

ОПЫТ МОДЕЛИРОВАНИЯ БУКОВО-ПИХТОВОГО ФИТОЦЕНОЗА КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

М. И. Сетров, Н. Т. Тимухин.

1. Экосистемы пихты и бука как основные объекты моделирования.

Биосфера Земли представляет собой целостное и в определенном смысле непрерывное образование, поскольку между отдельными ее частями существует прямое или опосредованное взаимодействие. Но в этой непрерывности существуют различия в степени интенсивности связи между элементами биосферы, позволяющие выделять целые самостоятельные регионы исследования. Причем выделение по степени интенсивности взаимодействия возможно на любом уровне организации биосферы, вплоть до элементарных ценоэчек. Трудность здесь заключается в определении степени интенсивности связей. Другой сложностью является то, что степень взаимодействия между элементами ценоза оказывается различной на разных уровнях его организации.

Как неоднократно отмечалось исследователями, охрана территории заповедников неизбежно создает условие отчужденности ее сообщества от соседних ценозов, если даже сама граница заповедника проведена условно, без достаточного биоценологического обследования.

Фауна и флора заповедника отличаются более богатым видовым составом и количеством особей в популяциях, а, стало быть, и более интенсивным взаимодействием между ними, что и делает это сообщество более целостным и своеобразным, отличным от всех других. Поэтому в первом приближении под границами моделируемого ценоза может рассматриваться пространственная граница заповедника, хотя в действительности она всегда будет более «размытой» и нечеткой (миграция отдельных особей и популяций и т. п.).

Пространственная структура биоценоза носит, как правило, трехмерный характер, хотя она иногда изображается в одной какой-то плоскости, чаще всего вертикальной, когда отмечаются разные уровни ее стратификации. За основу при этом берется стратификация растительных сообществ вместе с почвой так, что выделяется: материнская порода; первичная

почва; гумус; подстилка; ярус мохово-лишайникового покрова; травянистый ярус; ярус полукустарников, кустарников и один-два древесных яруса. Почва, особенно гумус и подстилка, заполнена большим количеством микроорганизмов, беспозвоночных животных и корневой системой растений. Каждое высшее растение (обычно дерево или их группа) является ядром более или менее целостного образования, в которое входят популяции низших растений, микроорганизмов и отдельные животные. Такое ценотическое образование названо консорцией (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952).

Горизонтальная структура (разрез) биоценоза имеет менее четкие границы и также в своей основе имеет «флористический» характер. В ценозе выделяются (по Ниценко, 1971) следующие единицы структурированности:

а) элементарной единицей признается отдельный растительный объект с покрывающими его эпифитами, т. е. консорция. Консорция таким образом оказывается наибольшей единицей в вертикальной структуре и наименьшей — в горизонтальной, является тем самым единой точкой отсчета, переходным звеном от одного структурного разреза к другому;

б) группы совместно выступающих видов, называемые юнионами (или свитами, ассоциациями);

в) одновысотные заросли, выступающие самостоятельно или в качестве этажей совместно с зарослями другой высоты, получившие наименование синузий;

г) фитоценоз, как однотипный по растительности участок, объединенный взаимовлиянием существующих на нем растений;

д) массивы растительности — участки сплошного растительного покрова, связанные «тканью» взаимовлияний от растения к растению.

Горные биоценозы имеют еще и «четвертое измерение» пространственной расчлененности — вертикальные климатические пояса с характерной для них растительностью и животным миром, различие которых и границы четко определяются высотой над уровнем моря и географическим распределением горных хребтов. Моделирование таких биоценозов особенно усложнено, но зато модель горной экосистемы становится особенно ценной.

Группы высокоподвижных видов связывают отдельные массивы растительности с их специфическими фито- и зооценозами (ландшафтные сообщества) в более крупные единицы — географические зоны, а те — в сообщества континентов,

океанов, морей и, наконец, в население биосферы — геометрию.

Таковые вертикальные и горизонтальные иерархии пространственной (экстенсивной) структуры живого населения Земли. Но сообщества любых иерархических уровней обладают и другим видом расчлененности, который, собственно, и определяет их богатство и разнообразие — генетической иерархией видов и их подразделений.

Знание основных структурных единиц сообщества имеет большое значение для моделирования, однако действительное изображение структуры можно дать лишь выявив связи между элементами ценоза. Собственно, и само их выделение, их границы и отчлененность определяется формой и силой связи между ними. Связи, объединяющие отдельные ценозы в единое целостное сообщество, многообразны, но главными из них являются вещественными — энергетические, информационные. Если связи устойчивы, повторяются, то они и составляют экстенсивную структуру экосистемы. Но устойчивость любых связей относительно: на всех уровнях биоценоза совершается изменение, имеющее различную причину и различный характер. Изменения эти, во-первых, обусловлены изменением абиогенных факторов внешней среды в течение суток (солнечная радиация, температура, механическая сила ветра и воды, химизм пород и атмосферы и т. д. и в течение земного года (суточные и сезонные изменения); во-вторых, внутренними процессами взаимодействия биогенных компонентов сообщества (мутационные процессы в популяции, их роста и дифференциации, отрицательное и положительное воздействие друг на друга и т. д.).

Суточные и сезонные изменения в той мере, в какой они повторяются, имеют циклический характер, а устойчивое соотношение отдельных состояний биоценоза является алгоритмом его циклического движения во времени, это его интенсивная, временная структура. Однако повторяемость состояний относительно и каждый новый цикл хотя бы и незначительно отличается от всех предыдущих, а совокупность этих отличий в циклах составляет интенсивную структуру второго порядка. Такие изменения, будучи необратимыми, являются процессом развития сообщества.

Если главной определяющей причиной циклических изменений являются факторы внешней, абиотической среды, то необратимое (и, как правило, поступательное) движение био-

ценозов, т. е. их развитие, определяется внутренними причинами биологического характера.

Прогнозирование направленности развития того или иного биоценоза представляет чрезвычайно большой интерес. Однако для целей, которые стоят перед управлением заповедниками, в настоящее время более важным является познание механизмов регуляции циклических процессов, способов самосохранения заповедного биоценоза. В соответствии с этим и в разрабатываемой модели прежде всего необходимо воспроизвести его пространственную структуру, совмещенную с интенсивной структурой первого порядка. Для этих целей необходимо показать устойчивые взаимосвязи основных единиц ценоза, воспроизводимые в каждом суточном или годовом цикле. Из них, как уже отмечалось, главным являются трофические связи, определяющие основные направления потока вещества и энергии, проходящих через моделируемый биоценоз.

Трофические связи, как известно, подразделяются на прямые и косвенные. Прямые трофические связи существуют между так называемыми продуцентами, т. е. автотрофными организмами, продуцирующими органическое вещество и аккумулярованной в нем свободной энергией солида и консументами, гетеротрофными организмами, потребителями этого вещества и энергии.

В самом общем виде весь процесс преобразования вещества и энергии в биоценозе может быть описан в два этапа. На первом этапе необходимо показать продукционный процесс, совершаемый растительным покровом ценоза, ибо здесь находится причина и основание всех других процессов в экосистеме. Продукционный процесс состоит из трех основных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания и роста.

Листья (а отчасти и стебли), поглощая из атмосферы CO_2 и получая через корневую систему воду и минеральные вещества, путем фотосинтеза связывают энергию солнечной радиации в форме синтезированного органического вещества (ассимилятов).

Дыхание обеспечивает различные биохимические процессы синтеза энергией, выделяемой в процессе окисления запасов других органических веществ организма. Это так называемое конструктивное дыхание. Другая часть обеспечивает энергией физиологические отправления отдельных органов растения.

Рост растения связан с увеличением числа клеток и размера его отдельных частей и общей высоты, а частично и с увеличением запаса ассимилятов, главным образом, в корневинах. Запасные ассимилянты используются для роста и физиологических нужд растения, когда для этого появляются необходимые (повысится температура, увеличится приток воды и т. д.).

Вторым этапом описания путей преобразования вещества и энергии в биоценозе является установление связи продукционного процесса его фитоценоза с механизмами их трансформации в других частях экосистемы.

Фитоценоз по существу является входом экосистемы, ее первым ассимилятором и накопителем, что и обуславливает его центральное положение в любом биоценозе. Но, возникнув здесь, поток вещества и энергии продолжает свой путь дальнейшей трансформации, частично возвращаясь к истоку и создавая таким образом их круговорот. Минеральные запасы в естественном изолированном биоценозе практически не изменяются.

После того, как выявлена структура биоценоза, связи его основных элементов, продуктивность, направление и сила потоков через биоценоз вещества и энергии, возникает вопрос, чем и каким способом обеспечивается устойчивость этих связей, продуктивность и направленность потоков. Если бы внешние и внутренние условия биоценоза оставались неизменными, то устойчивость экосистемы была бы обеспечена «автоматически». Но условия эти изменчивы, а между тем микросистема способна преодолевать самые различные воздействия, закономерно возвращаясь к совершенно определенному состоянию. После всякого нарушения устойчивости или даже уничтожения основной структуры биоценоза начинается период его восстановления. Через ряд промежуточных стадий, переходных ценозов, биоценоз приходит к своему прежнему состоянию нормальной зрелости и равновесия. Главное значение в механизмах его регуляций имеют наличные ресурсы и лимитирующие факторы. К наличным ресурсам относятся присутствие достаточных запасов воды, элементов минерального питания (соответствующие почвы) солнечной радиации, количества тепла и, наконец, вероятность интродукции заноса и миграции на территорию биоценоза, находящегося в состоянии сукцессии жизнеспособных организмов и семян подходящих видов. Лимитирующим же фактором будет отсутствие или недостаточное количество

одного или нескольких из отмеченных выше элементов необходимых ресурсов.

Отмеченные выше регуляционные отношения имеют динамический характер. Но не менее важное регуляционное значение имеют и сигнально-информационные отношения организмов в биоценозах. Способность некоторых растений выделять специальные вещества, подавляющие или активизирующие рост растений других, строго определенных видов, является, по-видимому, простейшей и наиболее непосредственной формой сигнального воздействия в «интересах» регуляции растительных сообществ (фитоценозов).

При совместном произрастании и в процессе формирования бук и пихта выступают как особое явление в лесном биоценозе. Любой биологический процесс в лесу реализуется в сложном и разнообразном взаимодействии растений, природных факторов, экологических условий.

Влияние одних растений на другие осуществляется через глубокое и разностороннее преобразование различных компонентов лесного биоценоза и основывается на изменении большого количества различных факторов и условий, влияющих на процесс естественного развития леса.

Значение как межвидовых, так и внутривидовых взаимоотношений у растений в лесных сообществах заключается прежде всего в том, что эти отношения выступают в роли одной из важнейших причин, определяющих видовой состав, численность популяций, стресс и продуктивность фитоценозов.

До сих пор многие формы взаимоотношений древесных растений еще недостаточно изучены, но расшифрованы их взаимодействия с позиции их значения для жизни самого фитоценоза. Мало еще изучена такая форма естественного взаимодействия растений, как буково-пихтовые леса Северо-Западного Кавказа в зависимости от их происхождения и истории развития.

Исследования лесов, проводившиеся со времен официального учреждения — заповедника — немногочисленны и отрывочны. А. И. Лесков (1932), освещая в статье «Верхний предел лесов в горах Западного Кавказа», привел несколько описаний лесных сообществ; С. Я. Соколов, давая определение типов леса для Абхазии, частично ссылался на материалы, касающиеся флоры исследуемого нами заповедника. (Имеется в виду его статья «Леса Кавказа и Крыма и породы, их образующие»). Л. И. Соснин (1936) провел ряд ре-

экспериментальных исследований в разных районах заповедника и предложил их описание в работе «Леса Кавказского заповедника».

Вопрос о границах смешанных лесов сложен. Причины сложности — природные условия (крутизна, мощность снегового покрова и т. п.) и приводящие факторы: заселенность районов, сельскохозяйственная деятельность их жителей в прошлом.

Известно, что в последней трети XIX века площадь нынешнего заповедника и прилегающих районов была заселена черкесами, которые занимались скотоводством и садоводством. Следы садоводства того далекого времени заметны во многих местах заповедника под названием «черкесские сады».

Аулы черкесов располагались по рекам Кише, Б. и М. Лаббе, Мзымте и ее притокам. Плотность населения была значительной, в районе нынешней Красной Поляны числилось до 4000 жителей.

Огромное количество скота, выпояемого на альпийские пастбища, оказывало большое влияние на верхнюю границу леса. Кроме того, лес вырубали для расширения пастбищ, для построек жилища и топлива. Более всего страдали от выпаса леса южного склона, быстрее освобождающиеся от снега. Значительную роль в уничтожении леса играли пожары, рубки леса.

Рубка производилась и после выселения черкесов вплоть до 1914 года, причем более всего вырубалась пихта.

Однако следует отметить, что общая площадь лесов, где велась рубка, относительно невелика: она составляет не более 10—15% площади лесов заповедника.

Динамику буково-пихтовых лесов определяют следующие моменты: сопряженность двух ценоареалов бука и пихты и сходность их важнейших биоэкологических свойств: например, высокая продолжительность их жизни (более 500 лет), теневыносливость, способность прироста после длительного угнетения под пологом.

Формирование типов смешанных лесов из пихты и бука происходит в основном в определенных почвенно-климатических условиях.

Климат по термическому режиму — умеренный и относительно умеренный, по влажности — от влажного до очень влажного. В горных условиях исследуемого района, как показали полевые исследования и литературные источники,

формируются в зависимости от экспозиции и крутизны склонов эдатопы, в основном Д₃, С₃, частично Д₄, С₄, С₅. Отсутствие корреляции между влажностью климата и влажностью формируемых эдатопов объясняется тем, что при большом количестве осадков в горах большая часть их стекает и не участвует в формировании гигротопа (Воробьев, 1967). Влияет низкая влагоудерживающая способность почв из-за наличия большого количества скелетов.

Континентальность климата при изменении высоты над уровнем моря от 800 до 1900 м практически не изменяется. Разница между самым холодным и самым теплым месяцами составляет 20°, что равняется климату IV.

Как уже отмечалось выше, смешанные леса из пихты и бука независимо от высоты над уровнем моря и экспозиции склонов произрастают на бурых горно-лесных почвах, сложенных на глинистом сланце и песчанике. Они характеризуются суглинистым и глинистым механическим составом, сильно мелкоскелетны (скелет 50—80%), структура нечетко комковато-пороховидная, рыхло и нормально уплотнены, хорошо аэрируются, неоглеены, т. е. обладают хорошими водо-физическими свойствами, если не считать небольшую влагоудерживающую способность из-за преобладания скелета, водный режим промывной, реакция сильно-кислая (РН 4,5), содержание гумуса 5—19%, по содержанию легкорастворимых форм фосфора низко обеспечены, зато содержат большее количество обменного калия. По своим механическим, физическим и химическим свойствам — бурые лесные почвы под смешанными лесами из пихты и бука в зависимости от экспозиции склонов можно отнести к относительно богатым почвам по их плодородию.

Помимо значения лесов Северо-Западного Кавказа, и в особенности Кавказского заповедника как хранилища генофонда реликтовых и эндемичных видов, включая и дикие сородичи культурных растений, в последние десятилетия в связи с проводимыми интенсивными рубками остро встала проблема сохранения основных лесобразующих пород. Особенно таких, как бук и пихта. В частности, это проявилось в обеднении генофонда популяций этих пород в лесах Северо-Западного Кавказа, не позволяющем в полной мере решить задачу выбора лесных генетических резерватов, плюсовых популяций и деревьев, постоянных лесосеменных участков, не прибегая с этой целью к природным ресурсам заповедников региона. Однако до сих пор не сделана соответствующая

оценка лесов Кавказского и других заповедников Западного Кавказа, хотя леса гослесфонда с целью оценки оптимально продуктивных насаждений подвергались более тщательному изучению, что отражено в работах (Орлов, 1951; Весслов, 1973; Тугуши, 1980 и др.).

С целью оценки оптимально продуктивных насаждений пихты и бука иами в 1971—1991 гг. предпринято выявление оптимально продуктивных насаждений в Кавказском заповеднике и на сопредельной территории.

Выбору участков и закладке пробных площадей предшествовали изучение лесоустроительных материалов и реконструкторские обследования основных лесных массивов по трем меридионально пересекающим Главный Кавказский хребет высотнo-экологическим профилям: Западному, Центральному и Восточному. При этом в натуре подбирались насаждения основных пород по возможности высокой продуктивности, что в конечном итоге позволило при достаточно большом количестве пробных насаждений (41) отобрать наилучшие — оптимально продуктивные. В отдельных случаях использованы постоянные пробы, заложенные лесоустройством (1961), а также предшествующими исследователями заповедника (Герасимов, 1948) и сопредельной территории (Весслов, 1973). Так, эмпирическим путем по всем ступеням лесного пояса (нижне-, средне- и верхнегорный) выявлены оптимально продуктивные насаждения, а детальная характеристика их лесорастительных условий, изучение пространственной структуры позволяют оценить факторы, определяющие продуктивность. На соответствующих высотных отметках гор определены крутизна, экспозиция склона, описаны почвы, условия увлажнения, определяющие формирование насаждений того или иного фитоценоотического состава их популяций, а также различной возрастной и пространственной структуры. Закладка и описание пробных площадей выполнены по методике МБП (Ньюболд, 1971), но таксация древостоя проведена с картированием всех деревьев основного яруса на всех пробах, а подроста и подлеска на учетных площадках 10 × 10 м в количестве 4—6 шт. на пробе. Это позволило получить сведения о пространственной структуре древостоев и подроста. Пространственная структура охарактеризована распределением деревьев по классам плотности (в точке стояния каждого дерева, по Плотникову (1979). Классы плотности определены по числу деревьев в круге, равновеликом площади, приходящейся на одно дерево в древостое. Эта сред-

няя круговая площадка определялась делением общей площади пробы на число деревьев в ней.

Наиболее продуктивные насаждения основных пород имеют относительно небольшое участие в сложении лесного фонда заповедника, при этом различается доля высокопродуктивных древостоев в пределах пород, а также их распределение по провинциям. Запасы пихтовых насаждений оптимальной продуктивности (600 тыс. м³) составляют общих запасов пихтарников лишь 0,1%, при этом наиболее продуктивные насаждения пихты как и сосны приурочены к Кубанской фитогеографической провинции. Буковые древостои высокой продуктивности (225 тыс. м³ — 1,1% запаса буковых лесов) в одинаковом количестве представлены в обеих провинциях. Еловые древостои с высокими запасами (227 тыс. м³ — 11,7% запасов ельников) распространены в Восточной части Кубанской провинции, каштановые и тисовые древостои характерны для южной (Колхидской) части заповедника. Анализ основных показателей наиболее продуктивных насаждений показывает следующее.

Во-первых, в Колхидских лесах они превосходят средние по заповеднику на 15—60% и средние по Краснодарскому краю на 106—186%). По Кубанским лесам (т. е. по Северному макросклону Главного Кавказского хребта) эти показатели несколько меньше, они составляют соответственно 5—43% и 88 и 154%. Таким образом, Кубанские леса заповедника ближе по своим показателям к средним по краю, что вполне объяснимо их большей площадью и поэтому представительностью в крае, нежели колхидские, более оригинальные не только в крае, но и на Кавказе.

Во-вторых, заметно значительное превосходство наиболее продуктивных насаждений заповедника по запасу над средними по Краснодарскому краю, что показывает их важную роль среди лесных ресурсов края. Средние запасы по заповеднику почти в 2 раза выше таковых по краю, поэтому далеко не оптимальные насаждения в заповеднике оказываются значительно продуктивнее средних по краю. Леса заповедника поэтому могут рассматриваться как оптимально продуктивные для лесов Краснодарского края.

Продуктивность является результирующим показателем жизненных возможностей фитоценозов. Этот показатель именно фитоценотический, а не видовой, поскольку только в ценозе виды, в данном случае пихта и бук, могут полностью реализовать свой биологический потенциал. Важность этого

показателя обуславливает потребность более глубоко исследовать не только сам уровень продуктивности, но и его определяющим. Это тем более важно, что, несмотря на обилие работ по продуктивности смешанных лесов, мало кто из авторов пытается вылепить действительные причины уровня — есть лишь отдельные замечания или указания на какой-то один или два фактора. Так, Соснин Л. И. (1940) говорит о разреженности смешанного леса, что способствует большей усвояемости солнечной радиации. Веселов (1973) определяет частью причину высокой продуктивности смешанных лесов из пихты и бука лучшим усвоением осадков и большей увлажненности этих лесов. Сабан А. Я. (1982) фактором, способствующим продуктивности пихтово-буковых лесов, считает наличие в них более глубокого снегового покрова и, как следствие, более низкую промерзасемость почв под их пологом.

Все эти причины действительно являются определяющими продуктивность смешанных лесов из пихты и бука. Только действуют они не порознь, а как единый экологический фактор. Но при этом, конечно, возникает вопрос: почему же эти причины, с особой силой проявляющиеся в чистых лиственных лесах, в том числе, в буковых, не дают нам такого эффекта? Очевидно, причина заключается прежде всего в биологических свойствах самой пихты как древесной породы. Действительно, пихта и в чистых насаждениях превосходит по продуктивности и семяношению бук и другие лиственные (да и хвойные) породы. В этом случае под сплошным ее пологом, где мало света, а реакция почвы под гнетом слоя опавшей хвои кислая, возобновление ее идет с большим трудом, а подрост находится в угнетенном состоянии и, как бы ждет, когда старшие, упав, освободят им место. Но в образовавшемся при падении перестойных деревьев пихты окна устремляется быстро растущий подрост бука, затеняющий, конечно, подрост пихты, но все же пропускающий гораздо больше света, чем старые пихты. Это для молодых относительно теплолюбивых пихт как раз и является оптимумом для быстрого роста, и они в конечном счете обгоняют в росте буковые насаждения и сами начинают их затенять и угнетать. Происходит изменение соотношения пород в насаждениях. Таким образом, пихта отпадом перезревших деревьев сама создает себе условия лучшей освещенности, увлажнения и возобновления. А бук способствует ей в этом.

2. Вербально-математическое моделирование заповедного фитоценоза.

Вершиной любого научного исследования является математическая формулировка законов организации и развития изучаемого объекта. Но известно такое, что и преждевременная попытка математизации не приносит ничего, кроме конфуза и разочарования. Прежде, чем обозначить символом те или иные биологические явления или связи между ними мы должны узнать их сущность, качественную особенность и реальное содержание их взаимозависимости (функциональной связи). Это справедливо и для моделирования биоценозов. Известный эколог биоценозов В. В. Меньшуткин справедливо пишет, что «без чистого и ясного понимания того, какое биологическое содержание вкладывается в каждый термин математической модели, невозможно толкование результатов исследования модели» (Меньшуткин, 1974, с. 34). Иначе говоря, математической модели должна предшествовать модель описательная, а ее элементами являются структурный, динамический и регуляционный аспекты организации моделируемой системы.

От первых математических моделей, воспроизводящих простейшую экосистему, а, точнее, ее один элемент, одно отношение «хищник — жертва», выполненную А. Лотка (1925) и В. Вольтерра (1931), моделирование в экологии прошло большой путь, хотя до сих пор еще не создано такой математической модели, которая охватывала бы все стороны всех элементов экосистемы.

Следует сказать, что отношение «хищник — жертва» является в любом достаточно сложном биоценозе определяющим, доминирующим и многие другие отношения, например, паразитизм, а также могут быть сведены к этому отношению, поэтому понятно внимание к нему всех исследователей, пытающихся моделировать экосистему.

Модель Вольтерра (1931) состоит всего из двух уравнений, интегрирование которой и приводит к формуле поведения экосистемы,

Для изображения более сложного случая Д. Гарфинкель (1964) развил эту модель, увеличив число взаимодействующих трофических звеньев — теперь уже экосистема описывалась несколькими дифференциальными уравнениями, интегрирование которых привело к необходимости использования ЭВМ. К. Холлич (1966) еще более усложнил модель, вос-

произведя не просто некоторое число трофических звеньев, а иерархию трофических уровней, используя при этом наряду с детерминистским аппаратом и аппарат теории вероятностей.

Проблема моделирования обычными математическими средствами заключается в том, что дифференциальное уравнение может включать лишь ограниченное число переменных, в то время, как в реальной экосистеме во взаимосвязи находятся огромное число процессов и свойств, подлежащих моделированию. Выход здесь возможен через обобщение некоторого ансамбля переменных и сведению их к значению одной или нескольких переменных; а также за счет поэтапности моделирования отдельных структурных уровней экосистем строго в соответствии с их иерархией, так что выход модели структурной единицы рассматривается в качестве одной переменной для модели более высокого порядка и т. д. Этот процесс, однако, очень трудоемкий и здесь решить проблему может лишь использование ЭВМ. Но для ЭВМ математическая модель должна быть представлена в виде программ, для чего требуется большая работа по перекодировке математической символики на язык той или иной системы ЭВМ.

Подобная попытка интерпретировать основные понятия экологии была сделана В. В. Меньшуткиным (1974). Она вышаташена применительно к водным экологическим системам, однако поскольку в самой терминологии и математической символике, предложенных В. В. Меньшуткиным, специфика этих экосистем не отражена, то они (терминология и символика) могут быть использованы и для моделирования биоценозов любого другого характера.

Дальнейшая доработка математической модели этого типа должна (и будет) заключаться в уточнении трактовки отдельных «элементов» биоценоза и биологического толкования вводимых терминов, более фундаментального обоснования (опять-таки с точки зрения биологии) вводимых правил преобразования и переходов регуляции биоценоза. Последняя задача особенно важна и для ее решения могут быть использованы уже имеющиеся работы по управлению биоценозами (Уатт, 1971 и др.), хотя здесь еще предстоит большой объем теоретических исследований, рассчитанных не на месяцы, а на годы. Но значимость их столь велика, а потребность настолько назрела, что любая потеря времени, пассивность была бы непростительна.

Учитывая недостатки варианта модели, предлагаемой Дж. Тернер (1983), А. С. Алексеевым и А. Д. Коркешко (1985) и многими другими авторами, необходимо, не исключая возможности и необходимости воспроизведения биогеоценоза заповедника в такой форме, дополнить его другим способом воспроизведения. Здесь наиболее подходящим, по видимому, будет матричный вид модели, являющийся формой перехода от модели вербальной к математической (см. Сетров, 1978). Она позволяет показать количественное отношение всех (а не части) показателей и может служить макетом математической модели в ее полном виде. Кроме того, четко разграничивая отдельные экологические показатели и сами биологические виды, которым эти показатели принадлежат, матрица как макет будущей модели может выступать и программой работы над материалом, планом сбора самого материала. Это становится возможным потому, что каждый разработчик модели по матрице может четко представить не только объем и содержание необходимого для модели материала в рамках изучаемого им элемента биогеоценоза, но связь экологических показателей этого элемента с показателями других элементов экосистемы.

Макет модели биогеоценоза является общим абрисом его структуры, динамики и регуляционных механизмов в их единстве. Программный характер макета заключается в том, что он в общем виде воспроизводит основные элементы будущей модели в той последовательности, в какой они должны включаться в модель в процессе ее формирования. Макет также позволяет видеть фактическую взаимосвязь элементов модели, а, следовательно, связь и взаимозависимость деятельности разработчиков модели. Поэтому, если в предыдущем разделе отражены существенные научно-методологические основы создания модели, обоснования возможности ее разработки с позиций современной науки, то в макете модели выражается общий способ ее воспроизведения и направленность деятельности ее создателей.

Любое описание объекта может рассматриваться как его модель. Это значит, что «Летопись природы», сводки данных, путеводитель, туристский проспект с картой являются описательной моделью заповедника. Однако недостатком всех этих описаний является, во-первых, их односторонний, ограниченный характер; во-вторых, и это самое главное, — то, что от этих описаний нельзя сделать перехода к формализованному способу воспроизведения объекта, а между тем, именно та-

кая форма его отражения и является конечной целью научного исследования. Поэтому, прежде, чем создать математическую модель биогеоценоза заповедника, необходимо создать его описательный (феноменологический) аналог. Действительная описательная модель должна по своей терминологии, составу и структуре соответствовать содержанию модели математической.

Традиционное описание биогеоценоза заповедника обычно начинается с рассмотрения его геохимического и климатического компонентов, далее состава флоры, фауны и некоторых элементов экологии растений и животных. Такая последовательность изложения материала оправдана, поскольку исходит из интуитивного представления о степени определяющего влияния каждого предыдущего (в изложении) компонента на самопроисхождение и форму последующего. Она соответствует и логике познавательного процесса, идущего от простых, исходных, неразвитых состояний объекта к более богатым по содержанию, более сложным и высоко организованным его формам.

Беда, однако, в том, что, будучи воспринимаемы лишь интуитивно, несознательно, логика изложения имеющихся знаний о биогеоценозе (об этом свидетельствует то, что ее никто не обосновывает) оказывается непоследовательной: часто один компонент «заскакивает» за другой, последовательность, а часто и само наличие обратного влияния и их друг на друга не учитывается. Иначе говоря, изложение оказывается несистемным. Однако такой способ изложения материала, даже если он и применяется последовательно, системно, не годится для построения модели объекта. Он естественен: лишь на уровне первоначального накопления знаний в рамках чистой индукции и описательного метода, а при переходе к методу моделирования, призванному способствовать выявлению законов организации объекта исследования, этот способ изложения материала теряет свой смысл.

Дело в том, что обычные описания заповедных территорий по своему назначению являются более или менее полной сводкой знаний о состоянии заповедника, «энциклопедией» фактов, полученных всеми возможными способами. А цель описательной модели состоит в изложении тех фактов, которые, во-первых, могут быть формализованы, и, во-вторых, отражают закономерности строения и функционирования биоценоза как системы. Такой подход и является системно-организационным методом исследования. Конечным результатом

его применения является создание целостной теоретической модели объекта, объединяющей не все факты об объекте моделирования, а лишь те, что соответствуют важнейшей функции самого объекта (объективный момент модели) и нашему практическому интересу к этой его функции (субъективный момент модели). Поэтому и последовательность изложения материала в описательной модели заповедника будет иная, нежели в его обычных описаниях (летописи природы, проспекты, путеводители, «труды» и т. д.).

Описательная модель заповедника должна воспроизвести его состав, структуру и их функционирование в форме, дающей возможность перейти от биологических знаний к модели математической. Последняя, будучи опосредованной описательной моделью, отражает реальное состояние и тенденции развития биогеоценоза заповедника, дает возможность более эффективно управлять им, т. е. реализовать наши собственные цели относительно данного объекта природы. Этой целью является сохранение заповедной территории, ее минеральных богатств, фауны и флоры.

Ясно, что эти цели отличаются или даже противоположны тем, которые мы ставим в своей сельскохозяйственной и лесохозяйственной деятельности. Задача, собственно, заключается в том, чтобы нейтрализовать антропогенные факторы внешнего воздействия на заповедную территорию. Такая деятельность, строго говоря, является не управлением, а регуляцией объекта, причем не столько его самого, сколько его внешней среды.

Теоретическое воспроизведение (моделирование) социального объекта или ее конструирование начинается с выяснения цели, которая поставлена перед нами, людьми, или той объективной функцией, которую она выполняет (или должна выполнить), в социальной системе более высокого порядка. Это относится и к заповеднику как социальному учреждению: его функция обычно более или менее точно определена. Сложнее дело обстоит с объективной функцией биогеоценоза. Считается, что его «задача» — быть эталоном данного природного комплекса. Но все это не только задача, которую мы ему приписываем и хотим, чтобы он выполнял, а не объективная функция данного биоценоза в биосфере Земли. Модель биогеоценоза заповедника может быть правильно построена только в том случае, если цели создания заповедника будут отражать объективное положение вещей, а не просто наши субъективные желания.

Эталон, как это уже отмечалось, неизменен и служит мерилом чему-то. Заповедный биогеоценоз как живой объект не прерывно развивается и не может быть меркой ни для агроценоза, ни для любых других территорий, где осуществляется хозяйственная деятельность людей, именно потому, что, благодаря исключению его из хозяйственного пользования, он принципиально отличается от них, в чем и заключается его ценность. Объективная же функция любого естественного, в том числе и заповедного биогеоценоза заключается в его самосохранении и саморазвитии, что служит функции сохранения и саморазвития всей биосферы в целом. И пока человек в своем существовании зависит от устойчивости основных характеристик биосферы, он должен всеми средствами их поддерживать, а путь к этому — охрана природы, в том числе — исключение из хозяйственной деятельности еще нетронутых территорий, т. е. организация заповедников. Это позволяет использовать и другие качества объектов природы, например, их эстетическую функцию или сохранность богатства генофонда основных видов растений и животных.

Итак, основная функция биогеоценоза заповедника — поддержание через собственное сохранение и саморазвитие, сохранение и естественный характер развития биосферы. При этом следует напомнить, что прогрессивное развитие биосферы также служит ее самосохранению. Ведь вероятность гибели живого тем меньше, чем совершеннее внутренняя организация всех видов форм существования — от организма до биогеоценоза и биосферы в целом. В увеличении устойчивости биосферы через совершенствование ее форм и заключается функция прогресса самой жизни.

Моделирование позволяет выделить и воспроизвести только существенные факторы и связи между ними. Такая задача определяется не только главной целью построения модели — воспроизведения определяющих механизмов саморегуляции биогеоценоза в интересах управления ими на научной основе, но и ограниченными возможностями современных математических средств, не позволяющих единой формулой увязать все различные элементы такой сверхсложной системы как биогеоценоз. Однако, видя такого рода сложности, было бы неправильным считать задачу построения математической модели сложной экосистемы невыполнимой. Крупнейший эколог из США Ю. Одум, отмечая среди биологов наличие такого рода сомнений, справедливо указывает, что «информация об относительно небольшом числе переменных может послужить до

статочной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется «ключевыми» или «интегрирующими» факторами» (Одум, 1975, с. 14). Стало быть, задачей описательной модели является не отображение всех имеющихся о биоценозе сведений, а воспроизведение определяющих, ключевых факторов.

Необходимость отображения в модели связей и зависимостей между отдельными компонентами биогеоценоза и математического их воспроизведения с неизбежностью приводит к матричной форме упорядочивания всех его показателей. Общая матрица (табл. 1) является макетом модели всего биогеоценоза, но состоит она из элементов (которые представляют из себя «мини-матрицы»), отражающих отдельные показатели в их связи друг с другом (табл. 2, в приложении).

Общая матрица-макет модели состоит из биоэкологических показателей и наименований тех факторов моделируемого биогеоценоза, которым эти показатели принадлежат. Биоэкологические показатели подразделены на группы, каждая группа показателей в совокупности отражает определенный аспект организации биогеоценоза: топологический, структурный, вещественно-энергетический, динамико-поведенческий и регуляционно-лимитирующий. Каждый вид образует строку матрицы (m). Каждая строка (вид) имеет свой индекс (номер). Биоэкологические показатели образуют столбцы матрицы (n), также имеющие свой индекс (номер). Пересечение строки и столбца (m/n) образует квадрант матрицы или ее элемент.

Практически, квадрант в матрице-модели биогеоценоза отражает прежде всего величину биоэкологического показателя соответствующего вида. Но сам по себе показатель, сколь бы точно он ни был определен, не имеет еще биоэкологической ценности. Только будучи приведен в отношении к другим показателям он становится эвристически (по отношению к целям модели) значимым. Некоторые показатели сами являются отношением, т. е. выражают ту или иную форму связи. Но в самом по себе показателе, если даже он носит сугубо экологический характер, еще нет указания, с каким другим фактором или каким другим элементом биоценоза он связан. Поэтому для установления направления связи необходимо квадрант (элемент) матрицы развернуть в «подматрицу» или, иначе, мини-матрицу.

Поскольку любой квадрант матрицы обозначается через индекс строки (m) и столбца (n), то отношение определенного показателя (n) данного вида (m) к любому другому (или идентичному показателю иного биологического вида) может быть отражено через их обозначение в данном квадранте в указание в принятой форме на силу (степень) формы связи. Совокупность упорядоченных обозначений такого рода и будет составлять мини-матрицу. Практически все показатели биогеоценоза изменяются в течение года и это также должно быть отражено в модели. Поэтому строка мини-матрицы заполняется номером одного из показателей (m/n), а столбец — обозначением единицы времени изучаемого периода (месяц, год, десятилетие). Квадрант мини-матрицы отражает степень (силу) связи в условных унифицированных единицах или процентах.

Каждый вид (фактор) в соответствии с предлагаемой моделью несет не более 37 биоэкологических показателей, а стало быть, и такое количество мини-матриц, которые в совокупности будут составлять его единую экологическую модель. В свою очередь, совокупность этих моделей отдельных видов составляют модель (супермодель) всего исследуемого биогеоценоза. Идеалом такой модели было бы воспроизведение в динамике поведения каждого вида, включенного в биогеоценоз. Этот идеал пока недостижим, а для тех целей, которые сейчас ставятся перед модельным воспроизведением биогеоценоза, абсолютная полнота и не требуется. Необходимо показать взаимосвязи лишь тех видов, которые определяют устойчивость и динамику экосистемы.

Экологический «вес» того или иного вида, а, стало быть, и вопрос о включении его в модель предварительно определяется на основе эмпирических данных и теоретических предположений, имеющих в литературе и в материалах зоолога. Причем в процессе экологического исследования моделируемого биоценоза неизбежно будет меняться представление о значении в нем отдельных видов и поэтому одни из них будут выпадать, а другие включаться в предварительно составленную номенклатуру модели. То же самое относится и к отдельным биоэкологическим показателям, поскольку не все они присущи отдельным видам, а необходимость их использования в модели будет уточняться в процессе ее практической разработки. Поэтому, несмотря на кажущуюся необъятность количества факторов модели, их число в общем-то ограничено и каждый участник разработки модели может

МАКЕТ-МАТРИЦА МОДЕЛИ БИОГЕОЦЕНОЗА

№№ фактора	Состав (факторы) биогеоценоза	Экологические показатели									
		Топология					Состав				
		ареал в га	высотный пояс в м, у. м.	ярус	экспозиция склона	крутизна скло- на в град	число особей (покрытые)	Возраст (лет)	плотность популяции	бонитет	полнота
1	Пихта кавказская	1,0	1200	I	C-3	4°	484	300	484	I	1,0
2	Бук восточный	1,0	1200	I	C 3	4°	214	220	214	I	1,0
3	Подрост пихты	1,0	1200	IV	C-3	4°	1940	37	1940		
4	Подрост бука	1,0	1200	V	C-3	4°	4460	29	4460		
5	Падуб узколистый	1,0	1200	IV	C-3	4°	2500		2500		
6	Бересклет широколистный	1,0	1200	IV	C-3	4°	200		200		
7	Черника кавказская	1,0	1200	IV	C-3	4°	700		700		
8	Овсяница горная	1,0	1200		C-3	4°	50%		50%		
9	Ежевика	1,0	1200		C 3	4°	35%		35%		
10	Папоротник	1,0	1200		C-3	4°	10%		10%		
11	Кислица	1,0	1200		C-3	4°	3%		3%		
12	Подмаренник	1,0	1200		C.3	4°	2%		2%		
13	Копытные	1,0	1200								
14	Хищники	1,0	1200								
15	Насекомые	1,0	1200								
16	Микроорганизмы	1,0	1200								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Таблица 1

Диаметр дна метра в см средняя высо- та в м	Энергетика						Динам скорость пружинения	Регуляционно- лимитирующие				Биоценологические связи					
	сумма площади сечений в м ² /га	биомасса в т/га	ход естествен возобновления	завис ступень, древес м ³ /га	осадки в мм	влажность в %		солн, радиация в ккал см ² мин	темпер, воздух в град.	снежный покров в см	исключительность почвы (рН)	конкуренция	хищничество	паразитизм	протоко- операция	мутуализм	
45,9	38,1	77,8	4320	1940	1222	320	843	78	730	7,4	65	4,0					
28,8	28,1	14,0	1080	4160	258	280	843	78	730	7,4	65	4,0					
14,5	0,62		00			320	843	78	730	7,4	65	4,0					
7,5	0,58		30			280	843	78	730	7,4	65	4,0					
0,4	0,45		1,2				843	78	730	7,4	65	4,0					
0,7	0,9		2,1				843	78	730	7,4	65	4,0					
1,0	1,2		0,8				843	78	730	7,4	65	4,0					
			6,0				843	78	730	7,4	65	4,0					
			4,1				843	78	730	7,4	65	4,0					
			1,2				843	78	730	7,4	65	4,0					
			0,37				843	78	730	7,4	65	4,0					
			0,24				843	78	730	7,4	65	4,0					
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28

сам определить границы материала (а, стало быть, количество соответствующих видов и их признаков), которые он может исследовать в планируемый срок.

В качестве примера здесь представлен макет-матрица вербально-математической модели одной из пробных площадей (№ 1), заложенных Герасимовым в 1948 г. Матрица (см. таблицу 2) отражает соотношение фитоценоза в настоящее время (1991 г.), причем показатели основных его элементов имеют не только лесоводческий, но и экологический характер. Ее строение позволяет включать в модель не только фитоценопотические, но и любые другие факторы и показатели экосистемы.

Динамика и взаимосвязи факторов и показателей вербально-математической модели раскрываются, как это уже говорилось, в подматрицах, являющихся элементами макет-матрицы (ее квадрантом). В качестве примера приводится матрица (подматрица) важнейших показателей состояния фитоценоза — динамика роста биомассы за 50 лет. В отличие от обычного графика, матрица раскрывает все важнейшие факторы и их показатели, определявшие динамику роста за паса стволовой древесины в течение 50 лет (время наблюдения за пробной площадью). Численные выражения всех показателей и их динамики позволяют на этой основе построить математическую модель, что осуществляется путем подбора соответствующего математического аппарата. Мы такой цели в данной работе не ставили, однако возможность ее реализации очевидна, поскольку концептуальная вербальная часть модели имеет законченный вид, а все показатели — численно определены.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклеминев В. П. О классификации биоэкологических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1951, т. 61, вып. 5.
- Весслов Н. В. Смешанные леса из пихты и бука на Северном Кавказе и их биологическая продуктивность. Краснодарское кн. изд-во, 1973, 211 с.
- Воробьев Д. В. Лесотипологическая классификация климатов. Высотнопоясные и высотнo-экспозиционные климаты гор. — Лесотипологические исследования. Тр. ХСХИ, т. I XIII (с). Киев, «Урожай», 1967, с. 10—21.
- Горфинкель Д. Метод моделирования на вычислительных машинах в биологии и экологии. — В кн.: Теоретическая и математическая биология. М., 1968.
- Герасимов М. В. Кавказская пихта. М.-Л., Гослестехиздат, 1948, 176 с.
- Лесков А. И. Верхний предел леса в лесах Западного Кавказа. Ботан. журн. СССР, 1932, т. 17, № 2, с. 227—259.

- Меньшуткин В. В. Теоретические основы математического моделирования водных экологических систем. Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1.
- Нищенко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., Наука, 1971.
- Орлов С. Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа, М., изд-во АН СССР, 1951, 256 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1973.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 2.
- Сабан А. Я. Экология горных лесов. М., 1982.
- Сетров М. И. Системно-организационное моделирование заповедных биогеоценозов. (Сб.: «Методологические проблемы организации биосистем»), Л., Наука, 1978, с. 140—180.
- Тутуши И. Л. Лесоведение, 1980.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., 1971.