

нов. Максимальную аттрагирующую функцию несут цветочки выводковых растений, которые богаты физиологически активными соединениями, затем корни, являющиеся очагом синтеза кининов. Материнский лист, бедный указанными соединениями, не обладает аттрагирующей способностью.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А. М., Гродзинский Л. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 591, 1973.
2. Дубровицкая И. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. 230, М., 1961.
3. Казирян В. В. Докл. АН СССР, 42, 5, 304—308, 1966.
4. Казарян В. О. Старение высших растений, 314, М., 1969.
5. Казирян В. О., Абрамян А. Г., Габриелян Г. Г. Биолог. ж. Армении, 19, 6, 3—8, 1966.
6. Казарян В. О., Геворкян И. А. Докл. АН СССР, 264, 5, 1276—1280, 1982.
7. Казарян В. О., Геворкян И. А. Биолог. ж. Армении, 16, 2, 99—101, 1981.
8. Казарян В. О., Даянц В. А. Биолог. ж. Армении, 20, 11, 19—55, 1967.
9. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. Методика определения регуляторов роста и гербицидов. 20, М., 1966.
10. Колосов И. И. Поглодательная деятельность кормящих систем растений. 385, М., 1962.
11. Курсанов А. Л. Физиол. раст., 2, 3, 271—276, 1955.
12. Ничипирович А. А., Строгонова Л. Е., Чморо С. Н., Власова М. И. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. 136, М., 1961.
13. Осипова О. П. Докл. АН СССР, 37, 8, 799—801, 1947.
14. Титова Н. В. Автореф. канд. дисс., 20, Кишинев, 1972.
15. Турецкая Р. Х., Поликарпова Ф. Я., Кефели В. И., Кофэ Э. М., Кутина И. И. Физиол. раст., 23, 1, 67—75, 1976.
16. Nephries E. C., Thorne G. C., Ann Bot., N. S., 24, 111, 391—400, 1964.
17. MacClintock G. J. Biol. Chem., 140, 315, 1941.

Поступила 3.1 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 6, стр. 463—470, 1986

УДК 581.192.6.

## ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЕЗЕРВА ЭКОСИСТЕМЫ МЕТОДОМ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

С. М. СЕМЕНОВ, Г. А. ТОНОЯН

Ереванский государственный университет, кафедра высшей математики

**Аннотация** — Рассматривается концепция экологического резерва экосистемы и отношении возможного антропогенного воздействия, в первую очередь загрязнения атмосферы сернистым газом в околофоновом региональном и глобальном масштабах. Приводится математическая модель прироста древесной и дается ориентировочная оценка экологического дефицита уровня загрязнения атмосферы  $SO_2$ .

Անտրոպիա — Գիտարկվում է անտրոպոգենային Նսարավոր ենթաբնութայինների նկատմամբ էկոսամակարդի էկոլոգիական ռիզիկո կոնցեպցիան, առաջին հերթին, սնդիկալի գործող մաշտարով ժամրային զագով մթնոտարի մերձհոտային կեդ-ատտովր: Ինքովում է անտարի աճի մասնամատիկական մոդելը և արվում է ժամր-յին զագով մթնոտարի կեդոտտման էկոլոգիայի և թույլատրելի մակարդակի մոտա-վոր գնահատականը:

**Abstract** — The notion of ecological reserve of the ecosystem in relation to possible anthropogenic reactions, first of all to air pollution with sulphurous gas in parabackground regional and global scales. Mathematical model of increase in number of trees is described and approximate value of ecologically permissible level of sulphurous gas air pollution is given.

*Ключевые слова:* экологический резерв, математическое моделирование, антропо-генное воздействие, фитициоз.

Все возрастающая антропогенная нагрузка на природные экосистемы привела к необходимости разработки системы критериев допустимости уровней воздействия. В настоящее время это одна из наиболее актуальных и неотложных задач прикладной экологии [1]. Такие критерии должны опираться не только на индивидуальные (физиологические, морфологические и другие) показатели состояния биологических организмов, но и на экологические, экосистемные. Это ясно следует хотя бы из того, что существующие на данном этапе и прогнозируемые на ближайшие десятилетия уровни фонового загрязнения природной среды не будут вызывать острых эффектов на организменном уровне (патологических изменений, необратимых нарушений метаболизма, увеличения смертности и т. д.), но будут влиять на скорости воспроизводства природных популяций, их исходные соотношения, что неизбежно приведет к изменению равновесного состояния природных экосистем за счет аномалий в сукцессионной динамике. Поскольку мы чаще всего не можем позволить себе широкомасштабных экспериментов с реальными природными экосистемами (это дело весьма дорогостоящее и не всегда оправданное с этической точки зрения), то естественным инструментом определения экологического резерва экосистемы и предельно допустимых антропогенных нагрузок [1] следует считать математическое моделирование. В данной работе описан определенный подход к такому решению проблемы и показана его конструктивность на примере действия сернистого газа — одного из наиболее типичных загрязняющих веществ — на лесную экосистему.

Основная объективная трудность, возникающая при попытке оценить экологический резерв для биологического сообщества, состоит в том, что в ответ на изменение компонентов среды биоценозы претерпевают непрерывные количественные и качественные перестройки. Как исходный биоценоз, так и преобразованный, достигнув равновесия, будут одинаково полноценны с чисто экологической точки зрения: каждый из них будет комплексом коадаптированных видов, оптимально приспособленных к среде обитания [5]. Поэтому экологический резерв должен определяться исходя из нашего предпочтения какого-либо типа биоценоза всем прочим или же на основе сохранения каких-либо экзогенно определенных параметров его состояния.

Рассмотрим возможную схему определения экологического резерва для монодоминантного лесного фитоценоза. В качестве критерия допустимости его состояния примем сохранение доминирующей роли той породы деревьев, которая доминировала в исходном состоянии фитоценоза. Выбор такого критерия мотивируется тем, что доминант лесного фитоценоза в очень большой степени определяет «лицо» всей экосистемы леса. Смена доминанта приводит к изменению структуры всех трофических уровней и всех значимых характеристик биоценоза.

Чтобы представить себе возможные причины изменения порядка доминирования древесных растений в лесном фитоценозе, рассмотрим достаточно упрощенную схему сукцессии. Доминирующая порода всегда имеет довольно высокую среднюю скорость роста и высоту при большей, чем у прочих конкурирующих пород, продолжительности жизни. В результате различных внешних воздействий—сплошных рубок, пожаров, изреживания фитофагами, выпадения отдельных деревьев, вызванного ветровалом и грибными заболеваниями—большие или меньшие участки поверхности освобождаются от затенения верхним пологом, и на них разворачивается конкуренция между подростом, находящимся в той или иной степени угнетения, и вновь выросшими из семян растениями различных видов. Проростки доминанта на какой-то части площади могут беспрепятственно развиваться, но часто оказываются под пологом более энергично растущих в первое время однолетних трав, многолетних травянистых растений, пород-конкурентов. С течением времени конкуренцию выдерживают те виды, которые имеют максимальную скорость роста в данной среде. Однолетники оказываются под пологом многолетников и выпадают из состава фитоценоза, травянистые быстрорастущие многолетники, такие как вейники, оказавшиеся под пологом деревьев, уступают свое место теневыносливым медленно растущим видам, не участвующим в конкурентной борьбе, и, наконец, древесные породы первых стадий сукцессии—осина, береза—отстают в росте от доминанта в силу низкой скорости роста в высоких возрастах и выпадают из состава фитоценоза. После этого полог главной породы сменяется.

Таким образом, можно приблизительно считать, что если средний за время жизни прирост и высоту доминирующей породы сравняется с аналогичным параметром конкурирующей породы или окажется ниже последнего, то в лесном фитоценозе начинается смена доминанта. Конечно, это представление весьма схематично и может служить основанием лишь для ориентировочных оценок состояния лесных фитоценозов.

Климатические породы—доминанты лесов Русской равнины (дуб, сосна, ель) характеризуются высокой продолжительностью жизни по сравнению с их конкурентами, высоким средним приростом в естественных условиях произрастания. Если говорить об эксплуатируемых лесах, то рубки главного пользования лишь в незначительной степени позволяют этим породам реализовать указанное преимущество. При сбороте рубки в 100 лет средний прирост этих пород в лучшем случае на 10% превосходит средний прирост конкурентов—осины, березы и широколиственных спутников дуба. Следовательно, в эксплуатируемых

лесах экологический резерв незначителен, а более или менее удовлетворительное состояние лесного фонда поддерживается только за счет лесохозяйственных мероприятий. На близость реальной ситуации к границе допустимости (т. е. к изменению порядка доминирования) косвенно указывают следующие данные. Обследование лесосек, проведенное в 1948 г. (т. е. в послевоенный период, когда лесохозяйственная деятельность практически не велась), выявило существенные перестройки в растительном покрове всех лесорастительных зон (табл. 1).

Таблица 1. Естественное возобновление в лесах по данным работы [7]

Название зоны	Характеристики возобновления, %		
	главной породой	со смещением пород	не возобновилась
Тайга	46	20	34
Смешанные леса	33	16	51
Широколиственные леса	10	16	74
Лесостепь	4	9	87

Для оценки значения экологического резерва можно использовать различные методические приемы. Рассмотрим два варианта оценки, основанной на показателях прироста растений. Пусть лес эксплуатируется (период рубки— $T$  лет), но химическая прополка не проводится,  $H_d(t)$  и  $H_k(t)$ —высоты соответственно доминирующей породы и ближайшего конкурента в возрасте  $t$  лет. Перестройка фитоценоза—смена доминанта—начнется, когда будет реализовано соотношение  $H_d(T) \leq H_k(T)$ . Для количественной оценки экологического резерва можно использовать показатель  $Res_1$ . Это число положительно, когда исходная доминирующая порода продолжает доминировать, и доходит до нуля (а затем приобретает отрицательное значение), когда она утрачивает это свойство. Размерность  $Res_1$  есть (время)<sup>-1</sup>:

$$Res_1 = \frac{1}{T} \ln H_d(T)/H_k(T).$$

Можно также использовать показатель

$$Res_2 = \frac{1}{T} (H_d(T) - H_k(T)),$$

выявляющий разность средних приростов доминирующей породы и конкурента. Этот показатель обладает теми же свойствами, что и описанный выше, но имеет другую размерность (единицы высоты/время).

Рассчитаем для примера значения экологического резерва для сосново-березовых насаждений в Архангельской и Московской областях. Для чего воспользуемся таблицами хода роста из работы [3], где приведены данные о ходе роста сосны и березы в высоту от 20 до 100 лет. В табл. 2 приводятся оценки средней логарифмической скорости роста сосны ( $\gamma$ ) за указанный промежуток времени, рассчитанное значение  $Res_1$  и значение последнего в процентах от  $\gamma$ , а также средний прирост

сосны  $V$  за период 0—100 лет, рассчитанное значение  $Res_2$  и его значение в процентах от  $V$ .

Таблица 2. Оценки показателей прироста сосны и экологического резерва сосново-березовых лесов

Название области	Средний логарифмический прирост сосны $V$ , г/год	Оценка резерва $Res_1$ , г/год	То же в процентах от $V$	Средний прирост сосны $V$ , м/год	Оценка резерва $Res_2$ , м/год	В процентах от $V$
Московская	0.015	0.001	6,7	0.29	0.023	7,9
Архангельская	0.013	0.001	7,6	0.287	0.029	9,8

Показатель  $Res_1$  ориентирован на расчеты, связанные с изменением средней логарифмической скорости роста растения, а  $Res_2$ —с обычной средней. Как видно из табл. 2, вычисление экологического резерва двумя различными способами приводит к близким оценкам в процентах от соответствующего значения исходного показателя прироста, причем обе оценки для Московской области оказались ниже, чем соответствующие значения для Архангельской области. Необходимо подчеркнуть, что экологический резерв сосново-березовых лесов будет различным для различных условий произрастания леса. Таким образом, возможно, проведение картирования экологического резерва лесов для территории СССР целесообразно.

Для каждой реальной ситуации можно представить антропогенное воздействие такой предельной интенсивности, при которой экологический резерв будет исчерпан. Это значение интенсивности можно считать оценкой предельно допустимой экологической нагрузки [1].

Ниже мы попытаемся дать ориентировочный расчет такой предельной нагрузки для конкретного антропогенного воздействия—загрязнения атмосферы сернистым газом—для сосново-березовых лесов.

Примем за показатель резерва значение  $Res_2=9\%$ , что является примерной средней значений, приведенных в табл. 2. Для пересчета изменений концентрации сернистого газа в воздухе в изменения показателя прироста деревьев в высоту сейчас не существует общепринятых методов. Данные оценок различных авторов весьма отличаются друг от друга. Так, например, Хорнфведт [9] оценивает потери прироста при  $917 \text{ мкг/м}^3$  сернистого газа в атмосфере для сосны *Pinus sylvestris* L. в 33%. Деслер [8] считает, что при концентрации  $100 \text{ мкг/м}^3$  теряется 20% прироста. Линейная интерполяция оценок этих авторов на более низкие концентрации показывает, что экологический резерв 9% будет исчерпан при концентрациях 250 и  $45 \text{ мкг/м}^3$  соответственно. Таким образом, оценки сильно расходятся.

Использование данных о действии высоких уровней сернистого газа на растение для оценок в диапазоне 0—50  $\text{мкг/м}^3$ , вообще говоря, не является корректной операцией. К сожалению, прямых натурных и экспериментальных данных о влиянии загрязнения на прирост древес-

ных растений в этом диапазоне не имеется. Если диапазон концентраций 30–50 мкг/м<sup>3</sup> привлекал внимание некоторых исследователей, то диапазон 0–30 мкг/м<sup>3</sup> в интересующем нас аспекте не изучался. Попробуем оценить снижение прироста при помощи простейшей математической модели роста растения, используя при этом информацию о снижении продуктивности фотосинтезирующей клетки. Такую информацию можно получить на основе математической модели воздействия сернистого газа на клетку [2].

Итак, пусть  $V_a$  — активная биомасса растения, а  $V_n$  — остальная часть биомассы (пассивная биомасса — непродуцирующие части растения). Предположим, что единица активной биомассы продуцирует  $\xi$  единиц биомассы в единицу времени. Убыль активных компонентов биомассы в единицу времени равна  $\eta V_a$ , где  $\eta$  убыль, рассчитанная на единицу биомассы, причем часть этого потока  $x$ ,  $0 < x < 1$  определяет прирост неактивной части биомассы растения. Эти предположения приводят к следующим уравнениям для  $V_a$  и  $V_n$ :

$$\dot{V}_a = \xi V_a - \eta V_a; \quad \dot{V}_n = x \eta V_a.$$

Решая эти уравнения, находим, что в возрасте  $T$  неактивная биомасса при небольших изменениях  $\Delta \xi$  изменяется следующим образом:

$$\frac{\Delta V_n}{V_n} = T \Delta \xi \left( \frac{1}{1 - e^{-(\xi - \eta)T}} - \frac{1}{T(\xi - \eta)} \right).$$

Для упрощения этой формулы можно использовать следующие соображения. Выражение  $T(\xi - \eta)$  имеет смысл логарифмического прироста активной биомассы растения на отрезке времени  $[0, T]$ . Если идет речь о древесных растениях, которые мы рассматриваем, то можно полагать, что при  $T = 100$  лет это число не меньше 10. Следовательно, число, заключенное в скобки, находится между 0,9 и 1. При дальнейших расчетах мы будем считать его единицей. Далее, поскольку вегетационный период древесных растений Русской равнины продолжается примерно 0,5 года, то в качестве оценки удельной производительности активной биомассы растения можно принять величину  $0,5 \lambda$ , где  $\lambda$  — удельная производительность активной биомассы, вычисляемая по модели работы [2]. Предполагая пропорциональность относительного снижения прироста растения в высоту и прироста неактивной биомассы за период  $0 - T$  лет, получаем

$$\frac{\Delta V}{V} = T \Delta \xi = \frac{\Delta \xi}{\xi} T = \frac{d \Delta c}{2} T; \quad \Delta c = \frac{2}{T d} \frac{\Delta V}{V},$$

где  $V$  — средний прирост дерева, а  $d = \Delta \lambda / \lambda c$ .

Поделив константа оценена в работе [2]:  $d = 0,47 \cdot 10^{-4} \frac{\text{м}^3}{\text{мкг} \cdot \text{год}}$ , но эта оценка относится к некоторому усредненному растению, а не к сосне или же к березе индивидуально. Поскольку таких детализированных данных мы не имеем, то будем считать, что  $d = \frac{d_c + d_a}{2}$ , где  $d_c$

и  $d_1$  — соответствующие константы, характеризующие чувствительность сосны и березы. Эти растения, по-видимому, хорошо представляют крайние точки диапазона чувствительности высших растений. Сосна является гораздо более чувствительным видом. Поэтому предположим, что  $d_1 \ll d_2$ . Отсюда получаем, что  $d_2 \approx 2d_1 = 0,94 \cdot 10^{-4} \frac{\text{м}^3}{\text{мг} \cdot \text{год}}$ .

Сделанные выше упрощающие предположения позволяют оценить то значение увеличения концентрации сернистого газа в атмосфере, которое приведет к исчерпанию вычисленного выше (9%) экологического резерва сосново-березовых лесов:

$$\Delta c = \frac{4}{T d_2} \cdot \frac{\Delta V}{V} \approx 20 \text{ мкг/м}^3.$$

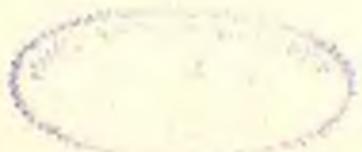
Метод математического моделирования динамики биоценозов и сочетании с использованием накопленной современной экологией информации является конструктивным приемом изучения и количественной оценки экологического резерва природных экосистем и позволяет развить адекватный подход к решению этой актуальной задачи современной прикладной экологии.

Приведенные в данной работе оценки экологического резерва некоторых монодоминантных лесных фитоценозов, опирающиеся на экосистемные критерии, дали возможность определить уровень дополнительного воздействия сернистого газа, исчерпывающего резерв. Этот уровень (20 мкг/м<sup>3</sup>) значительно превышает современные глобальные фоновые концентрации — не более единицы мкг/м<sup>3</sup> [4], но уже соответствует типичным региональным нагрузкам, например, для Западной Европы [6].

К проведенному расчету следует относиться как к ориентировочному. Для полного и надежного обоснования экологических норм загрязнения атмосферы необходимо провести серьезную работу по построению специфических моделей конкуренции в лесных фитоценозах, а также специфических физиологических моделей растений по экспериментальному изучению их чувствительности к загрязнению. В то же время этот расчет и полученная оценка служат доказательством актуальности таких работ, на что мы хотим обратить внимание как экологов, так и специалистов в области математического моделирования.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. 285, Л., 1979.
2. Инсаров Г. Э., Семенов С. М., Филиппова Л. М. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 7, 219—227, Л., 1985.
3. Козловский В. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР. М., 1967.
4. Ровинский Ф. Я., Колосков Н. А., Черханов Ю. П., Воронцов А. П., Пастухов Б. В., Русина Е. Н. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2, 134—147, Л., 1979.



5. Селевский Ф. П., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов. 280. Л., 1982.
6. Филиппова Л. М., Инсаров Г. Э., Кунина И. М., Семенов Ф. П., Инсарова И. Д. В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей среды. Тр. II Междунар. симп., 273—281, Л., 1982.
7. Цеплява В. П. Леса СССР. 455. М., 1961.
8. Döfler H. J. Einfluss von Luftverunreinigung auf die Vegetation, 193, Jena, Fisher Verlag, 1976.
9. Horntvedt R. SO<sub>2</sub>-injury to forest—Tidsskrift for skogbruk, B 78, 2, 278—285, 1976.

Поступило 25.11.1986 г.

Биолог. ж. Армения, т. 39, № 6, стр. 470—475, 1986

УДК 631.816.53.02

## О СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ КЛАССИФИКАЦИИ ПРИРОДНЫХ КОРМОВЫХ УГОДИИ

Э. Ф. ШУР-БАГДАСАРЯН

Институт почвоведения и агрохимии Госагропрома Армянской ССР, Ереван

**Аннотация** — Рассмотрены основные принципы классификации естественных растительных сообществ, сделаны некоторые критические замечания в отношении существующего формального подхода при выделении таксономических единиц; обоснована необходимость учета не только флористических, экологических, топологических особенностей при выделении типов растительности, но и антропогенного воздействия, в основе изменяющегося видовой состав и структуру фитоценозов.

**Անոտացիա** — Բննարկված են բուսական բնական համակցությունների դասակարգման հիմնական սկզբունքները, բերված են մի շարք բնադասական գիտությունների տարասեռական միավորների բաժանման վերաբերյալ Բուսականության աբստրակտ առանձնացնելիս անհրաժեշտ է նախի անել ոչ միայն ֆլորիստիկական, էկոլոգիական, տոպոլոգիական առանձնատարիչությունները, այլև ֆիտոսոցիոզների կառուցվածքը և տեսակային կազմի անստատիստիկական հիմնում բնական անտրոպոգեն ներգզմությունը:

**Abstract** — The main principles of classification of natural vegetative phytocenoses have been discussed, some critical notes in relation to the formal approach during the isolation of taxonomical units have been stated. During the isolation of vegetation types it is important to take into consideration not only the floristical, ecological and topological peculiarities, but also the structure of phytocenoses and anthropogenic action, which lies in the basis of species composition change.

*Ключевые слова:* угодья кормовые, классификация, экологические факторы.

Классификация фитоценозов, как указывали многие исследователи [1, 4—7, 11, 13], является сложной проблемой, поскольку в растительных сообществах участвует множество видов, отличающихся друг от друга своими биолого-морфологическими особенностями и поэтому различно реагирующих на экзо- и эндодинамические факторы. Вследствие этого основной особенностью травяных ценозов является их изменчивость—динамичность, а также неоднородность— мозаичность.