

ЭКОМОРФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ А. Л. БЕЛЬГАРДА КАК ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА ДЛЯ МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

В. С. Чернышенко, Я. Ю. Лысенко

Дніпропетровський національний університет

ЕКОМОРФІЧНИЙ АНАЛІЗ О. Л. БЕЛЬГАРДА ЯК ТЕОРЕТИЧНА ОСНОВА ДЛЯ МАТЕМАТИЧНОГО ПРОГНОЗУВАННЯ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ

Пропонується модель математичної екології для прогнозування розвитку неоднорідних біогеоценозів (амфіценозів) з урахуванням конкретних умов середовища та особливостей взаємодії популяцій екоморф. Запропоновані алгоритми ідентифікації параметрів моделі на базі реальних даних, які отримані в ході польових робіт. Розглянуто приклад використання результатів екоморфичного аналізу для степової цілини (пробна площа 201).

Ключові слова: екоморфичний аналіз О. Л. Бельгарда, математичні моделі, топологія, амфіценози, динаміка популяцій, конкуренція.

V. S. Chernyshenko, J. J. Lysenko

Dnipropetrovsk National University

A. L. BELGARD'S ECOMORPH ANALYSIS AS A THEORETICAL BASIS FOR MATHEMATICAL PREDICTION OF POPULATIONS DYNAMICS

A mathematical model for prediction of dynamics of non-homogenous ecosystems (amphycoenoses) is proposed. It takes into account certain environment conditions and peculiarities of ecomorphs' interaction. Algorithms of parameter identification on the base of ecological data are proposed. An example showing how real data gained while ecomorph analysis of 201 sample areas is considered.

Keywords: A. L. Belgard's ecomorph analysis, mathematical models, topology, amphycoenoses, populations dynamics, competition.

Экоморфический анализ, предложенный А. Л. Бельгардом в монографии «Лесная растительность юго-востока УССР» (1950), широко используется в экологии. Этот тонкий аппарат для изучения экосистем построен на использовании информации о требованиях, составляющих биогеоценоз популяций к параметрам среды (температуре, освещенности, питательным веществам, влажности) и позволяет определять уровень моноценотичности экосистем. Благодаря своей четкой и однозначной структурированности эта классическая концепция естественным образом может быть описана с помощью языка математической биологии.

Отметим, что экоморфический анализ применим не только на экосистемном, но и на популяционном уровне. В последнем случае учитываются различные фенотипы одного и того же вида или территориально разобщенные субпопуляции, имеющие несколько различающиеся экологические оптимумы. При этом мы считаем, что внутри одного вида сосуществуют экоморфически различные формы.

Взаимодействие экоморф (прежде всего, в ходе их конкуренции за экологические ресурсы) может приводить к изменению их относительной представленности в системе или, точнее говоря, вызывать автогенные сукцессии. Во многих случаях экоморфическая неоднородность может свидетельствовать о неустойчивости экосистем или популяций, о существовании некоторых тенденций в их развитии. Используя терминологию А. Л. Бельгарда (1948), подобные неоднородные экосистемы могут быть названы амфиценозами. Именно динамика амфиценозов, рассматриваемых как система из двух конкурирующих экоморф, имеющих различные экологические оптимумы и по-разному реагирующих на изменение внешних факторов, будет рассматриваться в настоящей работе как объект для моделирования.

Хотя экоморфический анализ (совместно с анализом возрастной структуры отдельных группировок) может многое прояснить в тенденциях развития амфиценоза, детали динамики такого существенно нелинейного процесса, как сукцессионные смены экоморф, биологически могут быть выяснены лишь путем многолетних наблюдений и использования для обработки накопленных данных методами математической статистики. Недостатком такого подхода являются большие затраты времени и материальных ресурсов. Альтернативой является концентрация знаний о процессе в математических моделях и их использование для прогнозирования (на основе количественных оценок экологических предпочтений видов и их экоморфологических характеристик) развития амфиценозов в данных условиях среды и во взаимодействии с другим видами или субпопуляциями.

Для построения модели взаимодействия экоморф в качестве отправной точки была выбрана классическая модель конкуренции Лотки-Вольтерры (Вольтерра, 1976; Lotka, 1925):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_x \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x} \right) - L_{xy} \cdot x \cdot y ; \\ \frac{dy}{dt} = r_y \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y} \right) - L_{yx} \cdot x \cdot y . \end{cases} \quad (1)$$

Здесь $x(t)$, $y(t)$ – численности двух популяций, составляющих экосистему; r_x , r_y – коэффициенты их роста; K_x , K_y – их предельные численности (емкость среды для каждой из экоморф); L_{xy} , L_{yx} – коэффициенты конкуренции (положительные параметры), характеризующие степень влияния одной конкурирующей популяции на другую.

В целом хорошо отражая суть биологических процессов, модель слишком проста, чтобы адекватно описывать конкретные процессы, что вызвало необходимость разработки большого количества различных ее обобщений (Грин, 2003). Уровень конкуренции в модели предполагается абсолютно стабильным, он не может динамически менять свой характер. В модели не учитываются возможные пространственные аспекты конкуренции, ее предпочтительнее использовать, главным образом, для описания конкуренции подвижных организмов. Растения же привязаны к своему местообитанию с определенным набором экологических факторов, и ход конкуренции во многом зависит от этих факторов. Кроме того, растительные популяции могут демонстрировать определенную экологическую «пластичность» (Pianca, 1994) – они могут изменять свою «стратегию» (в частности, конкурентную) как путем изменения поведения особей («быстрая реакция»), так и путем изменения представленности в популяции различных генотипов («среднесрочная реакция») (С. В. Чернышенко, 2006).

Для прогнозирования динамики амфиценоза построим модель, учитывающую (хотя бы до некоторой степени) названные аспекты. В основу модели конкуренции положим энергетический подход. Считается, что каждая из популяций характеризуется определенной «мощностью», т. е. количеством энергии, которой она располагает для реализации своих экологических функций. В рамках модели конкуренции предполагаем, что популяция выполняет две основные функции: обеспечивает свое собственное развитие (размножение, наращивание биомассы и т.п.) и конкурирует с экологически близкими видами

Мощность популяции, в зависимости от ее численности, будем оценивать в соответствии с логистической моделью (Бигон, 1989):

$$P_x = r_x \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x} \right) \quad (2)$$

Здесь, как и ранее, r_x – скорость роста популяции; K_x – предельная равновесная численность, которую популяция может достигнуть в данном местообитании.

Классическая модель (1) соответствует предположению, что все энергетические ресурсы популяций направлены на прогрессивное развитие, наличие же конкуренции вносит в этот процесс помехи, что снижает скорость ее развития (делая ее иногда даже отрицательной). В связи с этим необходимо использовать иное представление: энергетические ресурсы, которые ограничены и определяются соотношением (2), делятся популяцией между двумя процессами развития: оптимальным (без антагонистической конкуренции) и резко-конкурентным. В качестве факторов, влияющих на энергетические возможности популяций, выступают: излучение солнца, поглощаемое листвой и, в меньшей степени, вода и питательные вещества, извлекаемые из земли корнями растений. Часть, идущая на конкуренцию, определяется численностями популяций-конкурентов аналогично модели (1) (при нулевой численности одной из них расходы на конкуренцию другой также будут нулевыми), а также параметром L_x , отражающим степень нацеленности популяции на конкуренцию. При $L_x = 0$ популяция не угнетает конкурента, направляя все ресурсы на собственное развитие (хотя, возможно, страдает от угнетения конкурентом). При неограниченном росте L_x популяция направляет все больше энергии на конкуренцию, доля которой в общем энергетическом балансе приближается к единице. Исходя из этих соображений, можно получить вместо (1) обобщенную модель конкуренции (Чернышенко, 2006а):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_x \cdot \frac{1}{1+L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right) - r_y \cdot \frac{L_y \cdot x \cdot y}{1+L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right); \\ \frac{dy}{dt} = r_y \cdot \frac{1}{1+L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) - r_x \cdot \frac{L_x \cdot x \cdot y}{1+L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right); \end{cases} \quad (3)$$

В ходе математических исследований (Чернышенко, 2006б) было доказано, что топология фазового портрета зависит от четырех параметров: (4), (5), (6), (7).

В зависимости от знака D система имеет либо один, либо три положения равновесия. Знаки величин $(\delta-1)$, $D_j(x)$, $\text{tr}J(x)$ в «нетривиальных» положениях равновесия определяют фазовую топологию модели. Таким образом, вычислив значения этих четырех параметров, можно предугадать возможный исход их взаимодействия в зависимости от начальных данных.

Были найдены все возможные варианты топологии (3) – восемь различных топологических портретов (рис. 1–8). Во всех случаях устойчивыми являются положения равновесий с ненулевыми значениями обеих координат. Этим модель (3) радикально отличается от вольтерровской модели (1), где, как правило, одна из популяций вымирает. В энергетической же модели (3) значительное снижение численности одной из популяций ведет к резкому уменьшению уровня конкуренции, что дает возможность слабому конкуренту существовать, хотя и в угнетенном состоянии.

В случае, показанном на рис.1, имеется одно положение равновесия, соответствующее случаю явного доминирования одной из популяций (в приведенном примере – второй). При любом начальном количестве представителей популяций x и y основную часть экологической ниши со временем займет популяция y . Решения имеют периодический характер. Например, если исходно биомасса y мала, то популяция x начинает быстро развиваться, занимает доминирующие позиции, вытесняя конкурента, но затем, через небольшой промежуток времени, популяция y , лучший конкурент, нарастит свою численность, а x , напротив, резко снизится. В ходе подобных колебаний постепенно достигается равновесное соотношение популяций.

На рис. 2 показан случай, когда положение равновесия вновь единственное, однако соответствует примерно равной представленности видов. Популяции не являются жесткими конкурентами и в результате обе достигают в равновесии почти максимального развития.

Случай, показанный на рис. 3, характеризуется двумя положениями равновесия. Популяция, имеющая даже минимальный перевес в начальной численности, занимает основную долю ниши. На рис. 5 одно из положений равновесия соответствует доминированию второй популяции, а другое – доминированию первой. При этом вто-

рой аттрактор является предельным циклом, а не точкой. В пределе будет наблюдаться бесконечные колебания численностей популяций вокруг некоторых средних значений.

$$D = \frac{K_x^3 r_y^2}{r_x^4 K_y^3 l_x^3 l_y^3} (4K_x^3 K_y^3 r_x r_y l_x l_y \sqrt{l_x l_y} - 27K_x K_y^3 r_y^2 l_x l_y - 6K_x^2 K_y^2 r_x r_y l_x l_y - 27K_x^3 K_y r_x^2 l_x l_y + 192K_x K_y r_x r_y \sqrt{l_x l_y} + 256r_x r_y); \quad (4)$$

$$D_J(x) \equiv \left(\frac{r_x (\sqrt{l_y/l_x} - \sqrt{l_x/l_y})}{(1 + \sqrt{l_y/l_x})(1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \frac{r_y (\sqrt{l_x/l_y} - \sqrt{l_y/l_x})}{(1 + \sqrt{l_x/l_y})(1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \right)^2 - 4 \left(\frac{x r_x}{K_x (1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \frac{r_y}{x K_y \sqrt{l_x l_y} (1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \right) \times \left(\frac{r_x (\sqrt{l_y/l_x} - \sqrt{l_x/l_y})}{(1 + \sqrt{l_y/l_x})(1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \frac{r_y (\sqrt{l_x/l_y} - \sqrt{l_y/l_x})}{(1 + \sqrt{l_x/l_y})(1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \right) + \frac{4r_x r_y}{(1 + \sqrt{l_x/l_y})^2 (1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \times \left(\frac{4(\sqrt{l_y/l_x} - \sqrt{l_x/l_y})^2}{(1 + \sqrt{l_y/l_x})(1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \frac{r_y (\sqrt{l_x/l_y} - \sqrt{l_y/l_x})}{(1 + \sqrt{l_x/l_y})(1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \right)^2 + 16 - \frac{6x}{K_x (1 + \sqrt{l_x/l_y})} \left(3 + 3\sqrt{l_x/l_y} + \sqrt{l_y/l_x} + l_x/l_y - \frac{6}{x K_y \sqrt{l_x l_y} (1 + \sqrt{l_y/l_x})} (3 + 3\sqrt{l_y/l_x} + \sqrt{l_x/l_y} + l_y/l_x) \right) \quad (5)$$

$$trJ(x) = - \frac{2x r_x}{K_x (1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \left(\frac{r_x (\sqrt{l_y/l_x} - \sqrt{l_x/l_y})}{(1 + \sqrt{l_y/l_x})(1 + \sqrt{l_x/l_y})^2} + \frac{r_y (\sqrt{l_x/l_y} - \sqrt{l_y/l_x})}{(1 + \sqrt{l_x/l_y})(1 + \sqrt{l_y/l_x})^2} \right) - \frac{2r_y}{x \sqrt{l_x l_y} K_y (1 + \sqrt{l_y/l_x})^2}; \quad (6)$$

$$\delta = K_x K_y \sqrt{l_x l_y}; \quad (7)$$

Аналогично могут быть проинтерпретированы и другие рисунки.

При изучении экоморф коэффициенты модели (3) естественно считать функциями, зависящими от экологических факторов среды. Такими факторами могут быть среднегодовая температура или освещенность места, где произрастают составляющие популяцию виды.

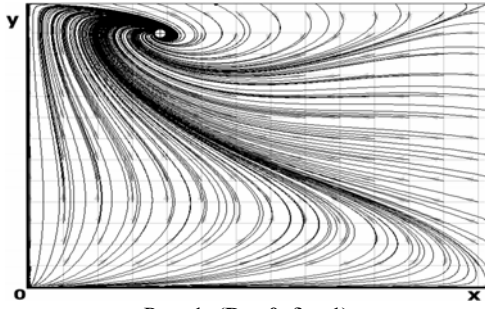


Рис. 1. ($D < 0, \delta > 1$)

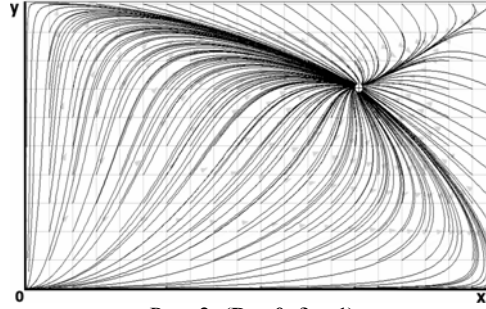


Рис. 2. ($D < 0, \delta < 1$)

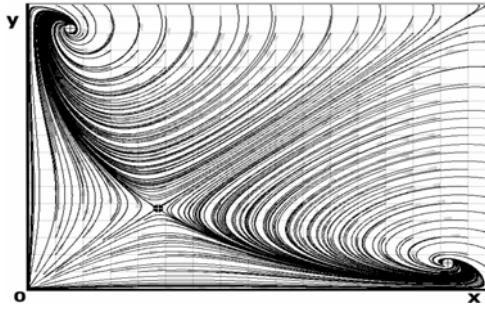


Рис. 3. ($D > 0, D_J(S_1) < 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_3) < 0, \text{tr}J(S_3) < 0$)

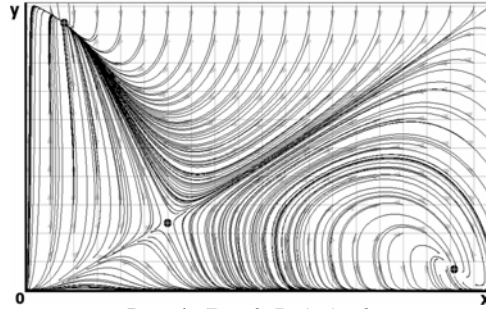


Рис. 4. ($D > 0, D_J(S_1) < 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_1) > 0, \text{tr}J(S_1) < 0$)

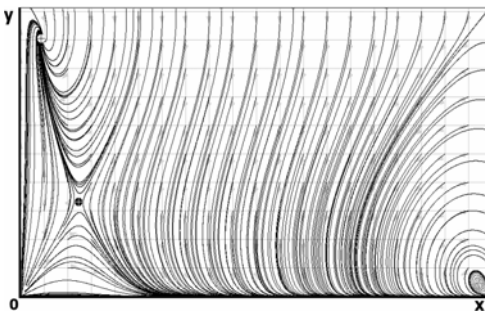


Рис. 5. ($D > 0, D_J(S_1) > 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_3) < 0, \text{tr}J(S_3) > 0$)

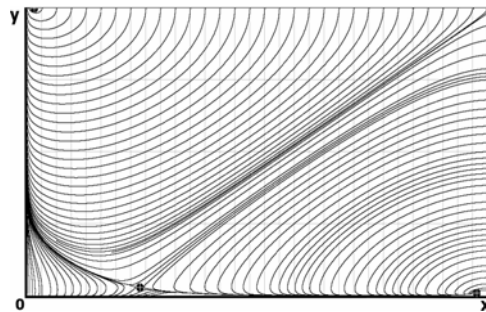


Рис. 6. ($D > 0, D_J(S_1) < 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_1) < 0, \text{tr}J(S_1) > 0$)

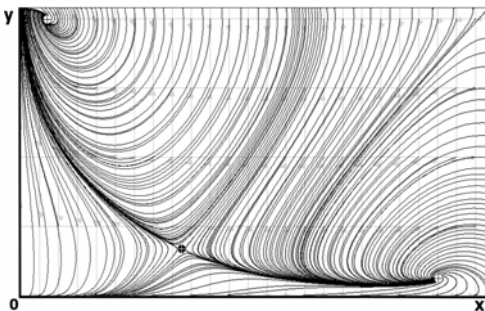


Рис. 7. ($D > 0, D_J(S_1) > 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_3) > 0, \text{tr}J(S_3) > 0$)

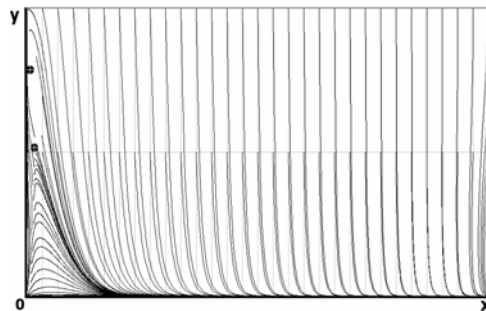


Рис. 8. ($D > 0, D_J(S_1) > 0,$
 $\text{tr}J(S_1) < 0, D_J(S_1) < 0, \text{tr}J(S_1) > 0$)

Предложим конкретные функции в соответствии с подходом В. С. Чернышенко (2005), описывающие коэффициенты r и K (коэффициент роста популяции и предельную плотность насыщения экологической ниши). Аргументами предложенных функций будут являться четыре основных фактора: тепло, вода, свет, плодородие почвы. В этот перечень могут быть включены и другие параметры, такие как характеристики воздуха или рельефа.

В качестве зависимости емкости экологической ниши от факторов среды было выбрано следующее уравнение:

$$K(\beta) = b_K \cdot e^{-\sum_{i=1,4} \frac{(\beta_i - \beta_{K(i)}^*)^2}{\alpha_{K(i)}}} \quad (8)$$

где β_i – значение одного из четырех факторов, коэффициент b_K определяет максимальное значение функции, а значит, и максимально возможную плотность популяций на единице пространства; $\alpha_{K(i)}$ позволяют изменять ширину экологической ниши популяции относительно i -го фактора (чем меньше $\alpha_{K(i)}$, тем шире ниша), коэффициенты $\beta_{K(i)}^*$ определяют расположение экологического оптимума на оси β_i . Количество учитываемых факторов может быть сокращено. Так, например, часто исследуется поведение растений при различных комбинациях температурных условий и условий влажности (2 фактора), влажности и плодородия почвы (2 фактора), освещенности, влажности и температуры (3 фактора), или же во внимание может приниматься лишь один из факторов. Так, в случае двухфакторного анализа функция $K(\beta)$ будет выглядеть приблизительно как двумерный нормальный закон распределения (рис. 9).

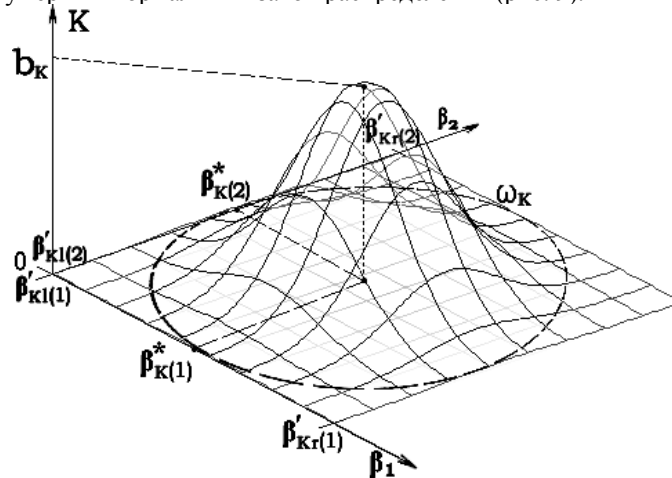


Рис. 9. График зависимости плотности насыщения экологической ниши от факторов среды

Пусть, к примеру, β_1 – это среднегодовая температура окружающей среды; β_2 – влажность, а рассматриваемая популяция – сосновый древостой, который может существовать при температурах от $-15, -3$ °C до $45, 55$ °C (Двораковский, 1983) и уровне транспирации в среднем 272 мм воды (Иванов, 1946). Введем следующие обозначения: $\beta_{K(1)}^*$ – это значение идеальной температуры для данной популяции; $\beta_{K(2)}^*$ – оптимальное количество воды, транспирируемое массой таких деревьев. Подставив значения $\beta_{K(1)}^*$ и $\beta_{K(2)}^*$ в качестве β_i в уравнение (2), получим оптимальные условия для существования представителей данной популяции, иными словами, максимально возможную предельную плотность насыщения b_K экологической ниши. При удалении от точки $(\beta_{K(1)}^*; \beta_{K(2)}^*; b_K)$ емкость ниши уменьшается и в определенный момент становится близкой к нулю, т. е. условия становятся непригодными для существования популяции.

В примере, когда в роли β_1 выступает среднегодовая температура, можно принять, что $\beta_{K(1)}^*$ составляет приблизительно $4-10$ °C (минимальная температура для прорастания семян хвойного древостоя), а $\beta_{K(2)}^*$ – $30-40$ °C (максимальная температура прорастания семян).

Выбранная зависимость (8) емкости экологической ниши от факторов среды обладает рядом важных качеств: она является гладкой, записана в предельно понятной форме и построена с учетом основных биологических принципов.

Зависимость коэффициента роста популяции от факторов среды представлена уравнением

$$r(\beta) = b_r - \sqrt{\sum_{i=1,4} \alpha_{r(i)}^2 (\beta_i - \beta_{r(i)}^*)^2 + 1} + 1 \quad (9)$$

Здесь β_i – значение одного из факторов среды. Коэффициент $\beta_{r(i)}^*$ задает оптимальное значение соответствующего фактора для выбранной группы растений, а b_r определяет максимально возможное значение функции $r(\beta)$, или, иными словами, определяет максимально возможную скорость роста популяции в идеальных условиях. Коэффициенты $\alpha_{r(i)}$ ($i=1..4$) предназначены для регулирования «растянутости» функции относительно осей β_i (чем больше значение $\alpha_{r(i)}$, тем больше радиус кривизны близ вершины функции в сечении плоскости $r\beta_i$). При малых $\alpha_{r(i)}$ популяция будет меньше зависеть от изменений климатических условий, а при больших – эта зависимость будет ярче выражена. На рис. 10 представлен двумерный вариант функции $r(\beta)$.

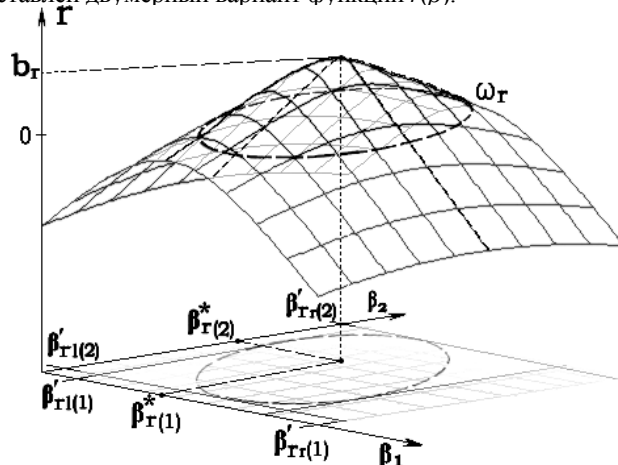


Рис. 10. График зависимости скорости роста популяции от факторов среды

Рассмотрим, как и ранее, в качестве β_1 – среднегодовую температуру окружающей среды, в качестве β_2 – влажность. Тогда $\beta_{K(1)}^*$ – это значение идеальной температуры для данной популяции, а $\beta_{K(2)}^*$ – оптимальное количество воды, транспирируемое массой деревьев (составляющих популяцию). Подставив значения $\beta_{K(1)}^*$ и $\beta_{K(2)}^*$ вместо β_i в уравнение (9), получим идеальные условия для существования популяции, или, иными словами, максимально возможную предельную насыщенную плотность b_K экологической ниши. В удалении от точки $(\beta_{K(1)}^*, \beta_{K(2)}^*, b_K)$ емкость ниши уменьшается, в определенный момент становится равной нулю, а затем – отрицательной.

Рассмотрим поведение модели (3) (с учетом зависимости коэффициентов от факторов среды) на основе реальных данных. Данные собраны при проведении экоморфического анализа степной целины (пробная площадь 201) летом 2007 года. Участок расположен между р. Самарой и ее притоком р. Сороковушкой, при этом занимает площадь около 120 га (Белова, 1997). Выбранный участок интересен тем, что является эталоном разнотравно-типчакково-ковыльной степи (Присамарский международный биосферный стационар им. А. Л. Бельгарда, Днепропетровская обл.). Здесь формируются почвы элювиальной группы, ее генетический тип – чернозем обыкновенный, карбонатный, малогумусный на лесоподобных суглинках. (Белова, 1999). Грунтовые воды залегают глубоко, с 40 м, увлажнение осуществляется только за счет атмосферных осадков, коэффициент увлажнения составляет 0,6 (Травлеев, 1976; Цветкова, 1992). Для климата степной целины характерны засушливость и континентально резкие перепады суточных температур (Грицан, 2000).

На исследуемом участке было заложено 6 пробных площадей в форме квадратов размером 100 м² по методу множественных площадок Раменского (Понятовская, 1964) и составлен список произрастающих на них видов (флористический состав). Была определена вертикальная структура фитоценоза, обилие, общее проективное покрытие, проективное покрытие каждого яруса и каждого вида. В каждом ярусе вы-

делены доминанты. Определение обилия производилось глазомерным методом учета с помощью шкалы Друде. Определение проективного покрытия осуществлялось визуально с помощью сетки Раменского методом скучивания одного вида к одному концу сеточки и перевода результата в процентное соотношение (Боголюбов, 1996). Для каждого вида были определены биоморфы, экоморфы и типы корневых систем (Бельгард, 1950)

На исследуемой пробной площади травяной покров сомкнутый. Преобладают травянистые многолетники. Основу травостоя составляет типчак бороздчатый (*Festuca valesiaca* Goud.s.l.). Из разнотравья преобладают молочай степной (*Euphorbia stepposa* Zoz. ex Prokh), полынь австрийская (*Artemisia austriaca* Jacq.), карагана кустарниковая (*Caragana frutex* (L.) K. Koch), шалфей дубравный (*Salvia tesquicola* L. (Klokov et Pobed.)), репейничек лекарственный (*Agrimonia eupatoria* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), шандра ранняя (*Marrubium praecox* Janka), синяк обыкновенный (*Echium vulgare* L.) и др. Травостой образует 3 надземных яруса. Ярусы выражены более-менее четко. В первом ярусе преобладают молочай степной (*Euphorbia stepposa* Zoz. ex Prokh), карагана кустарниковая (*Caragana frutex* (L.) K. Koch); во втором – шалфей дубравный (*Salvia tesquicola* L. (Klokov et Pobed.)), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), шандра ранняя (*Marrubium praecox* Janka), синяк обыкновенный (*Echium vulgare* L.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.); в третьем – типчак бороздчатый (*Festuca valesiaca* Goud.s.l.), полынь австрийская (*Artemisia austriaca* Jacq.) Средняя высота основной массы травостоя – 9–10 см. Проективное покрытие первого яруса травостоя составляет приблизительно 25 %, второго – 35 %, третьего – 45 %. Общее покрытие травостоя составляет около 85 %.

Была проведена экологическая паспортизация (по методу А. Л. Бельгарда), результаты которой приведены в табл. 1. На основе проведенной экоморфической паспортизации видов составляем соотношение экоморф в травостое степной целины (табл. 2)

Таблица 1

Экоморфическая паспортизация видов, которые входят в состав степной целины

Флористический состав по ярусам	Экоморфы (по А. Л. Бельгарду, 1950)					Проективное покрытие, %
	цено-	клима-	гелио-	трофо-	гигро-	
1	2	3	4	5	6	7
Травянистый I ярус (H1)						25,0
<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz. ex Prokh	St	HKr	He	MgTr	Ks	10,0
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	SilSt	HKr	He	MgTr	KsMs	2,0
<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	St	Ch	He	MgTr	Ks	10,0
<i>Carduus acanthoides</i> L. (C. fortior Klokov)	RuSt	T	He	MsTr	Ks	0,5
<i>Senecio jacobaeab</i> L.	St	HKr	He	MsTr	MsKs	1,0
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Pr	G	ScHe	MsTr	Ms	1,0
<i>Melica transsilvanica</i> Schur.	SilSt	HKr	ScHe	MsTr	KsMs	0,5
Травянистый II ярус (H2)						35,0
<i>Salvia tesquicola</i> L. (Klokov et Pobed.)	St	HKr	He	MgTr	Ks	6,0
<i>Marrubium praecox</i> Janka	St	HKr	He	MsTr	Ks	2,0
<i>Achillea millefolium</i> L.	PrSt	HKr	He	MgTr	KsMs	4,0
<i>Eryngium campestre</i> L.	St	G	He	MgTr	Ks	0,5
<i>Asperula montana</i> Waldit. et Kit.	PtrSt	HKr	He	MgTr	Ks	1,0
<i>Potentilla pilosa</i> Willd.	St	HKr	He	MgTr	MsKs	1,0
<i>Ambrosia artemisifolia</i> L.	Ru	T	ScHe	Og-	Ks	0,5
<i>Veronica austriaca</i> L.	SilSt	HKr	ScHe	MgTr	MsKs	0,5
<i>Galium mollugo</i> L. s. l.	SilSt	HKr	ScHe	MgTr	KsMs	0,5
	St	HKr	He	MsTr	Ks	1,0

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Stachys transsilvanica Schur				MsTr		
Bromopsis riparia (Rehmer)	PrSt	G	He		Ks	0,5
Holub	Ru	G	ScHe	MgTr	MsKs	0,5
Coronilla varia L.	RuSt	HKr	He	MgTr	Ks	2,0
Echium vulgare L.	St	HKr	ScHe	Og-	MsKs	3,0
Poa angustifolia L.	St	HKr	He	MgTr	Ks	1,0
Koeleria cristata (L.) Pers.	RuSt	G	ScHe	MgTr	MsKs	0,5
Elytrigia repens (L.) Nevski				MgTr		
Elytrigia intermedia (Host)	St	HKr	ScHe	MsTr	Ks	0,5
Nevski	St	HKr	He		Ks	10,0
Festuca valesiaca Goud.s.l.				MsTr		
				MgTr		
Травянистый III ярус (H3)						45,0
Festuca valesiaca Goud.s.l.	St	HKr	He	MgTr	Ks	30,0
Erigeron acris L.	Ru	HKr	ScHe	MsTr	Ks	0,5
Taraxacum officinale Wigg.	Ru	HKr	He	MgTr	KsMs	2,0
Potentilla argentea L.	PrSt	HKr	He	MgTr	KsMs	0,5
Convolvulus arvensis L.	Ru	G	ScHe	MgTr	MsKs	1,0
Plantago media L.	PrSt	HKr	He	MgTr	Ks	3,0
Medicago romanica Prod.	St	HKr	He	MgTr	Ks	2,0
Artemisia austriaca Jacq.	St	G	He	MgTr	Ks	6,0

Таблица 2

Соотношение экоморф в травостое степной целины

№ п/п	Экоморфы (по А. Л. Бельгарду, 1950)	Кол-во видов	Общее проективное покрытие, %
I	Ценоморфы		
1	Степные виды (St)	14	84,0
2	Лугово-степные (PrSt)	4	8,0
3	Лесо-степные (SilSt)	4	3,5
4	Сорные (Ru)	5	4,5
5	Сорно-степные (RuSt)	3	3,0
6	Скалисто-степные (PtrSt)	1	1,0
7	Луговые (Pr)	1	1,0
II	Гигроморфы		
1	Ксерофиты (Ks)	18	87,0
2	Мезоксерофиты (MsKs)	7	7,5
3	Ксеромезофиты (KsMs)	6	9,5
4	Мезофиты (Ms)	1	1,0
III	Трофоморфы		
1	Мегатрофы (MgTr)	20	94,5
2	Мезотрофы (MsTr)	10	8,0
3	Олиго-мегатрофы (Og-MgTr)	2	2,5
IV	Гелиоморфы		
1	Гелиофиты (He)	21	96,0
2	Сциогелиофиты (ScHe)	11	9,0
V	Климаморфы		
1	Терофиты (T)	2	1,0
2	Хамефиты (Ch)	2	16,0
3	Гемикриптофиты (HKr)	22	84,0
4	Геофиты (G)	6	4,0

Абсолютное превосходство принадлежит степантам (14 видов с общим покрытием 84,0 %); 4 вида относятся к лугово-степным (8,0 %); 5 видов – к сорно-полевым (4,5 %) и 3 вида – к сорно-степным (3,0 %), что является результатом интенсивного длительного выпаса; 4 вида относятся к лесо-степным (3,5 %); 1 вид – к скалисто-степным (1,0 %) и 1 вид – к луговым (1,0 %). Травостой степной целины характери-

зуются исключительным преобладанием ксерофитов – 18 видов с общим покрытием 87,0 %, к которым примешиваются ксеромезофиты – 6 видов (9,5 %) и мезоксерофиты – 7 видов (7,5 %). Среди трофоморф господствуют мегатрофы – 20 видов с общим покрытием 94,5 %, 10 видов относятся к мезотрофам (8,0 %). Среди гелиоморф преобладают гелиофиты – 21 вид с общим покрытием 96,0 %, сцеогелиофитов насчитывается 11 видов (10,5 %). Среди климаморф преобладают гемикриптофиты – 22 вида с общим покрытием 84,0 %, хамефитов насчитывается 2 вида (16,0 %), геофитов – 6 видов (4,0 %), терофитов – 2 вида (1,0 %). Таким образом, на исследуемой площади преобладают многолетние травянистые засухоустойчивые, светолюбивые растения, тяготеющие к почвам большого почвенного плодородия с нейтральной или слабощелочной реакцией.

Воспользуемся полученными данными как начальными параметрами в предложенной модели. Поставим задачу изучить возможную динамику существующих степных и лесостепных ценозов на пробной площади 201 при изменении таких факторов среды, как увлажнение и почвенное плодородие. Считаем, что существует территория, которую занимают представители двух ценоморф, – степь и лесостепь. Динамика популяций меняется в соответствии с уравнением (3), причем коэффициенты r , K согласно уравнениям (8) и (9). Далее мы будем рассматривать исключительно два экологических фактора – увлажнение и количество питательных веществ в почве, таким образом, выражения (8) и (9) у нас – функции от двух аргументов.

Во время полевых исследований были сделаны умозрительные оценки требований ценозов к среде по 10-балльной шкале (табл. 3). Фактор увлажнения среды был оценен в 4 балла, количество питательных веществ – в 8 баллов.

Таблица 3

Оценка требования ценозов к среде

Факторы среды	Требования к факторам среды степного ценоза			Требования к факторам среды лесостепного ценоза		
	Минимум	Оптимум	Максимум	Минимум	Оптимум	Максимум
Увлажнение	1	5	7	5	6	9
Почвенное плодородие	6	8	10	1	7	9

Запишем значения параметров функций $K(\beta)$ и $r(\beta)$: b_{T_x} , b_{K_x} (максимально возможные значения функций) были выбраны равными 10 и 7 соответственно; b_{T_y} , b_{K_y} – 10 и 5. Оставшиеся параметры функций выберем качественно соответствующим значениям, приведенным в табл. 3: экологические оптимумы для популяций качественно $\beta_{K(1)x}^*$, $\beta_{K(2)x}^*$, $\beta_{r(1)x}^*$, $\beta_{r(2)x}^*$ – 0.5, 1.2, 0.5, 1.2, для 2-й: $\beta_{K(1)x}^*$, $\beta_{K(2)x}^*$, $\beta_{r(1)x}^*$, $\beta_{r(2)x}^*$ – 1.4, 0.8, 1.4, 0.8; $\alpha_{T(1)x}$, $\alpha_{T(2)x}$, $\alpha_{K(1)x}$, $\alpha_{K(2)x}$ равны 1.5, 3.5, 2.1, 2.7; $\alpha_{T(1)y}$, $\alpha_{T(2)y}$, $\alpha_{K(1)y}$, $\alpha_{K(2)y}$ – 3, 0.5, 2, 1.5. Начальные биомассы популяций, согласно табл. 2, для степи равны 84 % от K_x – максимально возможного значения при данных условиях, для лесостепи – 3,5 % от K_y .

В ходе расчетов была составлена матрица со значением биомасс ценозов в зависимости от факторов среды. Наглядно эта матрица представлена графически на рис. 11.

На рис. 3 фактор β_1 – влажность; β_2 – почвенное плодородие. Интервалы, на которых изучалась динамика: $0.1 \leq \beta_1 \leq 1.6$, $0.1 \leq \beta_2 \leq 1.6$. Полученная область была покрыта сеткой 50x50 (ширина полученных ячеек – 0,03 как по оси β_1 , так и по оси β_2), в узловых точках которой были найдены равновесные значения биомасс популяций x и y . Согласно рассчитанным данным лесостепь является доминирующей системой при значительном увлажнении и малом содержании питательных веществ в почве (область 1 на рис. 3). Такие условия являются неприемлемыми для степного ценоза. Область 2 соответствует сухой и бедной минеральными ресурсами почве или, напротив, богатой и хорошо увлажненной. В таких условиях возможно совместное существование популяций. Отметим, что при изменении факторов среды переход из состоя-

ния 2 в состояние 1 происходит весьма резко, граница области 1 четко выражена. В случае засушенной и плодородной земли (область 3) степь имеет явное преимущество, количество представителей лесостепи является незначительным. Эта область отражает реальную ситуацию, наблюдаемую на пробной площади 201. Область 4 – это случай крайне мало увлажненной почвы, содержащей среднее количество питательных веществ. В этих условиях степь полностью вытесняет лесостепь и остается единственным ценозом.

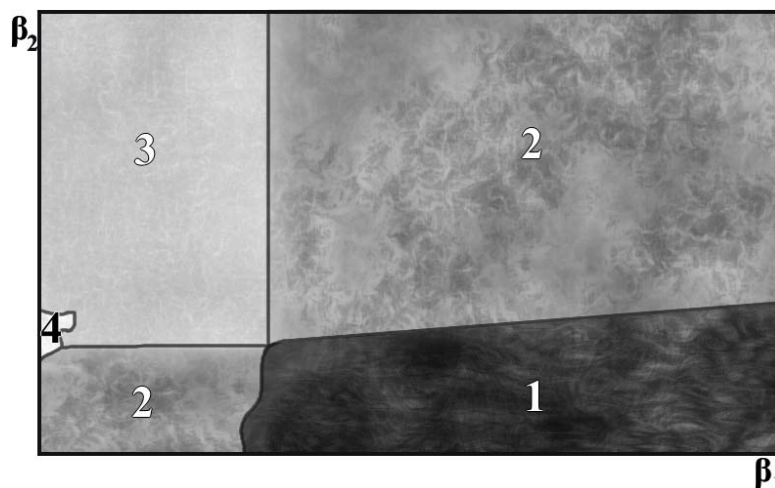


Рис. 11. Зависимость относительного развития степного и лесостепного биогеоценозов от факторов среды (1 – условия, при которых отсутствуют представители степи; 2 – условия сосуществования двух БГЦ; 3 – условия явного доминирования степного БГЦ при минимальном развитии лесостепи; 4 – условия, при которых отсутствуют лесостепные виды)

Проанализировав полученные результаты, можно прийти к выводу, что в рассмотренном примере степь доминирует в подавляющем большинстве случаев. Интересно отметить, что лесостепь сможет занять доминирующее положение и не при оптимальных для себя экологических условиях в случае, когда степь сильно угнетена.

Таким образом, продемонстрированы возможности применения моделей математической экологии на практике. Полученные результаты доказали свою реалистичность и практическую значимость. Нельзя отрицать, что натурные исследования более надежны, однако практическая проверка даже такой относительно простой ситуации, которая представлена в примере, потребовала бы очень большого количества времени и ресурсов. Предложенную методику можно развивать и дальше, в частности, требуют уточнения функции зависимости емкости экологической ниши и коэффициента роста популяции от факторов среды. Уже сейчас идет разработка несимметричных функций, параметрами которых могут выступать минимальные и максимальные значения факторов среды, при которых те или иные группы растений могут существовать и развиваться.

Еще раз отметим широту возможностей применения экоморфического анализа А. Л. Бельгарда. Представленный здесь подход можно считать лишь одним из многих вариантов использования теории экоморф. Не оставляет сомнений и необходимость создания специального программного обеспечения, позволяющего использовать описанный выше формальный математический подход как специалистам-экологам, так и техническому персоналу исследовательских станций, заповедников и т. п.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
 Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Науч. зап. ДГУ. Сборник авторефератов. – Д.: ДГУ, 1948. – С. 87-89.
 Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы (экология, микроморфология, генезис) / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Д.: ДНУ, 1999. – 348 с.

- Белова Н. А.** Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Д.: ДГУ, 1997. – 264 с.
- Бигон М.** Экология. Особи, популяції і сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1, 2.
- Боголюбов А. С.** Методы геоботанических исследований. – М.: Ассоциация «Экосистема», 1996. – 21 с.
- Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 286 с. (Orig. ed.: Volterra V. Leçons sur la theorie mathématique de la lutte pour la vie. – P.: Gauthier-Villars, 1931.)
- Грин А. С.** Математические модели в экологии / А. С. Грин, Н. А. Орехов, В. Н. Новиков. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. – 269 с.
- Грицан Ю. І.** Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. – Д.: ДНУ, 2000. – 300 с.
- Двораковский М. С.** Экология растений. – М.: Высш. шк., 1983.
- Понятовская В. М.** Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. – Т. 3 – С. 209-289.
- Травлев Л. П.** О локальных коэффициентах увлажнения эдафотопов в лесных биогеоценозах степной Украины // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып. 6. – Д.: ДГУ, 1976. – С. 37-43
- Цветкова Н. Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: ДГУ, 1992. – С. 6-7, 148-149
- Чернышенко В. С.** О математическом моделировании экоморф проф. А. Л. Бельгарда // Экологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 1-2. – С. 122-130.
- Чернышенко В. С.** Исследование обобщенной модели экологической конкуренции с учетом популяционных стратегий видов / В. С. Чернышенко, В. Е. Белозеров, С. В. Чернышенко // Питання прикладної математики і математичного моделювання. – Д.: ДНУ, 2006а. – 296 с.
- Чернышенко В. С.** Полная топологическая классификация одной модели экологической конкуренции в регулярном случае / В. С. Чернышенко, В. Е. Белозеров // Динамические системы: Межвед. науч. сб. / Отв. ред. О. В. Анашкин. – Симферополь: ТНУ, 2006б. – Вып. 21. – 139 с.
- Чернышенко С. В.** Нелинейные методы анализа лесных биогеоценозов. – Д.: ДНУ, 2006. – 512 с.
- Lotka A. G.** Elements of physical biology. – Baltimore: Williams and Wilkens, 1925. – 254 p.
- Pianca, Eric R.** Evolutionary Ecology. – HarperCollins College Publishers, 1994.– 486 p.

Надійшла до редколегії 20.03.08