кремния (Si) имеется достаточный запас – более 4 тыс. т в год, при общем среднегодовом поступлении в исследованный период 23 тыс. т.

Таблица 1 – Периоды водообмена, коэффициенты удержания и скорости трансформации общего фосфора и кремния в озерных экосистемах

№	Озеро	τ, лет	$P_{общ}$		Si	
			$R,$ $\bar{b}/p$	$K,$ $год^{-1}$	$R,$ $\bar{b}/p$	$K,$ $год^{-1}$
1	Онежское	15.6	0.72	0.14	0.85	0.27
2	Ладожское	11.7	0.63	0.13	0.74	0.20
3	Сегоозеро	9.95	0.68	0.18	0.33	0.05
4	Телецкое	4.35	0.02	0.005	0.13	0.03
5	Остер	1.16	0.23	0.38	0.06	0.6
6	Селецкое	0.95	0.42	0.52	0.03	0.04

Результаты модельных расчетов свидетельствуют о том, что вода Телецкого озера чистая не за счет достаточной ассимиляции, а ввиду того, что до сих пор была низкая антропогенная нагрузка. В случае других озер повышение антропогенного пресса могло бы сглаживаться за счет утилизации поступающих соединений вследствие жизнедеятельности достаточно развитых сообществ гидробионтов. В Телецком озере достаточного ресурса самоочищения по фосфору как элементу, лимитирующему развитие гидробионтов, нет, и сравнительно небольшое повышение антропогенного загрязнения может привести к нарушению устойчивости водной экосистемы.

Происходящее на водосборе уникального водоема кратное увеличение интенсивности рекреационной нагрузки, а по сути антропогенной деятельности, ведет к регрессу состояния водной экосистемы. Необходимы неотложные меры по приведению системы мониторинга Телецкого озера к современному уровню для своевременного выявления неблагоприятных тенденций и реализации адекватных мер по оздоровлению экологической ситуации.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ИВЭП СО РАН по проекту «Изучение механизмов природных и антропогенных изменений количества и качества водных ресурсов Сибири с использованием гидрологических моделей и информационных технологий» и по плану инициативных работ в АлтГТУ им. И. И. Ползунова

ЛИТЕРАТУРА

- Лозовик П.А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: дисс... доктора хим. наук. 25.00.36. Москва: ИГиАХ им. В.И. Вернадского, 2006. 481 с.
- Лозовик П.А., Рыжаков А.В., Сабылина А.В. Процессы трансформации, круговорота и образования веществ в природных водах // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 4. С. 21 - 28.
- Цхай А.А., Романов М.А., Куприянов В.А. Модель ассимиляционного потенциала озерной экосистемы на примере биогенных загрязнений // Компьютерные исследования и моделирование. 2024. Т. 16. № 6(71). С. 1447 – 1465. DOI: 10.20537/2076-7633-2024-16-6-1447-1465.

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ УСВОЕНИЯ ДАННЫХ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ПОЧВЕННЫХ МОДЕЛЕЙ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА

Шангареева С.К.¹, Степаненко В.М.², Файкин Г.М.¹, Медведев А.И.², Рыжова И.М.³

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, Факультет вычислительной математики и кибернетики,
Кафедра вычислительных технологий и моделирования, Москва, Россия

s.shangareeva@rcc.msu.ru, Egorc16@mail.ru

²МГУ имени М.В. Ломоносова, Научно-исследовательский вычислительный центр, Москва,
Россия

stepanen@srcc.msu.ru, alexbear95@yandex.ru

³МГУ имени М.В. Ломоносова, Факультет почвоведения, Кафедра общего почвоведения,
Москва, Россия

iryzhova@mail.ru

Аннотация: В работе рассматривается применение метода усвоения данных 4D-VAR для оптимизации параметров почвенной модели углеродного цикла SOCS (Рыжова, 2022). Оптимизация выполнена для ряда станций на территории России. Также был проведен анализ ковариационной матрицы ошибок оптимального решения.

1. ВВЕДЕНИЕ

Сложность описания физических процессов влечет использование параметрических подходов при моделировании углеродного цикла. Методы усвоения данных (Ghil, 1991) позволяют корректировать параметры моделей, учитывая как ошибки модели, так и погрешности в измеряемых данных, тем самым приближая результаты моделирования к реальным процессам. В работе модель калибруется относительно начальных условий и параметров, определяющих скорость переходов между пулами углерода.

2. ОПИСАНИЕ МЕТОДА

Модель SOCS, представленная в уравнениях 1-2, описывает динамику двух почвенных пулов углерода: свободного C_1 и защищённого C_2 , учитывая процессы поступления, разложения, защиты и десорбции органического вещества:

$$\frac{dC_1}{dt} = I - (1 - r) * k * C_1 - rkC_1 * (1 - \frac{C_2}{C_m}) + k_d C_2, \quad (1)$$

$$\frac{dC_2}{dt} = rkC_1 * (1 - \frac{C_2}{C_m}) - k_d C_2, \quad (2)$$

здесь C_m – максимальное количество органического углерода, которое может быть защищено в почве, I – поступление органического углерода в почву, r – доля углерода, переходящая в пул защищенного органического вещества при разложении C_1 , $(1 - r)$ – потери на дыхание, k – коэффициент скорости разложения C_1 , k_d – коэффициент перехода углерода из C_2 в C_1 в результате десорбции и разрушения агрегатов. Для оптимизации были выбраны параметры k и k_d , а также начальные условия $C_1(0)$, $C_2(0)$.

В методе 4D-VAR минимизируется функционал, включающий отклонения от априорной оценки параметров и наблюдений. Градиент функционала находится с применением сопряженных уравнений (Lewis, Derber, 1985). Численная реализация включает явную схему Эйлера и адаптивный градиентный метод Adagrad (Duchi et al., 2011).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

На рисунке показано сравнение результатов моделирования и натурных измерений содержания углерода в почве $C_1 + C_2$ на станции Верхневолжского ФАНЦ «Владимир» до и после применения вариационного метода усвоения данных.

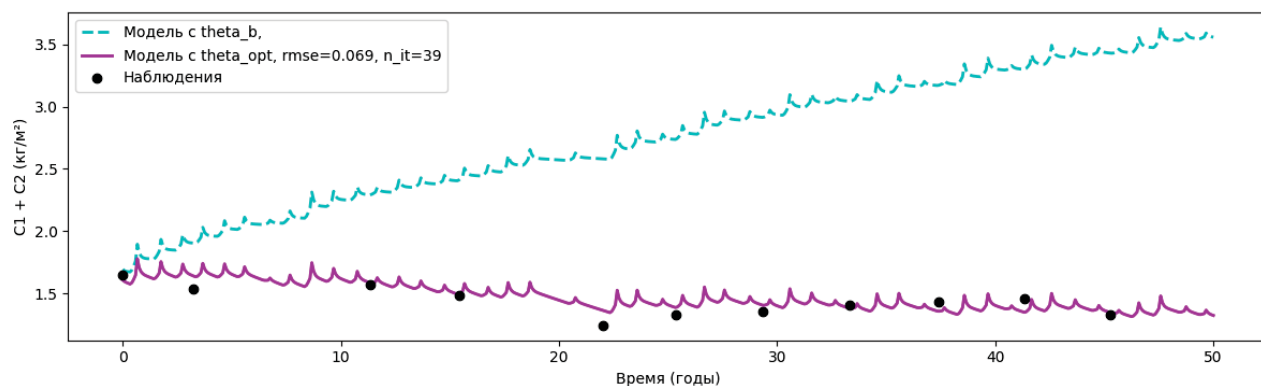


Рисунок – Сравнение моделируемого содержания углерода в почве и данных наблюдений

Анализ ковариационной матрицы ошибок оптимального решения показал, что оценка параметра k обладает значительной неопределенностью, его значение почти не уточнилось в ходе процедуры усвоения данных. Причиной может быть низкая чувствительность модели к этому параметру. Дисперсия ошибки параметра k_d для всех станций мала, что говорит о том, что параметр довольно точно определен наблюдениями.

ЛИТЕРАТУРА

- Рыжова И.М. Анализ динамики органического вещества почв на основе минимальных моделей круговорота углерода // Почвы-стратегический ресурс России: тезисы докладов VIII съезда Общества почвоведов им. В.В. Докучаева и Школы молодых ученых по морфологии и классификации почв (Сыктывкар, 2020-2022 гг.). Часть 2. Москва–Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2021. С. 130–131.
- Ghil M., Malanotte-Rizzoli P. Data assimilation in meteorology and oceanography //Advances in geophysics. 1991. V. 33. P. 141-266.
- Duchi J., Hazan E., Singer Y. Adaptive subgradient methods for online learning and stochastic optimization // Journal of machine learning research. 2011. T. 12. №. 7. P. 2121-2159.
- Lewis J.M., Derber J.C. The use of adjoint equations to solve a variational adjustment problem with advective constraints // Tellus A. 1985. T. 37. №. 4. P. 309-322.