

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ЭКОЛОГИЯ

Материалы
подготовительного семинара СКОПЕ
по проекту № 5
“Имитационное моделирование”

Москва, 15–16 ноября, 1974 г.



ИЗДАТЕЛЬСТВО “НАУКА”
Москва, 1975

В сборнике представлены рабочие материалы и доклады советских участников семинара по имитационному моделированию экологических процессов, организованного Научным комитетом по проблемам окружающей среды (СКОПЕ) Международного Совета Научных Союзов (МСНС), который проходил в Москве, 15 - 16 ноября 1974 г.

Доклады охватывают широкий круг проблем применения имитационного моделирования при изучении окружающей среды, от общеметодологических вопросов построения больших имитационных систем, разработки вопросов динамики и устойчивости экосистем, моделирования их биогеохимического режима, - до описания результатов моделирования конкретных экосистем и отдельных биоценозов.

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР
В.А. Ковда

Ответственный научный редактор
Т.Г. Гильманов

Редактор Н.Д. Дунаева

Editor-in Chief
Prof. V.A.Kovda

Responsible scientific editor
T.G.Gilmanov

Editor N.D.Dunayeva

Издание осуществлено способом офсетной печати
с оригиналов, представленных Институтом агрохимии
и почвоведения АН СССР

И - 40304-519 Заказ
055(02)-75

© Институт агрохимии
и почвоведения АН СССР

ЕСТЕСТВЕННО-ИСТОРИЧЕСКИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МАТЕМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ БИОПРОДУКТИВНОСТИ

В.В. Галицкий, Н.В. Глотов, А.С. Комаров, А.Н. Тюрюканов

Институт агрохимии и почвоведения АН СССР

В настоящее время в центре внимания исследователей самых различных специальностей стоит большая, имеющая капитальное теоретическое и практическое значение для человечества в целом, проблема производительности и продуктивности биосферы, точнее – витасферы Земли (Тюрюканов, Александрова, 1971). Для нахождения правильных путей решения этой проблемы особое значение приобретает почти вековая традиция русского естествознания, впервые выраженная В.В. Докучаевым (1948) в конце XIX в., развитая во второй четверти нашего века В.И. Вернадским (1965) в общее учение о биосфере, а в настоящее время представленная разработанной В.Н. Сукачевым биогеоценологией (Основы лесной биогеоценологии, 1967). Биогеоценология завершает основной период создания теоретических предпосылок для разумной охраны, использования и резкого повышения биологической производительности Земли и нормального протекания разнообразных природных процессов в биосфере (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966).

Исследование процессов, происходящих в лесных биогеоценозах, как в естественных, так и затронутых деятельностью человека, представляет значительную важность для разработки различных лесохозяйственных мероприятий по повышению продуктивности лесов, их сохранению и умножению. Такие мероприятия невозможны без достаточного анализа наиболее существенных факторов, определяющих рост и развитие древостоя, накопление его биомассы, изменение ее структуры и динамику. Наиболее существенными такие исследования становятся в последние годы в связи с осознанием человеком той роли, которую играют леса в биосферных процессах, процессах очищения воздушных и водных масс, участвующих в различных биогеохимических естественных и искусственных циклах. Значительный научный интерес представляет исследование влияния лесов на формирование почвенного покрова планеты, на накопление органического вещества, на поддержание оптимального гидрологического режима ландшафтов, на формирование и поддержание газового состава атмосферы и т.п.

Поскольку лесная биогеоценология является наиболее полно разработанным разделом, представляется целесообразным рассмотреть задачи биопроductивности прежде всего для популяций и сообществ, входящих в состав лесных биогеоценозов. Необходимое условие таких работ состоит в изучении истории биогеоценозов и истории территорий, занимаемых ими. Разумеется, состояние популяции, лесного фитоценоза и биогеоценоза в данный момент времени полностью определяет пути их дальнейшей эволюции (Birch, 1967). Однако, как правило, невозможно получить всю необходимую информацию о состоянии любой биологической и биогеоценологической системы, не изучая историю ее становления. Изучение естественной истории является методом исследования современного состояния популяции, биоценоза, биогеоценоза и методом прогнозирования их дальнейшей эволюции. По-видимому, этот путь более эффективен, чем ряд других (Верещагин, Глотов, Семериков, 1971).

Историчность подхода к изучению биогеоценозов, в том числе и лесных, неизбежно влечет за собой принятие двух основополагающих принципов. Пер-

вый из них сводится к ясному разграничению задач, касающихся разных уровней организации жизни, и сознательному установлению связей между этими уровнями – онтогенетическим (организменным), популяционным и биогеоценотическим. Второй принцип заключается в естественном расчленении возникающих задач на два основных типа в зависимости от продолжительности рассматриваемых интервалов времени. При исследовании поведения системы в пределах относительно коротких временных промежутков, соизмеримых с продолжительностью жизни организма, на первый план выступают экологические аспекты. При изучении относительно больших промежутков времени нельзя избежать изучения в популяциях изменчивости значений признаков, в том числе признаков продуктивности, в чреде поколений. Таким образом, на определенном экологическом фоне чрезвычайную важность приобретают популяционно-генетические аспекты. Это следует уже из того обстоятельства, что такой фундаментальный показатель как степень генетической гетерогенности популяции скоррелирован с ее биомассой и плодovitостью (Ayala, 1968). Длительность временных промежутков, в течение которых генетика популяций исследует поведение системы, и сопряженность популяционных распределений признаков в смежных поколениях делают популяционно-генетический анализ в некотором смысле частью естественно-исторического анализа.

В связи со значительной сложностью биогеоценозов вообще и лесных биогеоценозов в частности их действительный анализ и прогноз функционирования возможны в настоящее время лишь путем моделирования в той или иной форме. Экспериментальная, а тем более математическая модель, разумеется, сильно загрубляет природные процессы и явления. Однако именно благодаря этому обстоятельству оказывается возможным выделить основные, самые существенные моменты в структуре и функционировании системы. Ниже мы остановимся на некоторых подходах к математическому моделированию отдельных подсистем лесного биогеоценоза, фиксируя внимание, в основном, на экологических аспектах и рассматривая главным образом онтогенетический и популяционный уровни организации.

Рассматривать лес необходимо как элемент некоторой связанной с ним системы, а именно, согласно (Дювиньо, Танг, 1973), лесной биоценоз, т.е. лесной фитоценоз совместно с обитающими в нем животными, грибами и бактериями представляет собой часть системы лесного биогеоценоза.

Все имеющиеся представления о данной системе, ее структуре, функциях, взаимосвязи составляющих элементов и т.д. образуют модель так называемого концептуального типа (Swedish coniferous forest project, 1973/74). Такие модели всеобъемлющи и комплексы и служат базой для более простых моделей. Примером концептуальной модели системы может служить описание абстрактного биогеоценоза (Ляпунов, Титлянова, 1971), в котором учитывается 104 вида веществ, 43 вида потоков этих веществ, 80 видов процессов, 10 структурных элементов, подразделяющихся в свою очередь на более мелкие единицы. Эти построения целесообразны и весьма полезны для инвентаризации имеющихся данных об изучаемой системе и умозрительной оценки соотношения элементов, ее составляющих и процессов, в ней происходящих, т.е. на предварительном этапе изучения достаточно сложной системы. Содержательные результаты исследования такой системы обычно получаются после ее более или менее значительного упрощения путем выделения доминирующих в каком-либо смысле в данной ситуации процессов и элементов и элиминации или объединения в более крупные агрегаты остальных.

Даже после упрощения к большинству математических моделей не применимы аналитические методы исследования и должен использоваться ими-

тационный метод исследования, связанный с применением мощных ЭВМ (Моисеев, 1973; Беркович, Корявов, Павловский, Сушков, 1972). Следует отметить, что имитационный способ анализа модели требует вполне адекватного сути дела описания элементов модели и процессов, в ней происходящих, по крайней мере, на предыдущем низшем иерархическом уровне.

В случае системы лесного биогеоценоза естественно выделенной одной из подсистем, которой является собственно древостой. Это определяется как тем, что древостой составляет основную (и по биомассе и по ее приросту) часть продуцентов системы, так и наличием в биогеоценозе так называемой "экологической пирамиды" (Дювиньо, Танг, 1973). Конечно, в функционировании реального лесного биогеоценоза столь же важно участие и других подсистем: экотоп, остальные растения, наземные зооценозы, ценозы почвы. Подсистема древостоя в связи с ее меньшей структурной сложностью, большей определенностью составляющих ее элементов и значительным превосходством древостоя по биомассе над другими частями соответствующего биоценоза является весьма интересным и практически важным объектом для моделирования.

Для построения достаточно обоснованной и полезной модели динамики биомассы древостоя необходимо использовать представление о древостое как о сообществе организмов. Приведем результат работы (Галицкий, Комаров, 1974) – уравнение роста биомассы V организма (в данном случае дерева) с возрастом:

$$\dot{V} = \kappa \times \left(\frac{V_{\max}}{r} + \dot{V}_f \right) - \frac{V_{\max}}{r}. \quad (1)$$

Здесь V_{\max} – последнее максимальное значение биомассы дерева к моменту времени T ;

V_f – скорость роста биомассы свободно растущего дерева возраста T ;

r – постоянная времени, смысл которой обсуждался в вышеуказанной работе.

Свободно растущим деревом (Галицкий, Комаров, 1974) назовем дерево, рост биомассы которого на протяжении его онтогенеза определяется лишь параметрами, не зависящими от его деятельности. Применительно к рассматриваемым задачам роль параметра κ играет отношение площади A , занимаемой деревом, к площади A_f , необходимой для свободно растущего дерева того же возраста.

На рис. 1 изображена зависимость биомассы дерева V от возраста T при различных значениях величины A . При этом в качестве функций A_f и ΔV_f использовались изображенные на рис. 2 зависимости средней площади, приходящейся на одно дерево и прироста средней биомассы дерева от времени рассчитанные по данным Н.И. Казиминова (1971).

Используя уравнение (1), можно приступить к построению ряда частных моделей древесной популяции, исследование которых необходимо как для понимания процессов в древостое и их практического использования, так и для разработки общей модели древостоя, пригодной для прогноза динамики лесных биогеоценозов на достаточно длительный срок.

Так, например, представляет значительный интерес исследование закономерностей процесса самоизреживания одновидового одновозрастного древостоя и аналогичных, носящих катастрофический характер, процессов в искусственных насаждениях (Рубцов, 1969).

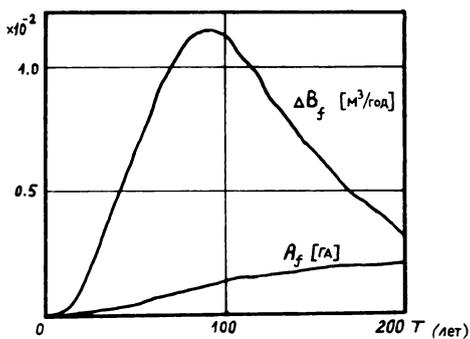
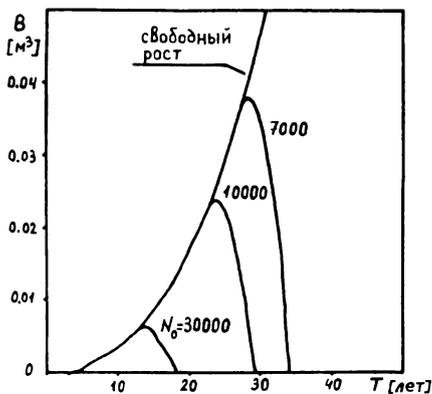


Рис. 1. Зависимость биомассы дерева B от возраста T для различных значений площади $A=1/(\text{га})/N_0$, приходящейся на одно дерево в правильном насаждении.

Рис. 2. Используемые функции A_f и ΔB_f .

В работе Г. Ф. Хильми (1957) на основании методов теории размерностей и энергетического подхода к развитию естественного древостоя были получены полуэмпирические выражения, удовлетворительно описывающие динамику численности деревьев и рост биомассы в древостое в процессе его самоизреживания. Основным недостатком этой работы, на наш взгляд, является отсутствие связи полученных результатов со структурой и внутренними процессами в древостое, которыми определяется многообразие функций реальной системы.

Используя представление о древостое как о сообществе отдельных деревьев, занимающих определенную территорию, изменение биомассы которых во времени описывается уравнением (1), можно получить модель древостоя, которая значительно детальнее описывает реальную систему и позволяет сделать некоторые выводы, не следующие из более грубого метода работы Г. Ф. Хильми (1957). Так, например, анализ показывает, что реальный невымирающий одновозрастный древостой должен состоять из деревьев, неодинаково обеспеченных площадью для роста. Площадь роста отмирающих из-за ее недостатка деревьев должна в основном перераспределяться между наиболее обеспеченными деревьями древостоя. С ростом исходной численности деревьев угнетенность всего древостоя возрастает и уменьшается его биомасса.

На рис. 3 и 4 приведены, взятые из работы В. В. Галицкого, А. С. Комарова (1975), иллюстрирующие этот вывод расчетные зависимости от времени числа деревьев на 1 га и их суммарной биомассы соответственно для различных значений N_0 — исходной численности всходов на 1 га. При этом предполагалось, что вначале имеет место равномерный закон распределения числа деревьев по приходящейся на их долю площади для роста.

В частности известные случаи катастрофического вымирания некоторых искусственных насаждений (Рубцов, 1969) находят свое естественное объяснение в терминах этой модели чрезмерной одинаковостью элементов системы (древостоя) в условиях ограниченности ресурсов.

Заметим, что в настоящее время ничего не известно о связи процесса самоизреживания с мозаичностью почвенного покрова, с характером генетической структуры популяции и ее пространственной организации и т. п.

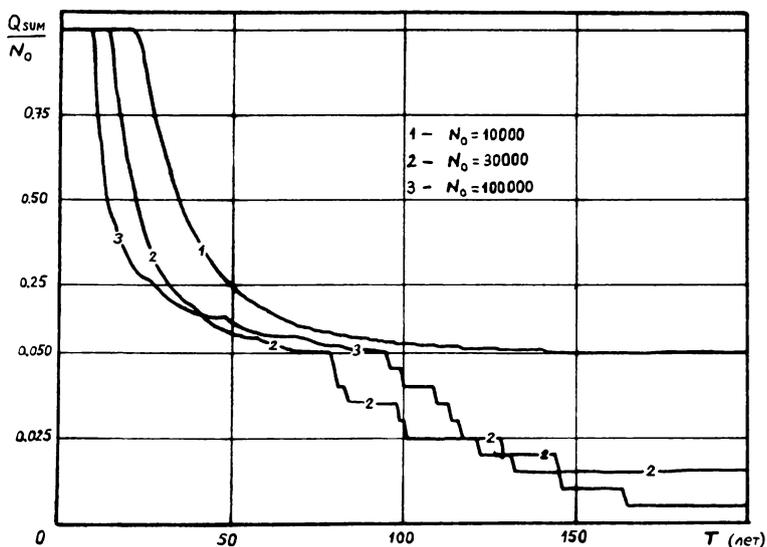


Рис. 3. Изменение численности одновозрастного древостоя по времени при различных исходных значениях N_0 на 1 (га). (Галицкий, Комаров, 1975).

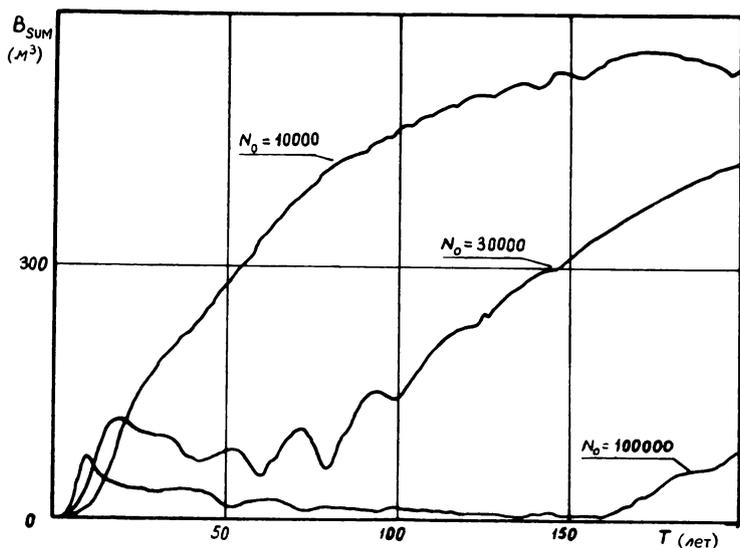


Рис. 4. Изменение биомассы одновозрастного древостоя во времени при различных значениях N_0 на 1 (га). (Галицкий, Комаров, 1975).

Анализ моделей несвободного роста биомассы организма и самоизреживания древостоя указывает на ряд задач, которые необходимо решить для полной идентификации этих и некоторых других моделей такого же плана.

В частности, первостепенную важность имеет вопрос об определении функций A_f и B_f , входящих в уравнение (1) для свободно растущего де-

рева в условиях конкретного древостоя. Решение этой задачи, по-видимому, возможно двумя путями; 1 – восстановлением этих функций по экспериментальным зависимостям, например, средней биомассы дерева и средней площади, приходящейся на дерево в древостое от возраста, с использованием модели типа описанной выше; 2 – построением отдельных моделей свободно растущего дерева для конкретных случаев. Первый способ дает по сути феноменологическое описание свободно растущего дерева, второй вероятно, приведет к выявлению особенностей механизма свободного роста дерева.

Можно назвать и другие задачи, связанные с этой моделью самоизреживания и сходными с ней. Например, получение и анализ функции распределения числа деревьев в древостое в зависимости от приходящейся на их долю площади. Соответствующих экспериментальных данных в опубликованном виде практически нет. Следует заметить, что сходная задача возникает при рассмотрении роста кристаллов на плоскости (Gilbert, 1962).

Тесно связан с указанным распределением вопрос о способе перераспределения площади между деревьями в процессе их конкуренции. Соответствующие экспериментальные данные также отсутствуют. Нельзя исключить, что в природных популяциях оптимальное перераспределение площадей питания в процессе самоизреживания, по крайней мере отчасти, связано с почвенной мозаикой.

Назовем несколько частных моделей древостоя, разработка которых возможна, на наш взгляд, на уже имеющейся основе:

– модель разновозрастного одновидового древостоя, т.н. нормальный ряд древостоев (Казимиров, 1971); – модель смешанного древостоя и следующая за ней модель лесной сукцессии.

В модели древесных популяций до сих пор не вводились генетические характеристики. Это можно сделать, однако, вполне естественно. В самом деле, такие признаки отдельных деревьев, как принадлежность к определенному классу роста, потребность в некоторой минимальной площади питания, величина биомассы и ее прирост – это обычные количественные признаки. Задавая на ЭВМ разный характер наследования признака (моно-, полигенный, взаимодействие многих генов (Аренс, Беллман, 1969) и разные коэффициенты наследуемости, можно проследить на определенном экологическом фоне динамику частот генов и генотипов в популяции и понять основные тенденции ее пространственно-временной генетической дифференцировки. Это позволит, с одной стороны, сформулировать некоторые общие принципы сбора материала для оценки генетического потенциала популяции, а с другой – более обоснованно решать селекционные задачи. И то и другое необходимо для прогнозирования биопродуктивности биогеоценозов на достаточно больших отрезках времени и для управления соответствующими процессами.

Каждая из перечисленных выше моделей может быть использована для оптимизации в каком-либо смысле различных лесохозяйственных мероприятий: лесопосадки, рубки ухода и рубки главного пользования и т.п. При этом, в соответствии с вышесказанным необходимо отметить, что с точки зрения генетики популяций на достаточно больших временных интервалах условием устойчивости системы будет ее оптимальная в некотором смысле, генетическая гетерогенность.

На выходе этих моделей, основанных на уравнении (1), получается биомасса древостоя и, следовательно, биомасса опада, служащего основным источником пищи и энергии для почвенных ценозов, которые путем минерализации опада возвращают питательные вещества в круговорот. Почвенный биоценоз обладает, как правило, сложной структурой (Макфедьен, 1962),

что обусловлено его функцией разложения весьма сложных органических веществ опада до минеральных веществ, пригодных для питания растений.

Следует отметить, что характерные времена функционирования подсистем лесного биогеоценоза чрезвычайно сильно отличаются. В связи с очень быстрой переработкой опада почвенным биоценозом, сезонностью его поступления и климатических факторов функционирование почвенного биоценоза, по крайней мере в лесах средней полосы, носит импульсный характер. Это служит лишним подтверждением ведущего характера подсистемы древостоя в лесном биоценозе, а с другой стороны указывает на возможность экспериментального исследования подсистемы почвенного биоценоза в лабораторных условиях.

Модель почвенного биоценоза должна описывать взаимодействие почвенных микроорганизмов и беспозвоночных в процессе переработки опада. Более или менее детальное построение модели, описывающей взаимодействие основных групп живых организмов в почве в настоящий момент, по-видимому, невозможно вследствие многочисленности этих групп и малоизученности их экологии. Можно предположить возможность объединения этих групп по принципу трофического сходства, что даст значительное упрощение модели при сохранении ее функций. Полученные в последнее время результаты о взаимодействии почвенных микроорганизмов и беспозвоночных (Курчева, 1971; Злотин, 1969) могут составить основу для построения содержательной модели почвенного биоценоза на уровне, достаточном для определения интегральной оценки скоростей разложения опада и его гумификации.

Используя модели древостоя, можно строить модели, описывающие его влияние на окружающую среду или на ее отдельные элементы. Например, модель гидрологического режима территории должна строиться с учетом имеющихся на этой территории древостоев, их влияния на испарение и поверхностный сток. При этом следует отметить, что в данном случае описанная модель несвободного роста биомассы дерева будет слишком груба, т.к. испарение происходит только из листьев, составляющей переменную часть биомассы дерева (Казимиров, Морозова, 1973). Вывод о необходимости более сложной модели роста биомассы дерева можно сделать, анализируя данные об участии различных органов дерева в накоплении и круговороте химических элементов (Казимиров, Морозова, 1973), как естественного, так и антропогенного происхождения.

Заклучая сказанное, можно еще раз отметить важность построения моделей различных подсистем лесного биогеоценоза и в первую очередь подсистемы древостоя – ведущего элемента лесного биоценоза. Моделирование является единственным способом учесть влияние сложного комплекса факторов, определяющих функционирование лесных биогеоценозов и их биопродуктивность, особенно в условиях значительно возросшего воздействия на них человека.

Подчеркнем также, что логика развития учения о биосфере и биогеоценологии выдвигает задачу разработки основных проблем в соответствии с методологической триадой: естественноисторический подход, эколого-генетический анализ, математическое и экспериментальное моделирование. Это полностью отвечает традициям отечественного естествознания, с исторической неизбежностью включающего в себя современные методы и подходы.

Литература

- Аренс Х., Беллман К. Кибернетические методы в количественной генетике. Генетика, 1969, 5, 10, с. 154-168.
- Беркович Р.Н., Корявов П.П., Павловский Ю.Н., Сушков Б.Г. ДИНАМО, язык математического моделирования, ВЦ АН СССР, М. 1972.
- Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, "Наука", М. 1965.
- Верещагин А.В., Глотов Н.В., Семериков Л.Ф. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа. В кн.: Биосфера и ее ресурсы, М., "Наука", 1971, с. 218-236.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. Несвободный рост биомассы организма. Предпринт, НЦБИ АН СССР, Пушкино. 1974.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. Модель самоизреживания древостоя. Препринт, НЦБИ АН СССР, Пушкино. 1975.
- Дочучаев В.В. О зонах природы. М., Географгиз, 1948.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека, М., "Прогресс", 1973.
- Злотин Р.И. Роль беспозвоночных животных в минерализации растительного опада. В сб.: Проблемы почвенной зоологии. М., "Наука", 1969.
- Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л., "Наука", 1971.
- Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М. "Наука", 1971.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л. "Наука", 1973.
- Ляпунов А.А., Титлянова А.А. Системный подход к изучению круговорота вещества и потока энергии в биогеоценозе. В сб.: О некоторых вопросах кодирования и передачи информации в управляющих системах живой природы, ИГ СО АН СССР, Новосибирск, 1971.
- Моисеев Н.Н. Имитационные модели. В междунар. ежегоднике "Наука и человечество", М., "Знание", 1973.
- Макфедьен Э. Экология животных. М., "Мир", 1965.
- Основы лесной биогеоценологии. Под ред. Сукачева В.Н., Дылиса Н.В. М., "Наука", 1964.
- Рубцов В.И. Культуры сосны в лесостепи. М., "Лесная промышленность". 1969.
- Тюрюканов А.Н., Александрова В.Д. Витасфера Земли, Бюлл. МОИП, М., 1971.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических единицах, Бюлл. МОИП, 1966.
- Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М. Изд. АН СССР, 1957.
- Ayala F.J. Genotype environment and population numbers. Science 1968, 162, N 3861, p. 1453-1459.
- Birch L.S., Ehrlich P.R. Evolutionary history and population biology. Nature., 1967, 214, N 5086, p. 349-352.
- Gilbert E.N. Random subdivisions of space into crystals. Ann. of Math. Stat., 1962, 33, 3, p. 958-972.
- Swedish coniferous forest project. Continuation proposal 1973/74. Part 1. Stockholm.