

С. В. Чернышенко

АМФИЦЕНОТИЧНОСТЬ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

С. В. Чернышенко

Дніпропетровський національний університет

АМФИЦЕНОТИЧНІСТЬ ТА БІОРИЗНОМАНІТТЯ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ УКРАЇНИ

Вивчаються питання, пов'язані з формуванням біорізноманіття лісових біогеоценозів в умовах степової зони. Як одна з найголовніших причин високого біорізноманіття розглядається амфіценотичність відповідних екосистем. Під амфіценозом, згідно з теорією О. Л. Бельгарда, розуміється система з кількох антагоністичних біологічних круговоротів. Запропоновано декілька математичних моделей амфіценозу, які є системами диференціальних рівнянь. Проведено чисельні експерименти з моделями, показано, що вони адекватно описують такі динамічні ефекти, як виключення рослинних угруповань, перехід популяцій редуцентів з одного угруповання до іншого тощо.

Ключові слова: біорізноманіття, біогеоценоз, амфіценоз, біологічний круговорот, математична модель.

S. V. Chernyshenko

Dnipropetrovsk National University

AMPHICOENOSES AND BIODIVERSITY OF FOREST ECOSYSTEMS OF UKRAINIAN STEPPE ZONE

Problems of biodiversity forming are considered, especially, for forest ecosystems of the steppe zone. One of the main source of the high-level biodiversity of such ecosystems is their amphicoenotic nature. By the definition of A. L. Belgard amphicoenose is a system of several antagonistic biocycles. A few mathematical models of the amphicoenose are proposed. They are systems of differential equations. Simulation of the process has been realised. It has been shown that main dynamical properties of amphicoenoses are correctly described. These properties are following: competitive exclusion of plant associations; crossing of reducer populations between the associations; etc.

Keywords: biodiversity, biogeocoenose, amphicoenose, biological cycle, mathematical model.

Постановка проблемы и ее актуальность

В настоящей работе ставится задача о системном анализе лесных биогеоценозов степной зоны Украины, об изучении вклада амфиценозов А. Л. Бельгарда в региональное биоразнообразие, о построении и компьютерной имитации такого свойства БГЦ, как амфиценотичность. Предлагается описание амфиценозов, основываясь на моделях биологических круговоротов.

В настоящее время системный анализ является общепризнанным инструментом научного познания (Аверьянов, 1985). Это, безусловно, относится и к биогеоценологии, которой системный подход присущ органически, как непосредственная методологическая основа (Розенберг, 1992; Тимофеев-Ресовский, 1975; Флейшман, Крапивин, 1972). Хотя теория систем, как отдельная дисциплина, сформировалась позднее, применение некоторых ее принципов можно отметить уже в ранних работах по фитоценологии и биогеоценологии (Алехин, 1936; Сукачев, 1928). Позднее идеи системного подхода были использованы для придания биогеоценологии еще большей теоретической стройности (Арнольди К., Арнольди Л., 1963; Основы лесной ..., 1964; Дылис, 1978; Работнов, 1976; Шилов, 1990).

С одной стороны, закономерности, эмпирически полученные и сформулированные «на качественном уровне», в рамках системного анализа получают

выражение в виде однозначно трактуемых математических формул (Ляпунов, 1968; Bundy, 1983). С другой стороны, общие законы информатики привлекаются для лучшего понимания глобальных экологических закономерностей (Евреинов, 1997), и их последовательное применение во многом определяет развитие философских основ экологии (Roughgarden, 1989; Заварзин, 1995).

Хотя наше понимание экологических процессов с каждым годом углубляется, наблюдающиеся катастрофические тенденции развития окружающей среды не позволяют пассивно ждать создания фундаментальной теоретической базы. Современный интерес к биогеоценологии определяется, в частности, серьезными практическими причинами, поскольку глобальный экологический риск для человечества состоит, прежде всего, в разрушении окружающих его биогеоценозов как цельных и сбалансированных систем. Сегодня жизненно необходимы действенные методы оценки состояния природной среды. Это требует, с одной стороны, ускоренного развития теоретической биогеоценологии, а с другой – разработки методов, позволяющих даже при недостаточном понимании природы реальных процессов получать полезные практические рекомендации.

Обзор состояния проблемы

Идея биологического круговорота была впервые проанализирована в работах немецкого натуралиста Я. Молешотта (1868). Круговорот биогенных веществ иногда называют основой для существования экосистем (Krebs, 1994). Часто в экологической литературе, особенно с природоохранным уклоном, рассмотрение миграции биогенных элементов в природе занимает центральное место (Аггес, 1982; Ковда, 1975).

Классификация круговоротов по характеру проходящих в них процессов в общих чертах соответствует классификации соответствующих им БГЦ или типов почв (Базилевич и др., 1986; Гасанов, 1980; Камшилов, 1970; Карпачевский и др., 2003; Чернобай, Царик, 1981). Классическая классификация такого типа, опирающаяся в большой степени на анализ почвенного блока, была предложена С. В. Зонном (Основы лесной ..., 1964). М. А. Глазовская (1974) предложила делить круговороты на «интенсивные компенсированные», когда происходит нормальная циркуляция элемента, и на «заторможенные некомпенсированные», когда цикл «буксует» и элемент накапливается в одном из звеньев. Как справедливо отмечается в цитируемой работе, в последнем случае круговорот не может быть устойчивым и трансформируется в ходе сукцессии в другой тип.

Другую классификацию получим, если возьмем за основу выделение основного элемента, определяющего темп круговорота (Родин, Базилевич, 1965). Надо отметить, что круговороты каждого из биогенного элемента имеют специфические черты, но в каждом БГЦ можно выделить основные элементы, циркуляция которых имеет определяющее значение для динамики биогеоценоза (в соответствии с принципом Либиха, понимаемым в широком смысле). Это может быть азот, кальций, кремний, хлор (Александров, Логофет, 1985; Родин, Базилевич, 1965).

По круговоротам отдельных элементов и их распределению по блокам биогеоценозов накоплен значительный материал, в частности по искусственным лесным БГЦ в степной зоне (Зонн, Травлеев, 1992; Родин, Базилевич, 1965; Цветкова, 1992; Якуба, 2003). В целом можно согласиться с точкой зрения, высказанной в монографии Д. А. Кривоуцко и А. Д. Покаржевского (1990), о том, что в первом приближении о характере круговорота можно судить по содержанию зольных элементов в различных его звеньях. Хотя, как справедливо отмечено в монографии С. В. Зонна, А. П. Травлеева (1989), динамику нельзя подменять статикой, и подлинную картину может дать лишь динамическое описание с учетом всей гаммы факторов, влияющих на процесс. Именно для этого и должен привлекаться аппарат динамического моделирования (Гильманов, 1978; Гильманов, Базилевич, 1983; De Ruiter and others, 1994; DeAngelis, 1992). Модели круговоротов должны использоваться

при создании искусственных экосистем (Чернышенко, 1999а), планировании рекультивационных работ (Грицан и др., 2003; Чернышенко, 2003) и т. д.

Среди наиболее общих моделей процессов переноса отдельных элементов и веществ, базирующихся на идеях В. И. Вернадского (1978), отметим модель русского биофизика В. В. Алексеева (Алексеев и др., 1992), на основе которой в статье С. В. Чернышенко (1997) была предложена модель динамического элемента БГЦ, представляющего элементарную ячейку круговорота – «ценому».

Индексы биоразнообразия как макропараметры экосистем

Одним из подходов к проблеме биоразнообразия является рассмотрение последнего с точки зрения системного анализа в качестве «макропараметра» экосистем (Чернышенко, 1999б). Макропараметры можно считать разновидностью «структурных» индексов, строящихся на основе анализа структуры системы, а не измерения отдельных характеристик отдельных элементов. Оценивая биогеоценоз как цельную систему, структурные индексы оказываются весьма эффективными при решении проблем биоиндикации.

Классическим примером этого подхода служит широко распространенное использование в биоиндикации «индекса биологического разнообразия» (Емельянов, 1994). Отмечая адекватность биоразнообразия экосистем различного уровня состоянию природной среды, И. Г. Емельянов пишет, что «изменения в разнообразии биосистем будут проявляться начиная с низших уровней иерархии: на организменном уровне – в форме изменений биохимических, физиологических и поведенческих реакций ..; на популяционном уровне – в ... разной генетической и фенотипической структуре популяции ..; на уровне биотического сообщества – в изменении состава функциональных группировок, смене доминантов, усложнении или упрощении цепей питания» (Емельянов, 1992). Опираясь на идеи биогеоценологии и термодинамические принципы, ученый убедительно обосновывает принцип «альтернативного характера взаимодействия биотического и абиотического блоков экосистем», согласно которому по разнообразию биоты можно судить о разнообразии среды, в которой она существует.

Характер и интенсивность круговоротов биогенных элементов и потоков энергии являются ключевыми характеристиками состояния экосистем. Особенно информативными для биоиндикации могут оказаться круговороты отдельных элементов, например играющего важную роль в энергетике живых организмов фосфора, как это показано в работах А. Д. Покаржевского и Д. А. Криволицкого (Покаржевский, 1985; Покаржевский, Криволицкий, 1992).

Осознанный выбор макропараметров (в частности, оценивающих биоразнообразие) возможен лишь на основе формального описания экосистем. Рассмотрим один из возможных теоретических подходов к проблеме биоразнообразия, базирующийся на понятии амфиценозности, и предложим формальные математические модели, описывающие этот феномен.

БГЦ как полигенетическая система. Биогеоценозическая совместимость ассоциаций

Начнем с рассмотрения роли, которую играют в формировании биоразнообразия прогрессивные сукцессии, что особенно проявляется на территориях, пограничных между несколькими биогеоценозами разной природы (например, между лесными и степными БГЦ).

В ходе постепенной смены доминирующих популяций эдификаторов, характерной для сукцессий, судьба предыдущей стадии может быть различной. Существуют две основные возможности.

Первая из них имеет место, когда предшествующий доминант полностью исчезает как структурное целое после того, как экологические условия становятся благоприятными для развития следующей стадии сукцессии. Большая часть видов предыдущей стадии выпадает из формирующегося нового биогеоценоза (в результате

изменения экологических условий обитания и/или межвидовой конкуренции с видами, входящими в новую стадию), переходя в «виртуальную» форму. Они сохраняются в виде банка семян, как результат притока семян и/или особей из соседних биогеоценозов, в виде реликтовых группировок, привязанных к отдельным участкам рельефа, и т. п. В случае изменения условий они, как правило, могут достаточно быстро вернуться в биогеоценоз и создать определенное «энергетическое давление» на доминирующую ассоциацию, заставляя ее тратить энергию на постоянную борьбу с таким возвращением. В то же время они играют несущественную роль в трансформации вещества и энергии. Примером такого рода стадии может служить группировка рудерантов, возникающая на пожарищах как заведомо временная ассоциация, не оставляющая заметного следа в формирующихся после нее биогеоценозах.

Во втором случае предшествующая ассоциация, хотя и в измененном состоянии, входит в состав новой стадии БГЦ, а виды, ее составлявшие, занимают положение консортов нового доминанта. В этом случае можно говорить о «биогеоценотической совместимости» двух ассоциаций. Такой исход вполне реален, особенно на поздних стадиях сукцессий. Виды предшествующих стадий могут присутствовать в БГЦ достаточно долго, а некоторые из них (особенно почвенные редуценты) могут даже играть важную роль в функционировании новых сообществ. Реальный БГЦ всегда является комбинацией нескольких ассоциаций. Особенно это справедливо для амфиценозов (Бельгард, 1948) – биогеоценозов в пограничных экологических условиях. В следующем пункте мы рассмотрим вопрос связи амфиценозов с сукцессионными процессами.

Количество ассоциаций, «наложившихся» одна на одну в ходе сукцессии (или, что то же самое, количество пройденных сукцессионных стадий), назовем *размерностью БГЦ*. Конечно, это условная величина, во многом зависящая от субъективного понимания того, что считать сукцессионной стадией, а что – промежуточным амфиценозом (Бельгард, 1948), однако она может использоваться для оценки относительной сложности биогеоценозов.

Более благоприятные условия (в смысле количества доступной для фотосинтеза энергии) создают предпосылки для большего количества сменяющих друг друга стадий сукцессий, а значит, и для большей размерности (и сложности) климаксного сообщества. В жестких условиях дефицит доступной энергии позволяет БГЦ пройти лишь несколько начальных шагов сукцессии.

Наложение сукцессионных стадий является одним из факторов, способствующих повышению биоразнообразия биогеоценозов. Выше упоминалась связь биоразнообразия со структурными индексами экосистем. Подчеркнем, что известная обусловленность уровня биоразнообразия эволюционными эффектами (Mauger, 1999) связана с прогрессивной эволюцией энергетических возможностей продуцентов-эдификаторов. Последняя, в свою очередь, является результатом конкуренции и давления со стороны популяций гетеротрофов (Чернышенко, 1997). Расширяющаяся энергетическая база создает условия для «пролиферации» экологических ниш на всех уровнях трофической сети.

Амфиценоз как динамическая саморазвивающаяся система

Для случая сосуществования двух круговоротов, соответствующих двум антагонистическим типам БГЦ, А. Л. Бельгард (1948) предложил термин «амфиценоз». По определению автора, «растительные группировки, теряющие свою строго выдержанную ценоморфическую структуру и представляющие собой нечто промежуточное, где часто наблюдается сосуществование видов, принадлежащих к различным типам растительности, можно ..., в отличие от моноценозов, назвать амфиценозами» (Бельгард, 1950). В учении А. Л. Бельгарда об амфиценозах, которое широко используется для изучения пограничных БГЦ (Емшанов, 1995), постоянно подчеркивается их внутренне противоречивая и нестабильная природа.

На границе двух различных биогеоценозов (например, леса и луга) имеет место динамическое взаимодействие двух типов круговоротов, которое в разных точках

пространства и в разные моменты времени сводится либо к вытеснению одного круговорота другим, либо к их длительному сосуществованию.

Вводя понятие амфиценоза, А. Л. Бельгард подчеркивает его динамическую природу. В монографии «Лесная растительность юго-востока УССР» (1950) он пишет: «Амфиценоз может стать моноценозом, если один ценоморфический элемент прогрессирует, а другой регрессирует. ... [Соответствующий] ряд можно представить в ... виде:

МОНОЦЕНОЗ
ПСЕВДОМОНОЦЕНОЗ
АМФИЦЕНОЗ
ПСЕВДОМОНОЦЕНОЗ
МОНОЦЕНОЗ

Конечно, такую схему надо представить не как топтание на месте, а как формирование моноценоза с новыми качествами, отличными от исходного типа».

Таким образом, амфиценоз имеет тенденцию перехода в один из потенциально представленных в нем моноценозов. Динамическая направленность – одна из характерных черт амфиценозов, и нельзя согласиться с утверждением, что в них «протекают одновременно два противоположных сукцессионных процесса: сильватизации и десильватизации» (Матвеев, 2003). Одновременное протекание двух взаимоисключающих процессов, естественно, невозможно, и в качестве одной из главных задач теории амфиценозов А. Л. Бельгард неоднократно называл именно определение направления сукцессии.

Фактически приведенный А. Л. Бельгардом ряд представляет собой описание сукцессионной смены. Можно утверждать, что он применим при характеристике любых сукцессий. Такое представление отражает очень важное свойство любого амфиценоза, который является в первую очередь динамическим объектом. Амфиценоз, представляющий собой промежуточный этап сукцессии, можно назвать «т р а н з и т н ы м а м ф и ц е н о з о м ». В нем сочетаются элементы предыдущей и будущей сукцессионных стадий.

Обычно экологические условия в биотопе определяют направление сукцессии и соответственно внутреннюю динамику транзитного амфиценоза, состоящую в вытеснении одного из круговоротов другим. Такие амфиценозы можно назвать «о р е н т и р о в а н н ы м и ».

Модель амфиценоза как системы взаимодействующих ценом

В приведенном выше определении амфиценоза А. Л. Бельгард ставит в соответствие составляющим амфиценоз круговоротам характерные для них «ценоморфические элементы». Это конструктивное определение позволяет практически фиксировать наличие в БГЦ различных круговоротов (например, по наличию в нем в значительном объеме как сильвантов, так и степантов). Однако элементы реальных круговоротов не определяются только их ценоморфической принадлежностью, поскольку это сбалансированные системы, характеризующиеся неслучайным набором видов. Сократим название «ценоморфический элемент» и назовем соответствующие объекты «ц е н о м а м и ».

Амфиценоз может рассматриваться как комбинация нескольких ценом. К доминирующей в настоящий момент ценоме могут быть отнесены только «устойчивые» популяции каждого из типов, обеспечивающие гомеостаз сообщества. Регрессивные популяции могут трактоваться как элементы ценом, доминировавших на предыдущих этапах сукцессий, а прогрессивные – как представители «виртуальных» ценом, которые должны развиваться в будущем. Разделение обоих типов популяций на отдельные ценомы может базироваться, кроме их взаимной сопряженности, на информации о ходе сукцессий в БГЦ.

Изучение амфиценоза как цельного образования, без учета его внутренней неоднородности, может оказаться непродуктивным. Можно сказать, что в амфиценозе, в отличие от обычного БГЦ, доминирующими являются две или более

ценом, его динамика во многом определяется их конкурентным взаимодействием, и моделированию амфиценоза обязательно должно предшествовать выделение в его составе этих основных ценом.

Ценома обладает свойством эмерджентности по отношению к составляющим ее популяциям продуцентов и редуцентов, амфиценоз же, в свою очередь, обладает этим свойством по отношению к своим элементам – ценомам.

Двухкомпонентный состав (рис. 1) характерен для транзитных амфиценозов, причем для транзитных ориентированных амфиценозов, трех- и более компонентный состав также вполне обычен. На каждой сукцессионной стадии представлены, как правило, регрессивные элементы предыдущей стадии и прогрессивные элементы формирующейся следующей стадии. Достаточно долго могут сохраняться и представители ранних этапов сукцессии.

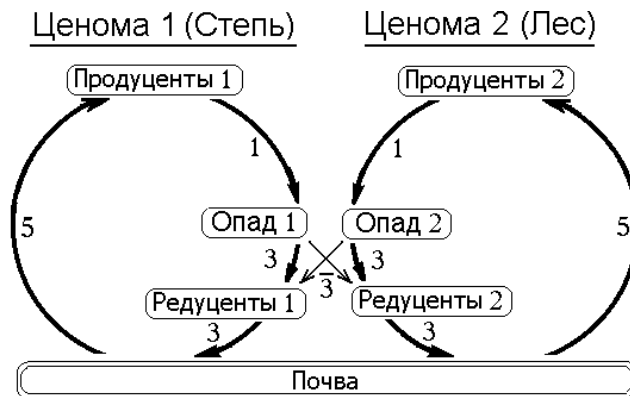


Рис. 1. Принципиальная схема двухкомпонентного амфиценоза

Определяющим фактором, формирующим цельную систему из двух отдельных ценом, является общность почвенного блока. Биогенные элементы, поступающие в почвенный раствор в результате деятельности редуцентов обеих ценом, составляют некий общий фонд, одинаково доступный для обоих блоков продуцентов. Именно через почвенный блок ценомы взаимодействуют между собой, в результате чего та из них, которая в большей степени «переключает» на себя поток биогенных элементов из почвы, побеждает в конкурентной борьбе и вытесняет другую ценому из БГЦ. (В рамках настоящей модели мы не рассматриваем конкуренцию за еще один важный ресурс – фотосинтетически активную радиацию). Таким образом, модель отражает тот общепринятый факт, что «именно почвы являются той основой, которая связывает в единое целое всю биосферу» (Моисеев, 1990).

В качестве дополнительного фактора, связывающего две ценомы в единое целое, выступает определенная взаимозаменяемость редуцентов в разложении продуктов жизнедеятельности продуцентов. Хотя и наблюдается видовая специфичность сапротрофов, связанных с тем или иным видом автотрофов (Стриганова, 1980), все же абсолютно жесткой привязки быть не может. Поэтому кроме основных потоков 3, связанных с разложением мертвой органики, введем в рассмотрение потоки $\bar{3}$, отражающие возможность разложения опада, продуцируемого одной из ценом, редуцентами, связанными с другой ценомой.

В аналогичной схеме, отражающей структуру трехкомпонентного амфиценоза (рис. 2), почвенный блок по-прежнему является ядром, объединяющим БГЦ в единое целое. Кроме того, существуют потоки $\bar{3}$ и $\bar{3}$, попарно соединяющие редуцентов одной ценомы с блоком опада другой.

Особый статус почвы в структуре амфиценоза подтверждается данными об относительной самостоятельности этого элемента БГЦ (Дылис, 1982). С позиций системного анализа «независимость» почвенного блока может быть объяснена его одновременной принадлежностью нескольким круговоротам.

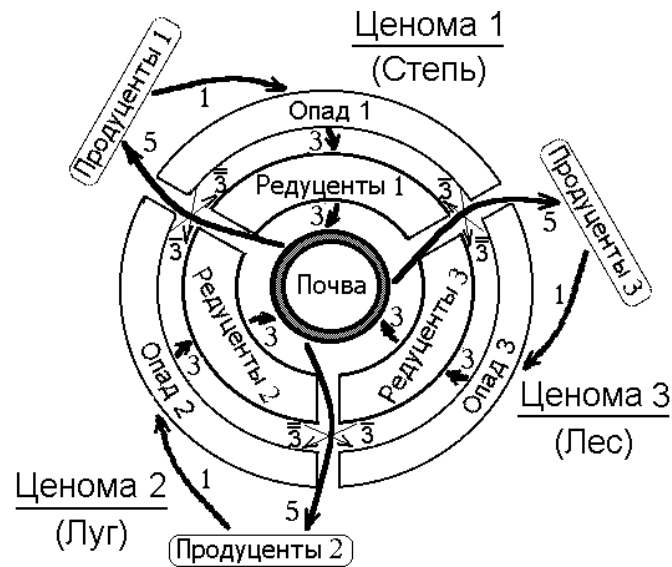


Рис. 2. Принципиальная схема трехкомпонентного амфиценоза

Простейшая модель двухкомпонентного амфиценоза (рис. 1 или, с количественными обозначениями интенсивностей потоков, рис. 3) и построенная на основе базовой модели амфиценоза (Чернышенко, 1997) имеет вид

$$\begin{cases}
 \frac{dx_1}{dt} = a_1 q x_1 - b_1 x_1 + e_1 (q_1^* - q + |q_1^* - q|) x_1, \\
 \frac{dp_1}{dt} = \alpha_1 b_1 x_1 + \lambda_1 s_1 y_1 - r_1 y_1 p_1 - \bar{r}_2 y_2 p_1, \\
 \frac{dy_1}{dt} = r_1 p_1 y_1 - s_1 y_1 + \bar{r}_1 p_2 y_1, \\
 \\
 \frac{dx_2}{dt} = a_2 q x_2 - b_2 x_2 + e_2 (q_2^* - q + |q_2^* - q|) x_2, \\
 \frac{dp_2}{dt} = \alpha_2 b_2 x_2 + \lambda_2 s_2 y_2 - r_2 y_2 p_2 - \bar{r}_1 y_1 p_2, \\
 \frac{dy_2}{dt} = r_2 p_2 y_2 - s_2 y_2 + \bar{r}_2 p_1 y_2, \\
 \\
 \frac{dq}{dt} = (1 - \alpha_1) b_1 x_1 + (1 - \lambda_1) s_1 y_1 - a_1 q x_1 + \\
 + (1 - \alpha_2) b_2 x_2 + (1 - \lambda_2) s_2 y_2 - a_2 q x_2 + E - Dq.
 \end{cases} \quad (1)$$

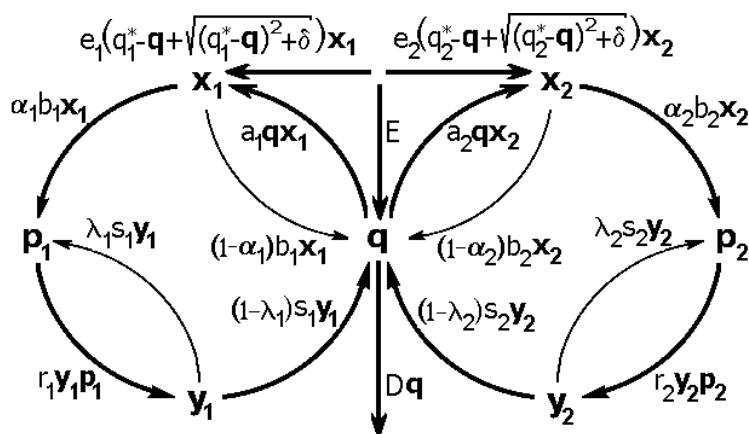


Рис. 3. Принципиальная схема потоков биогенного элемента в амфиценозе (при линейном взаимодействии между блоками)

Принцип исключения для ценом

Основной тип межценомных отношений, в противоположность внутривидовым, – это конкуренция, хотя только лишь к конкуренции они и не сводятся. Представляется вероятным, что именно межценомные взаимодействия являются основным механизмом, определяющим ход динамики БГЦ.

Отметим одну качественную особенность динамики амфиценоза. К ценам, его составляющим, применим аналог принципа исключения Гаузе. Сосуществование ценом возможно лишь при полностью согласованных значениях их параметров. В этом смысле модели типа (1) являются даже более жесткими, чем модель конкуренции Лотки-Вольтерры, которая допускает область сосуществования конкурирующих популяций, хотя и в узкой области параметров.

Проиллюстрируем этот факт на основе модели (1). Для каждой из ценом уравнение динамики биомассы продуцента определяет ненулевое равновесное значение q концентрации биомассы в почвенном растворе. Может существовать одно или два положения равновесия или же оно может отсутствовать. Сосуществование ценом возможно лишь в случае, когда равновесные значения q для двух ценом в рассматриваемой области параметров совпадают. В случае когда ценомы характеризуются достаточно высокой скоростью круговоротов (т. е. a_i и b_i достаточно велики), условие совпадения примет вид

$$b_1 / a_1 = b_2 / a_2 . \quad (2)$$

Иными словами, параметры двух ценом должны быть строго согласованы, хотя трудно себе представить экологические механизмы, которые обеспечивали бы такое совпадение.

Если условие (2) не выполняется, положения равновесия системы (1) будут содержать либо $x_1 = 0$, либо $x_2 = 0$. Иначе говоря, одна из ценом всегда вытесняет другую (рис. 4), что и подтверждает сформулированный принцип исключения.

Наблюдающееся сосуществование ценом (т. е. существование амфиценозов) объясняется либо его временным характером (в случае транзитных амфиценозов), либо выполнением соотношения (2) на границе двух моноценозов.

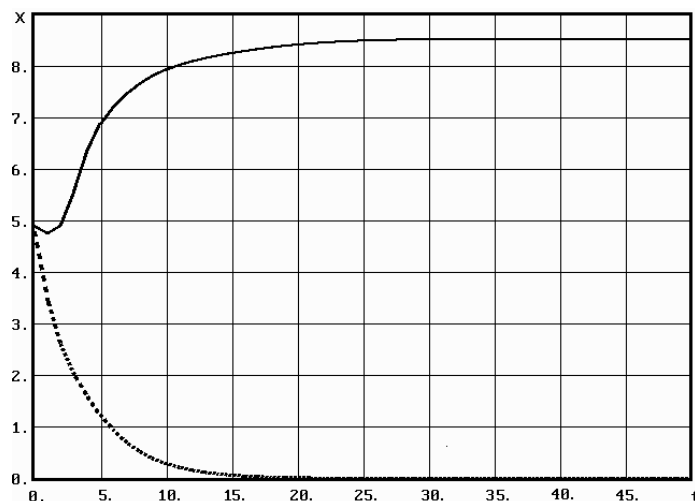


Рис. 4. Типичная динамика конкурентных отношений между ценами в амфиценозе (отражены показатели биомассы продуцентов)

Эффект перехода редуцентов из ценомы в ценому

Как отмечалось в пункте «БГЦ как полигенетическая система. Биогеоэкологическая совместимость ассоциаций», в случае прогрессивных сукцессий существуют два основных варианта исхода процесса взаимодействия растительных ассоциаций (ценом) в ходе сукцессионной стадии. В одном из них имеет место влияние предшествующей стадии на развитие новой ценомы не через (или не только через) изменение параметров экологической среды, но и через включение части ее популяций в новый складывающийся «гиперцикл» – прежде всего групп популяций, связанных детритными пищевыми цепями, а также, возможно, отдельных создителей и ассектаторов со своими консортами. Как пример ярко выраженной «базовой» ценомы, сохраняющейся (каждый раз в несколько трансформированной форме) во всех формирующихся на ее основе биогеоценозах, можно назвать почвенный микробоценоз. В ходе сукцессий часть блока редуцентов передается, так правило, из предыдущей ценомы в новую, ее сменяющую.

Рассмотрим эффект перехода блока редуцентов из одной ценомы в другую в ходе сукцессионного процесса. Воспользуемся упрощенной модификацией модели (1), схема потоков элемента для которой приведена на рис. 5:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = a_1 q x_1 - b_1 x_1, \\ \frac{dp_1}{dt} = \alpha_1 b_1 x_1 - r_1 y_1 p_1 - \bar{r}_2 y_2 p_1, \\ \frac{dy_1}{dt} = r_1 p_1 y_1 - s_1 y_1 + \bar{r}_1 p_2 y_1, \\ \frac{dx_2}{dt} = a_2 q x_2 - b_2 x_2, \\ \frac{dp_2}{dt} = \alpha_2 b_2 x_2 - r_2 y_2 p_2 - \bar{r}_1 y_1 p_2, \\ \frac{dy_2}{dt} = r_2 p_2 y_2 - s_2 y_2 + \bar{r}_2 p_1 y_2, \end{cases} \quad (3)$$

$$\frac{dq}{dt} = s_1 y_1 - a_1 q x_1 + s_2 y_2 - a_2 q x_2$$

В модели не учитываются связи с абиотической частью БГЦ и возвратные потоки в круговороте.

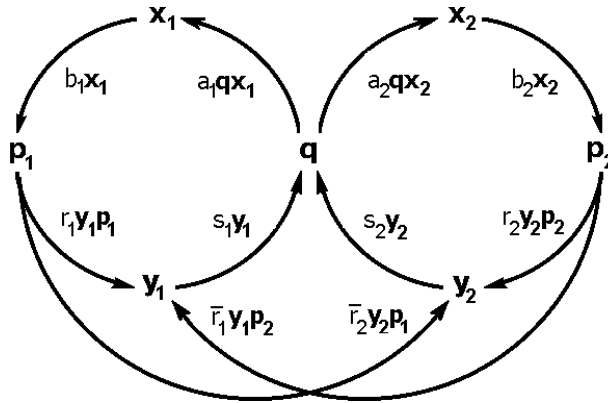


Рис. 5. Упрощенная схема двухкомпонентного амфиценоза с межценовым обменом элемента через блоки редуцентов

Тот факт, что редуценты каждой из ценом используют мертвую органику обоих круговоротов, делает их конкурентами с общей нишей. В соответствии с принципом Гаузе можно ожидать, что один из блоков редуцентов вытеснит другой. Поскольку, как было показано выше, в ходе сукцессии останется одна цена, победивший в конкуренции блок редуцентов войдет в ее состав. Это может быть как его исходная цена, так и конкурирующий круговорот. В последнем случае произойдет замена блока редуцентов в «победившей» цене.

Пусть амфиценоз характеризуется более эффективной первой ценомой:

$$a_1 = 0,2; \quad a_2 = 0,1; \quad b_1 = 0,1; \quad b_2 = 0,2; \quad s_1 = s_2 = 0,5$$

Начальные параметры ценом:

$$x_1^{(0)} = x_2^{(0)} = 5; \quad y_1^{(0)} = y_2^{(0)} = 1; \quad p_1^{(0)} = p_2^{(0)} = 0; \quad q^{(0)} = 0$$

Имея явное превосходство по экологическим показателям, первая цена быстро вытесняет вторую (динамика биомассы продуцентов изображена на рис. 4).

Интенсивность использования блоками продуцентов мертвой органики другой ценомы задаем коэффициентами

$$\bar{r}_1 = 0,1; \quad \bar{r}_2 = 0,3 \quad (4)$$

т. е. редуценты второй ценомы в большей степени используют опад первой, чем редуценты первой ценомы – опад второй. С этой точки зрения редуценты второй ценомы имеют преимущество перед своими конкурентами из первой.

Рассмотрим два случая.

1. Пусть интенсивность потребления редуцентами мертвой органики своих ценом задается равенствами

$$r_1 = 0,4; \quad r_2 = 0,5 \quad (5)$$

Как видно на рис. 6, в конечном итоге редуценты второго блока вымирают, и первая цена остается со своим блоком редуцентов.

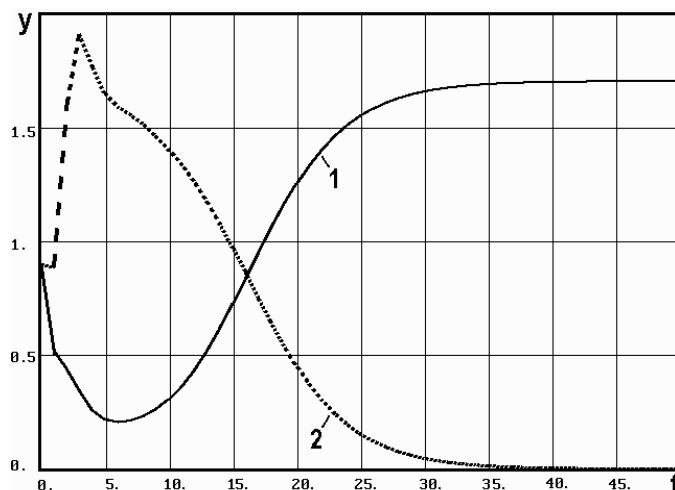


Рис. 6. Динамика амфиценоза: случай сохранения доминирующей ценомой блока редуцентов

Преимущество блока редуцентов первой ценомы объясняется тем фактом, что он более эффективно использует мертвую органику первой ценомы, которая побеждает в ходе сукцессии. Как видно из (4), (5), интенсивность поглощения элемента из опада первой ценомы редуцентами первой ценомы равна 0,4, а редуцентами второй ценомы – 0,3.

Численные эксперименты с моделями амфиценозов показывают, что в БГЦ всегда остается тот блок редуцентов, который имеет больший коэффициент поглощения элемента из мертвой органики ценомы, формирующей в результате сукцессии этот БГЦ. Поток элемента через БГЦ «выбирает» наиболее широкое «русло» среди возможных путей круговорота.

Временное превосходство второго блока редуцентов в начале сукцессий, которое видно на рис. 6, объясняется его значительным превосходством в использовании мертвой органики второй ценомы. Однако поскольку биомасса второй ценомы быстро снижается (рис. 4), это обстоятельство теряет значение, и вскоре наблюдается резкое снижение биомассы второго блока редуцентов.

2. В этом случае интенсивность потребления элемента из мертвой органики блоками редуцентов своей ценомы задается коэффициентами

$$r_1 = 0,3 ; \quad r_2 = 0,3 . \quad (6)$$

Динамика модели (3) отражена на рис. 7.

Равенства (3), (6) определяют тот малореальный случай, когда экологические параметры блоков редуцентов совпадают. Для обоих интенсивность потребления мертвой органики первой ценомы (в данном случае – определяющий фактор) равна 0,3. Как следствие, они сосуществуют в победившей ценоме.

Преимущество второго блока редуцентов, заключающееся в большей интенсивности потребления опада второй ценомы, сказывается в начале процесса. «Нарастив» за счет этого фактора в ходе сукцессии большую биомассу, он занимает в ценоме доминирующее положение.

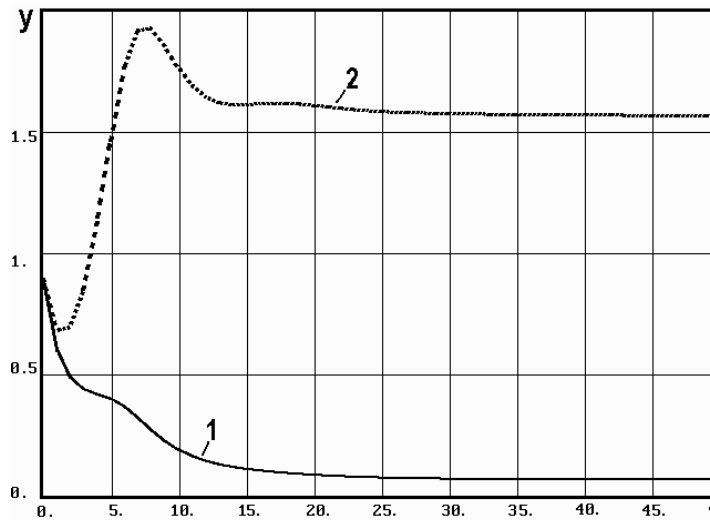


Рис. 7. Динамика амфиценоза: случай сосуществования двух блоков редуцентов в доминирующей цене

Выводы и перспективы дальнейших исследований

Предложенные модели позволяют достаточно адекватно описывать динамические эффекты, присущие амфиценозам: исключение растительных группировок, переход отдельных популяций из группировки в группировку и т. п. Характерную для амфиценозов «борьбу» круговоротов удалось описать системой дифференциальных уравнений, состоящей из двух или более циклов, связанных через уравнение почвенного блока. Система описывает сукцессионную динамику, характерную для лесных биогеоценозов в степи.

Дальнейшее развитие модели амфиценоза должно идти главным образом в направлении ее практического применения для решения задач степного лесоведения. Во-первых, должны изучаться вопросы, связанные с идентификацией параметров модели, которые, кроме всего прочего, могут играть роль макропараметров экосистемы, численно характеризующих ее динамические свойства. Во-вторых, должна совершенствоваться структура модели путем уточнения характера связей между элементами системы и ее дополнения уравнениями, описывающими динамику параметров среды.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А. Н. Системное познание мира. – М.: Политиздат, 1985. – 263 с.
 Агесс П. Ключи к экологии. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1982. – 98 с.
 Александров Г. А., Логофет Д. О. Динамическая модель совместного круговорота органического вещества и азота в биоценозе переходного болота // Математическое моделирование биогеоценологических процессов. – М.: Наука, 1985. – С. 80-97.
 Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 368 с.
 Алёхин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. – 1936. – № 5. – С. 27-39.
 Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии; его структуре и объёме // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, № 2. – С. 161-183.
 Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. – М.: Наука, 1986. – 296 с.
 Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Научные записки ДГУ. – Д., 1948. – Т. 30. – С. 87-89.
 Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
 Вернадский В. И. Живое вещество. – М.: Наука, 1978. – 358 с.

- Гасанов Х. Н. Климат, почвы и биологический круговорот вещества. – Баку: Элм, 1980. – 175 с.
- Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биохимических циклов в травяных экосистемах. – М.: МГУ, 1978. – 168 с.
- Гильманов Т. Г., Базилевич Н. И. Концептуально-балансовая модель круговорота органического вещества в экосистеме луговой степи // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1983. – № 1. – С. 32-49.
- Глазовская М. А. Биогенное накопление и возможные превращения химических элементов в почвах (факты и гипотезы) // Почвоведение. – 1974. – № 6. – С. 3-16.
- Грицан Ю. И., Баранов Г. В., Карась Л. Н. Опыт компьютерного моделирования конструкций лесных культур биогеоценозов степной зоны Украины // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 53-59.
- Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. – М.: МГУ, 1978. – 152 с.
- Дылис Н. В. О связанности и автономности компонентов биогеоценоза // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М.: Наука, 1982. – С. 23-27.
- Евреинев Э. В. Информациология ноосферной и биокомпьютерной идентификации и распределенной обработки информации // Проблемы информациологии и мирового информационного сообщества. – М.: Информациология, 1997. – С. 108-111.
- Емельянов И. Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. – К.: Ин-т зоологии АН Украины, 1992. – 64 с.
- Емельянов И. Г. Принципи структурно-функціональної організації та еволюція екосистем: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – К., 1994. – 48 с.
- Емшанов Д. Г. Пограничность, амфиценотические явления в лесных экосистемах и очередные задачи их изучения // Экологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1-2. – С. 99-108.
- Заварзин Г. А. Смена парадигм в биологии // Вест. РАН. – 1995. – Т. 65, № 1. – С. 8-23.
- Зонн С. В., Травлев А. П. Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв. – К.: Наук. думка, 1989. – 216 с.
- Зонн С. В., Травлев А. П. Алюминий. Роль в почвообразовании и влияние на растения. – Д.: ДГУ, 1992. – 224 с.
- Камшилов М. М. Биотический круговорот. – М.: Наука, 1970. – 160 с.
- Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Ильина Л. С. Экологические функции лесных почв // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. – М.: Наука, 2003. – С. 206-214.
- Ковда В. А. Биохимические циклы в природе и их нарушение человеком. – М.: Наука, 1975. – 74 с.
- Криволицкий Д. А., Покаржевский А. Д. Введение в биогеоценологию. – М.: МГУ, 1990. – 104 с.
- Ляпунов А. А. Математическая интерпретация биологических закономерностей // Математическое моделирование жизненных процессов. – М.: Мысль, 1968.
- Матвеев Н. М. Оптимизация системы экоморф растений А. Л. Бельгарда в целях фитоиндикации экотопа и биотопа // Вісник ДНУ. Біологія. Екологія. – 2003. – Т. 11, № 2. – С. 105-113.
- Мойсеев Н. Н. Человек и ноосфера. – М.: Молодая гвардия, 1990. – 352 с.
- Молешотт Я. Вращение жизни в природе. – М.: СПб., 1868. – 426 с.
- Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 576 с.
- Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. – М.: Наука, 1985. – 264 с.
- Покаржевский А. Д., Криволицкий Д. А. Запасы и потоки информации в экосистемах лесостепной дубравы и луговой степи: значение фосфора // ДАН. – 1992. – Т. 326, № 6. – С. 1102-1105.
- Работнов Т. А. О биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81, № 2. – С. 82-90.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. – М.; Ленинград: Наука, 1965. – 254 с.
- Розенберг Г. С. О периодизации экологии // Экология, 1992. – № 4. – С. 3-19.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). – М.; Ленинград: Книга, 1928. – 234 с.
- Сукачев В. Н. Идеи развития в фитоценологии // Сов. ботаника. – 1942. – № 1-3. – С. 5-17.

- Тимофеев-Ресовский Н. В. Популяции, биогеоценозы и биосфера Земли // Математическое моделирование в биологии. – М.: Наука, 1975. – С. 19-29.
- Флейшман Б. С., Крапивин В. Ф. О системном подходе в биоценологии // Информационные методы в системах управления, измерений и контроля. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – Т. 2. – С. 322-332.
- Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: ДГУ, 1992. – 236 с.
- Чернышенко С. В. О математическом моделировании динамической структуры биогеоценозов // Экологія та ноосферологія. – 1997. – Т. 3, № 1-2. – С. 65-86.
- Чернышенко С. В. Биогеоценологический подход к проблемам создания малых замкнутых экосистем // Всеукр. молодіжна наук.-прак. конф. «Людина і космос». – Д.: НКА України, 1999а. – С. 225.
- Чернышенко С. В. Иерархические двухуровневые модели биогеоценозов: построение и оценка сложности // Экологія та ноосферологія. – 1999б. – Т. 6, № 1-2. – С. 38-45.
- Чернышенко С. В. Задачи оптимального управления процессами лесной рекультивации нарушенных земель // Экологія та ноосферологія. – 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 136-150.
- Чорнобай Ю. Н., Царик Й. В. Интенсивность биологического круговорота в коренных и производных биогеоценозах Карпат // Лесоведение. – 1981. – № 6. – С. 32-38.
- Шилов И. А. Структура живых систем биосферы и биогеоценология // Общие проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1990. – С. 4-9.
- Якуба М. С. Характер та амплітуда біологічного кругообігу органо-мінеральних речовин у штучних лісових біогеоценозах степу // Питання степового лісознавства та лісової рекультивції земель. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 99-104.
- Bundy A. The computer modelling of mathematical reasoning. – N.-Y.: McGraw-Hill, 1983.
- De Ruiter P. C., Neutel A.- M., Moore J. C. Modelling food webs and nutrient cycling in agroecosystems // Trends in Ecology and Evolution, 1994. – Vol. 9. – P. 378-383.
- DeAngelis D. L. Dynamics of nutrient cycling and food webs.– N.-Y.: Chapman & Hall, 1992. – 270 p.
- Krebs C. J. Ecology. – N.-Y., Harlow: Addison Wesley, 1994. – 802 p.
- Maurer B. A. Untangling ecological complexity. – Chicago & London: University of Chicago Press, 1999. – 251 p.
- Roughgarden J. Perspectives in ecological theory. – Princeton: Princeton University Press, 1989. – 394 p.

Надійшла до редколегії 09.03.05