

# 1. Биотические особенности ландшафтов

УДК 631.4

## НЕЛИНЕЙНЫЕ МОДЕЛИ И ЭФФЕКТЫ КОНКУРЕНЦИИ РАСТЕНИЙ

**Смагин Андрей Валентинович**

*доктор биологических наук, профессор, Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Институт лесоведения РАН, Россия, 119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, smagin@list.ru;*

На количественном уровне рассматривается проблема конкурентных взаимоотношений растений. Эмпирически обоснована нелинейная степенная модель зависимости массы (привеса) растений от плотности насаждения, и на ее основе предложены расчетные формулы для оценки продуктивности (урожайности) сообществ растений из множества видов. Выявлены два принципиально различных типа культур (b+ и b-культуры) с повышением и понижением общей продуктивности при переходе от индивидуального растения к их совокупности в фитоценозе с ростом плотности. Предложена нелинейная динамическая модель с триггерным режимом конкуренции под воздействием контролирующего эдафического фактора увлажнения.

*Ключевые слова:* моделирование, конкурентные отношения, смешанные посевы, продуктивность, устойчивость нелинейные режимы, планирование урожая.

Статья поступила в редакцию 15.02.2016

## NON-LINEAR MODELS AND EFFECTS OF THE COMPETITION OF PLANTS

**Smagin Andrey Valentinovich**

*professor, doctor of biological science, Lomonosov Moscow St. University; Lomonosov Moscow State University, (Russia), 119992, Moscow, GSP-2, Leninskye gory; Institute of Forest Science the Russian Academy of Sciences, Russia, 143030, Moscow region. Sovetskaya 21, p/o Uspenskoe, smagin@list.ru*

The problem of competing plants relationship is considered quantitatively. Non-linear power-law model of dependence of weight (gain) on the density of planting the plants obtained empirically and on the basis of its calculation formulas for the productivity (yield) of a plurality of types of plant communities are proposed. Two fundamentally different types of crop (b + and b–culture) with raising and lowering the overall productivity in the transition from individual plants in their entirety to phytocenosis with increasing density were identified. The nonlinear dynamic model with trigger regime of competition under the influence of the edaphic factor controlling moisture are described.

*Keywords:* modeling, competitive relationship, mixed crops, productivity, stability, nonlinear regimes, crop planning.

Received 15.02.2016

**Введение.** Концепция конкурентных взаимоотношений является ключевой в популяционной экологии и восходит корнями к эволюционному учению Дарвина, базирующемуся на идее борьбы видов за существование. Сегодня становится очевидным, что не следует абсолютизировать ни саму эту идею, ни роль конкуренции в формировании продуктивности (урожайности) и закономерностей эволюции экосистем, однако и недооценивать данный фактор также нельзя, причем не только в естественных, но и в искусственно создаваемых человеком сообществах. Априори понятно, что конкурентные взаимоотношения – далеко не единственный вид биотических связей в экосистемах, и они проявляются на фоне действия не менее важных факторов как положительного (симбиотического), так и отрицательного (антибиотического) влияния организмов друг на друга наряду с действием много-

численных абиотических факторов контроля роста и развития организмов, в особенности – эдафических.

В классической русской биогеоценологии можно найти пример правильного понимания роли и места конкуренции в динамике экосистем в виде сочетания двух основополагающих концепций – сингенеза и экогенеза [9, 17, 25], удачно дополняющих друг друга. Исходно сингенетический подход слишком переоценивал биотические взаимоотношения, включая конкурентные, как движущую силу развития и смен фитоценозов в достаточно постоянном поле действия факторов окружающей среды, к которым в разной мере адаптировалась растительность. Однако впоследствии его корректировка с учетом механизма экогенеза – активного средообразующего воздействия организмов на ближайшее окружение и в первую очередь – на плодородие почвы, через

которое реализуется обратная связь с продуктивностью и биоразнообразием сообществ, позволила создать стройное фундаментальное учение о динамике биогеоценозов, успешно примененное на практике лесорастительного районирования, типологии и лесного хозяйства [5, 11, 16].

К сожалению, эти успехи отечественной биогеоценологической школы В. Н. Сукачева периода 80-х годов в СССР остались практически неизвестными для зарубежной экологии и видимо, по этой причине оказались незаслуженно забытыми в нашей стране, вступившей после развала СССР в глубокий перманентный кризис науки и образования. В результате до сих пор доминирующая теория конкурентных взаимоотношений в растительных ассоциациях базируется преимущественно на классических зарубежных разработках де-Вита [31], Харпера [23], Йоды [32] и ряда других исследователей 60–80-х годов прошлого века [7], а также на кинетических моделях конкуренции типа Лотки-Вольтерра и де-Вита [19], довольно узконаправленных, исследующих парные взаимодействия видов на фоне выровненных факторов окружающей среды.

В русле таких теоретических представлений с использованием соответствующих количественных критериев связи относительной численности (плотности) популяций и продуктивности (урожайности) проводится большинство современных отечественных и зарубежных работ по изучению конкурентных взаимоотношений растительности в естественных и искусственных фитоценозах, в том числе и имеющих практическую направленность, как, например, работы по созданию смешанных посевов и конструированию агроценозов [1, 2, 6, 10, 18, 20, 21, 22, 24, 26, 30]. Работ по моделированию более сложных взаимоотношений со множеством видов и/или нелинейными эффектами при их взаимоотношении, включая колебательные и хаотические режимы, практически нет, или они носят сугубо теоретический характер [19, 27].

В результате в настоящее время в экологии сообществ и агроэкологии при определении урожайности растений используются обобщенные компьютерные модели типа WOFOST (<http://www.wofost.wur.nl>), но в них основными контролирующими факторами являются водный режим и минеральное питание растений (по сути – гидропоника), задающие так называемый лимит продуктивности. На этом фоне биотические факторы рассматриваются лишь как снижающие подобный лимит и включают отрицательные воздействия сорняков, вредителей и болезней растений. Какие-либо более сложные конкурентные взаимодействия растений под воздействием эдафических факторов и связанные с ними нелинейные (триггерные, периодические) режимы

динамики урожайности, насколько нам известно, не рассматриваются.

Вместе с тем очевидно, что закономерности конкуренции растений и их продуктивности в переменном поле контролирующих факторов окружающей среды могут быть качественно иные, чем на выровненных по плодородию участках. И здесь ключевой эдафический фактор (например, влажность почвы или осадки) может служить переключателем (триггером) всей системы, приводя к гибели менее толерантных и усилению более адаптированных видов, изменению итогового биоразнообразия и продуктивности (урожайности). Подобные эффекты являются следствием нелинейных связей «живое–живое» и «живое–косное» в динамических биокосных системах и предметом фундаментального биогеофизического направления, рассматривающего на количественном уровне процессы и модели природной и антропогенной организации подобных систем [13, 28, 29]. В методологическом плане есть все основания считать такие модели со сложными нелинейными режимами функционирования перспективными и более адекватными по сравнению с традиционным (линейным) подходом, предполагающим пропорциональность действия фактора и отклика на него системы (усиление или уменьшение влажности, удобрения, света, адекватно усиливает или уменьшает продуктивность). В сложных динамических системах с нелинейными связями это может быть вовсе не так: небольшие изменения контролирующего фактора на фоне нелинейных внутренних взаимодействий часто ведут к резким сменам в продуктивности и биоразнообразии [13, 29].

В связи с вышеизложенным целью работы явилось обобщение известной количественной информации о конкурентных взаимоотношениях растений на уровне эмпирических нелинейных моделей и модификация классической динамической системы Лотки-Вольтерра для изучения нелинейных (триггерных) режимов конкуренции на фоне переменного эдафического фактора.

**Объекты и методы.** Поскольку работа носит обзорно-аналитический характер, в ней использовалась доступная литературная информация о росте и конкурентных взаимоотношениях различных видов растений в естественных и созданных человеком сообществах. Большинство литературных данных было исходно в графическом изображении. Для получения числовых значений по данным графиков был предложен следующий простой, но очень результативный и точный метод «съемки» информации. График с нанесенными на него экспериментальными точками сканировался из журнальной статьи или книги и переносился как рисунок в электронные таблицы MS Excel. Рядом с ним в ячейках таблицы строились два столбца X и Y произвольных цифр из

диапазона абсцисс (X) и ординат (Y), представленных на исходном отсканированном графике. Далее по этим цифрам строилась точечная диаграмма MS Excel с прозрачной заливкой, которая накладывалась на исходный рисунок и растягивалась так, чтобы оси на диаграмме и отсканированном графике совпали и по положению, и по масштабной сетке. После этого точки на диаграмме последовательно после клика правой кнопкой мыши переносились на точки исходного графика, накладываясь на них. Автоматически при этом в клетках таблицы MS Excel возникало точное значение абсциссы (X) и ординаты (Y) этих точек, то есть восстанавливалась исходная экспериментальная информация, по которой строились точки на графике журнальной статьи или книги. Этот способ, повторяем, оказался более эффективным (по времени) и точным по сравнению с обычным визуальным «снятием» точек с рисунка с помощью линейки. К тому же отсканированный рисунок (обычно маленьких размеров) легко было увеличить в компьютере до удобного масштаба, гарантирующего эффективность работы. В содержательной части работы основным методом исследования явилось математическое моделирование, включающее как нелинейный регрессионный анализ с использованием среды S-Plot 9 версии, так и численное компьютерное моделирование нелинейных динамических систем в виде обыкновенных дифференциальных уравнений на базе среды Matlab 7 [3, 4].

**Результаты и обсуждение.** Наиболее очевидной причиной конкуренции растений является потребность в пространстве и в ограниченном этим пространством почвенным ресурсе. В этой связи количественная оценка конкурентных взаимоотношений начинается с анализа параметров роста в зависимости от плотности популяции (густоты посадки растений), которую будем обозначать символом ( $\rho$ ). Размерность [ $\rho$ ] – шт·м<sup>-2</sup> (число растений на квадратном метре или иной площади пространства). Анализ многочисленных литературных данных по зависимости массы (привеса за вегетационный сезон) растений от плотности (густоты) посадки показывает, что она выражается степенной функцией (в билигарифмических координатах – прямая) вида:

$$V = a \cdot \rho^{-b}, \quad (1)$$

где  $a, b$  – постоянные величины (параметры).

На рисунке 1 приведены результаты аппроксимации экспериментальных данных функцией (1). Как видно, она весьма хорошо описывает реальные данные с коэффициентом детерминации (параметром достоверности)  $R^2$  от 0,97 до 0,99, то есть близким к идеальной функциональной зависимости. При этом степенной параметр  $b$ , ответственный за наклон прямых  $V(\rho)$  в билигарифмическом масштабе, варьирует в

большом диапазоне от  $-0,6$  до  $-2,6$  единиц. Это указывает на ошибочность широко распространенных представлений о некоем универсальном «законе 3/2» [32], согласно которому масса растений в зависимости от плотности подчиняется (1) степенному параметру  $b=3/2$ , вытекающим из геометрических соотношений объема растения и площади под ним. Правда, закон Йоды часто ограничивают высокой плотностью, а при разреженных посевах считается, что он не работает, и зависимость  $V(\rho)$  подчиняется обратной (гиперболической) функции вида [25]:

$$V = \frac{m}{K + \rho}, \quad (2)$$

где  $m, K = \text{const}$ . Однако анализ рисунка 1 показывает, что предложенная функция (1) действует в весьма широком диапазоне плотности (густоты) посадки от первых десятков до нескольких тысяч единиц растений на квадратный метр площади, то есть является универсальной и, очевидно, с успехом заменяет более сложную комбинацию закона 3/2 и формулы (2). Закон 3/2, очевидно, является частным случаем модели (1) при  $b = 3/2$ .

С точки зрения определения (планирования) урожайности важным является соотношение получаемого параметра  $b$  с единицей. Он является неким управляющим (триггерным) параметром определенным, видимо, генотипом данного растения. Если  $b > 1$ , продуктивность (урожайность) культуры будет падать при увеличении плотности посадки. И для таких культур конкуренция за пространство является существенным экологическим фактором роста. При  $b = 1$  возникает нейтральное состояние, при котором прирост (продуктивность) не зависит от плотности. Наконец, при  $b < 1$  продуктивность, напротив, возрастает при увеличении плотности (густоты) посева.

Это легко доказать теоретически. Ведь продуктивность (прирост за сезон) является произведением функции  $V(\rho)$  на плотность ( $\rho$ ) посадки, то есть произведение массы одного растения на число растений на единице площади. При умножении функции (2) на  $\rho$ , очевидно, получается хорошо известное в экологии уравнение Михаэлиса–Ментен для кинетики роста на субстрате, имеющее форму  $m \cdot \rho / (K + \rho)$  (см. например, [19] или [3]). Аналогичная операция для (1) даст опять степенную модель в форме:

$$P = a \cdot \rho^{1-b}, \quad (3)$$

где  $P$  – сезонная продуктивность, г·м<sup>-2</sup>·сез<sup>-1</sup>. Из уравнения (3) видно, что при  $b < 1$  продуктивность (прирост) будет возрастать, а при  $b > 1$  – убывать при увеличении плотности насаждения.

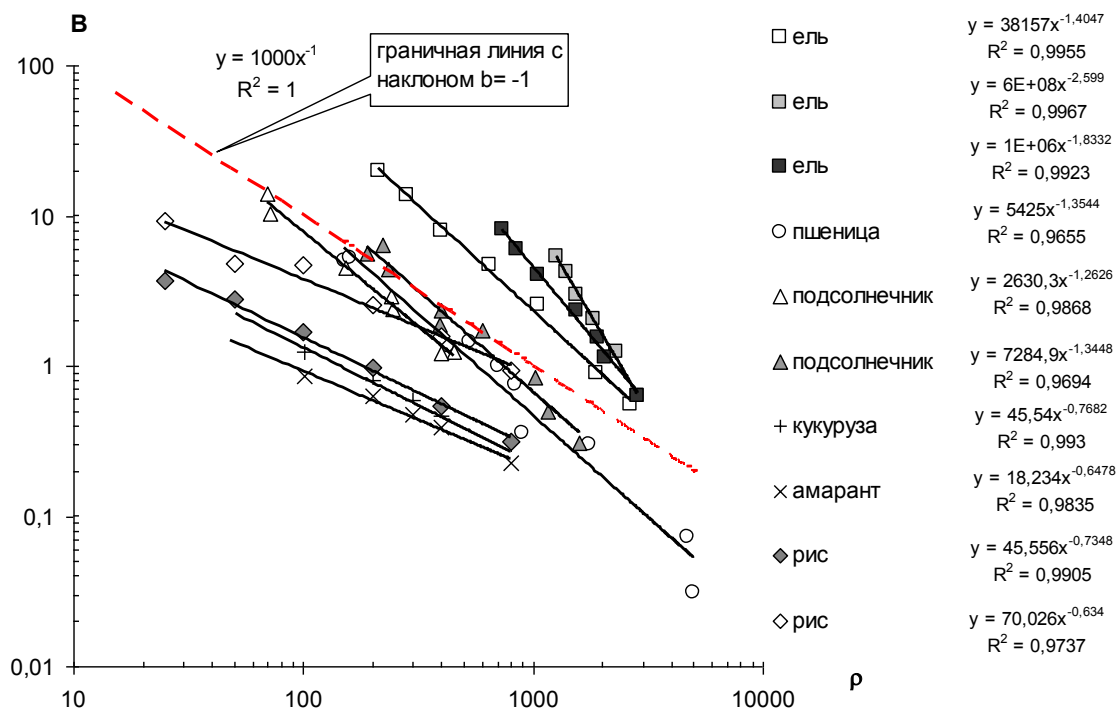


Рис. 1. Зависимость массы (объема) индивидуального растения (B) от плотности посадки. [B] – г·сек<sup>-1</sup>, [ρ] – шт·м<sup>-2</sup> для травянистых культур, [B] – фут<sup>3</sup>·сек<sup>-1</sup>, [ρ] – шт·акр<sup>-1</sup> для древесных культур. Использованы литературные данные [1, 21, 30]. Прямые линии – результаты аппроксимации экспериментальных данных степенной моделью (1); уравнения аппроксимации и параметр достоверности R<sup>2</sup> помещены в правой части рисунка напротив соответствующей растительной культуры (вида).

Это теоретическое положение хорошо иллюстрирует рисунок 2, на котором приведены экспериментальные зависимости P(ρ), построенные как произведение B·ρ по данным рисунок 1 и проаппроксимированные функцией (3). Так, древесные насаждения (ель), а также ряд сельскохозяйственных культур (пшеница, подсолнечник) имеют параметр b>1 и характеризуются убыванием продуктивности при увеличении плотности (верхняя часть рисунка 2). Вместе с тем существуют растения с b<1, у которых рост плотности насаждения нелинейно связан с ростом (увеличением) продуктивности. Пример таких культур (рис, пшеница, амарант) показан на нижней части рисунка 2.

Параметр b, повторяем, судя по всему генетически запрограммированный показатель вида. Он может несколько меняться в зависимости от условий выращивания, например наличия удобрений. Так, кривые для урожайности риса, мы видим, достаточно сильно отличаются друг от друга (рис. 2, нижняя часть). При наличии азотных удобрений (белые ромбические символы) урожайность выше по сравнению с контролем без удобрений (серые символы) от 2–2,5 раз при низкой плотности посадки (25–50 шт·м<sup>-2</sup>) до 3 раз при высокой плотности в 400–800 шт·м<sup>-2</sup>, согласно использованным экспериментальным данным [1].

Однако показатель b при этом остается меньше единицы (0,63–0,73). То специфика данного вида – культуры риса состоит в том, что увеличение плотности посадки сопровождается увеличением продуктивности, хотя и нелинейно, согласно функции (3). Возможно, такое поведение культуры риса в отличие от других злаков (пшеница) связано с длительной стадией роста в водной среде, когда растение может использовать элементы питания и влагу свободно и практически не ограничено (аналог гидропоники). Напротив, для древесных культур (ель) показатель b всегда больше единицы, хотя он тоже может варьировать в широких пределах (от 1,4 до 2,6, согласно уравнениям аппроксимации на рисунке 1), а вместе с ним столь же сильно варьировать и предельный запас древесины насаждения (от 4000 до 7000 фут<sup>3</sup>·акр<sup>-2</sup>, или около 120–220 т·га<sup>-1</sup>, при плотности древесины ели 0,45 т·м<sup>-3</sup>, см. рисунок 2) в зависимости от условий выращивания по данным [30]. Но, повторяем, поскольку b всегда больше единицы, продуктивность всегда будет понижаться с увеличением плотности насаждения. Этот факт, скорее всего, детерминирован генетически для всех древесных насаждений, нуждающихся в большом индивидуальном пространстве и в значительных объемах почвенного ресурса, в первую очередь из-за высо-

кого транспирационного расхода влаги каждым деревом. Ведь чем больше организм, тем больше должна быть индивидуальная площадь питания и объем эдафического ресурса с запасами влаги и питательных элементов, ограниченный этой площадью. Факт хорошо известен лесоводам, поскольку так называемая стадия жердняка, на которой плотность при самосеве

может быть высокой, неизменно сопровождается самоизреживанием древостоя к моменту формирования зрелого сообщества с высокой фитомассой и продуктивностью. И всегда солитеры (отдельно растущие деревья) достигают больших размеров и массы по сравнению с густорастущими насаждениями.

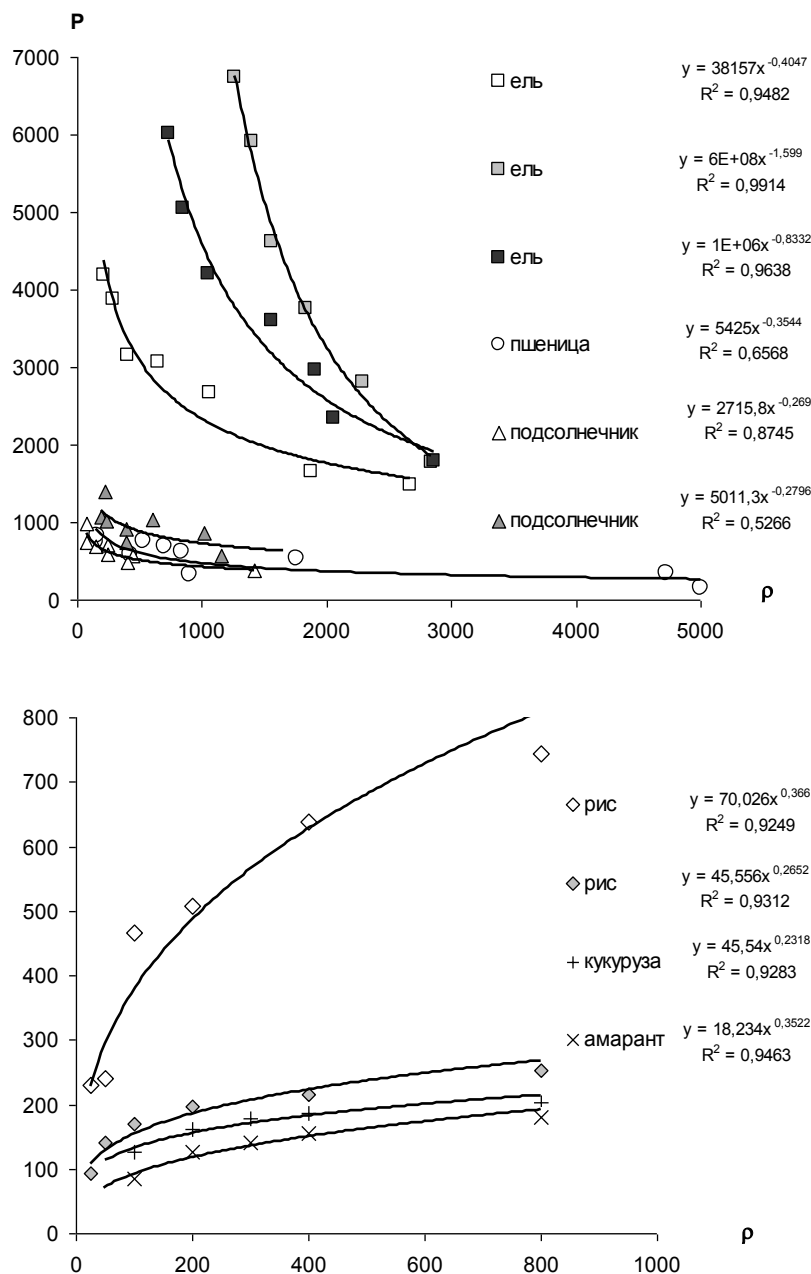


Рис. 2. Зависимость суммарной продуктивности (урожайности) (P) от плотности посадки. [P] – г·м<sup>-2</sup>·сез<sup>-1</sup>, [ρ] – шт·м<sup>-2</sup> для травянистых культур, [P] – фут<sup>3</sup>·акр<sup>-1</sup>·сез<sup>-1</sup>, [ρ] – шт·акр<sup>-1</sup> для древесных культур; экспериментальные данные и обозначения – см. рисунок 1, кривые – результаты аппроксимации экспериментальных данных степенной моделью (3); уравнения аппроксимации и параметр достоверности R<sup>2</sup> помещены в правой части рисунка напротив соответствующей растительной культуры (вида).

Изложенное выше позволяет сделать важный с точки зрения формирования смешанных посевов теоретический вывод. Очевидно, бессмысленно с точки зрения оптимизации урожая смешивать виды, у которых показатель  $b > 1$ . В

этом случае всегда урожайность (продуктивность) смешанного сообщества будет ниже, чем максимальная для монокультуры наиболее продуктивного из смешиваемых видов при минимальной плотности. Так, судя по данным [30],

изображенным на рисунке 1, подсолнечник и пшеница характеризуются показателем  $b \approx 1,3$ , то есть превышающим единицу. Поэтому смешанные посевы с их участием будут невыгодными по сравнению с монокультурами, даже если удастся технически решить проблему раздельного сбора урожая, скажем, зерна пшеницы и какой-то другой подсаженной к ней культуры. А вот для кукурузы, напротив, поскольку  $b \approx 0,8$  меньше единицы, продуктивность с ростом плотности будет возрастать (рисунок 2). Значит, в смешанных посевах можно добиться не только устойчивости, но и большой продуктивности, грамотно подбирая плотность посадки этого растения с конкурирующими дополнительными культурами, как например, это сделано в работе [2] в смешанных посевах кукурузы и амаранта. По сути, здесь уже не идет речь о конкуренции, ибо если внутри вида продуктивность возрастает с ростом плотности насаждения, значит конкуренция на уровне индивидуума (формула 1 для массы индивидуального растения) с избытком компенсируется выгодой от совместного освоения ресурса и устойчивого существования для культур с  $b < 1$ , поскольку суммарная продуктивность всего сообщества у них возрастает с увеличением плотности насаждения.

Получив фундаментальные сведения об индивидуальном росте культур в зависимости от плотности посадки, можно перейти к прикладной проблеме планирования урожайности (продуктивности) в смешанных посевах. Причем степенной ряд соответствующей базовой зависимости (3) позволяет сделать это достаточно просто не только для парных, но и для множественных взаимодействий любого числа видов ( $n$ ). Для начала запишем формулу для расчета некоего референтного урожая, который бы формировало смешанное сообщество при отсутствии конкурентных взаимоотношений различных растений друг с другом (межвидовой конкуренции). В этом случае срабатывал бы лишь фактор внутривидовой конкуренции за ресурс, отражаемый зависимостью (3). Тогда общая урожайность (продуктивность), очевидно, является суммой урожаев каждого вида и определяется уравнением:

$$P_{\text{®}} = a_1 \cdot \rho_1^{1-b_1} + a_2 \cdot \rho_2^{1-b_2} + a_3 \cdot \rho_3^{1-b_3} + \dots = \sum_{i=1}^n a_i \cdot \rho_i^{1-b_i}, \quad (4)$$

где  $P_{\text{®}}$  – суммарная референтная продуктивность,  $\rho_i$ ,  $a_i$ ,  $b_i$  – плотность посадки  $i$ -той культуры и соответствующие коэффициенты для нее по формуле (3). Так, например, для смеси кукурузы и амаранта при густоте посева 400 и 200 шт·м<sup>-2</sup> получаем «референтный» урожай  $P_{\text{®}} = 45,54 \cdot 400^{0,2318} + 18,234 \cdot 200^{0,3522} = 300$  г·м<sup>-2</sup>. Аналогичная прямая оценка суммарного урожая двух

культур при таких плотностях по опытам [21] составила 312 г·м<sup>-2</sup>, то есть величину близкую к расчетной.

В реальности для культур с  $b > 1$  начнет действовать фактор межвидовой конкуренции, который будет понижать референтную величину  $P_{\text{®}}$ . В культурах с  $b < 1$  конкуренция, как уже отмечалось выше, будет блокироваться выгодой от совместного проживания, поэтому реальный урожай (продуктивность) в смешанных посевах таких культур будет выше, чем величина  $P_{\text{®}}$ . Наиболее простой и очевидный способ учета взаимного влияния культур – суммирование плотностей насаждения разных видов в аргументе функции (3), то есть включение наряду с собственной плотностью плотности соседа или соседей – других видов. По-видимому, в дальнейшем наряду с плотностью надо учесть различную способность видов воздействовать друг на друга с помощью некоего фактора ( $f$ ), меняющегося от нуля (нулевое влияние) до 1 (максимальное воздействие), и тогда в аргумент функции (1) надо помещать не значения плотности, а их произведение на данный фактор ( $\rho \cdot f$ ). Например, для парных взаимодействий  $(\rho_1 \cdot f_1)^{1-b_1} + (\rho_2 \cdot f_2)^{1-b_2}$  или, возможно,  $(\rho_1 \cdot f)^{1-b_1} + (\rho_2 \cdot (1-f))^{1-b_2}$ . Но в данной работе мы будем считать виды равнозначными по взаимному воздействию ( $f=1$ ) и ограничимся наиболее простым уравнением для определения продуктивности смешанного сообщества в следующей форме:

$$P_{\Sigma} = a_1 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{1-b_1} + a_2 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{1-b_2}, \quad (5)$$

$$+ a_3 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{1-b_3} + \dots = \sum_{i=1}^n \left\{ a_i \cdot \left( \sum_{i=1}^n \rho_i \right)^{1-b_i} \right\}$$

где  $P_{\Sigma}$  – суммарная продуктивность, учитывающая наряду с внутривидовыми факторы межвидовых воздействий. И если для видов с  $b > 1$  это будут доминирующие конкурентные взаимоотношения, понижающие продуктивность, то для культур с  $b < 1$  доминировать будут положительные (симбиотические) воздействия, увеличивающие итоговую продуктивность. Так, для приведенного выше примера смешанных посевов кукурузы и амаранта соответствующая оценка дает величину  $P_{\Sigma} = 45,54 \cdot (400+200)^{0,2318} + 18,234 \cdot (200+400)^{0,3522} = 374$  г·м<sup>-2</sup>, то есть почти 25 % прибавки урожая по сравнению с референтной величиной в 300 г·м<sup>-2</sup>.

Отдельный интерес представляет смешение двух типов растительных культур с параметрами  $b > 1$  и  $b < 1$ . Для удобства условимся их называть “b+” и “b-” культурами, поскольку первые дают уменьшение, а вторые – увеличение продуктивности с ростом плотности насаждения. Так вот – при создании смешанных посевов на такой основе есть возможность увеличить уро-

жайность  $b^+$  культуры за счет положительного воздействия  $b^-$  растений при их соподчиненном положении, поскольку  $b^+$  культура усугубит их внутреннюю конкуренцию и выведет продуктивность на более низкий уровень. Это имеет смысл делать при формировании сложных посевов культурных растений для повышения плодородия почвы (сидеральные  $b^-$  растения), защиты от сорняков, болезней и вредителей растений. Например, находим такое уравнение [30] для зависимости массы растения от плотности для клевера красного (*Trifolium pratense*):  $\lg(B)=3,36-1,33 \cdot \lg(\rho)$ , что в переводе в модель (1) даст:  $B=2290,87 \cdot \rho^{-1,33}$ . Поскольку показатель  $b=1,33$  больше единицы, клевер является культурой  $b^-$ -типа. Смешивать его с аналогичной  $b^-$  культурой, например, пшеницей или подсолнечником, очевидно, бесполезно, поскольку неизбежно возникнет обоюдная потеря продуктивности из-за конкуренции. И на практике обычно применяется разделение посевов во времени (севооборот), когда сидераты высаживаются отдельно для улучшения почвы, в частности для обогащения азотом. Однако теоретически (автор заведомо просит прощения, если он делает ошибку в агрономии, не являясь здесь специалистом), есть возможность увеличения урожая  $b^+$  культуры, например кукурузы, при совместном выращивании с клевером. Так, при плотности посадки кукурузы из предыдущего примера в  $400 \text{ шт} \cdot \text{м}^{-2}$  продуктивность монокультуры составит  $45,54 \cdot 400^{0,2318} = 183 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ . В смеси же с клевером при такой же плотности посадки суммарная продуктивность будет  $P_{\Sigma} = 45,54 \cdot (400+400)^{0,2318} + 2290,87 \cdot (400+400)^{-0,33} = 467 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ , причем на долю кукурузы придется  $215 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ , то есть на  $32 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ , или на 17 % больше чем при выращивании в монокультуре. Дополнительно будет полезный эффект повышения плодородия почвы и снабжения кукурузы азотом, что снизит затраты на удобрения.

Также, вполне вероятно, правильное использовать более жесткий принцип расчета при планировании урожайности, когда вначале считается масса индивидуального растения данного вида с учетом прибавления плотности от других видов, а потом эта масса умножается на численность данного вида для получения показателя урожайности, который далее суммируется по всем видам. Аналогичная (5) формула при этом примет вид:

$$P_{\Sigma} = \rho_1 \cdot a_1 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{-b_1} + \rho_2 \cdot a_2 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{-b_2} + \rho_3 \cdot a_3 \cdot (\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \dots)^{-b_3} + \dots = \sum_{i=1}^n \left\{ \rho_i \cdot a_i \cdot \left( \sum_{i=1}^n \rho_i \right)^{-b_i} \right\} \quad (6)$$

Очевидно, при таком «жестком» расчете урожайность смеси будет всегда меньше рефе-

рентной. Так, для примера «кукуруза–амарант» из работы [21] имеем в этом случае суммарную продуктивность  $P_{\Sigma} = 400 \cdot 45,54 \cdot (400+200)^{-0,7682} + 200 \cdot 18,234 \cdot (200+400)^{-0,6478} = 192 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ , что значительно меньше суммарной референтной продуктивности  $(P_{\text{®}} = 45,54 \cdot 400^{0,2318} + 18,234 \cdot 200^{0,3522} = 300 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2})$ . Вместе с тем это больше, чем продуктивность каждой взятой по отдельности культуры ( $183 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$  для кукурузы и  $118 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$  для амаранта) при тех же плотностях посадки. То есть при «жестком» планировании получается, что продуктивность отдельно взятых культур в смешанных посевах всегда меньше, чем в монокультуре, но выгода смешанного посева возникает от общего увеличения продуктивности и, вероятно, устойчивости такого ценоза при совместном выращивании нескольких видов растений на одной и той же площади. Ведь хотя каждое из растений в монокультуре даст большую продуктивность при той же плотности посадки, чем в смешанном посеве, для выращивания ( $n$ ) видов в монокультуре, очевидно, потребуется и ( $n$ ) участков и ( $n$ ) затрат на их обработку, тогда как при совместном выращивании достаточно лишь одного участка с минимальными затратами.

Сделаем и еще одну оговорку, что все приведенные выше расчеты по планированию урожая (продуктивности) справедливы только в пределах действия (области определения) моделей (1) и (3). Поскольку они являются эмпирическими, нельзя, чтобы суммарная плотность посадки превышала предельную численность растений на квадратном метре в экспериментах с монокультурой. То есть если в экспериментах с кукурузой [21], по которым оценивались параметры моделей (1), (3), предельная плотность была  $800 \text{ шт} \cdot \text{м}^{-2}$ , нельзя, чтобы суммарная плотность растений смешанного посева (двух, трех и более видов) в формуле для расчета урожайности (5) или (6) превысила эту величину.

До сих пор мы рассматривали только чисто биотические связи (взаимоотношения растений друг с другом) на фоне относительно выровненных и одинаковых для взаимодействующих видов факторов внешней среды. Однако, как уже отмечалось во введении, абиотические контролирующие факторы и, в частности, эдафический здесь будут играть не меньшую роль. В результате в нелинейной динамической системе «почва–растения» могут возникать сложные режимы (триггерные, колебательные), при которых пусковым фактором (бифуркационным параметром) может быть то или иное динамическое свойство почвы, например, ее влажность или связанный с ним параметр осадков (полива).

Чтобы проиллюстрировать это положение, попытаемся скомбинировать классическую модель конкурентных взаимоотношений Лотки-Вольтерра с триггерной моделью роста в зависимости от осадков (влажности почвы), предложенной в нашей работе [12]. Система Лотки-Вольтерра для парных конкурентных взаимодействий имеет вид [19]:

$$\frac{dX_1}{dt} = r_1 X_1 \left(1 - \frac{X_1}{K_1} - \alpha_1 \frac{X_2}{K_1}\right), \quad (7)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = r_2 X_2 \left(1 - \frac{X_2}{K_2} - \alpha_2 \frac{X_1}{K_2}\right)$$

где  $X_{1,2}$  – численности конкурирующих видов,  $K_{1,2}$  – емкости среды для видов,  $r_{1,2}$  – мальтузианские параметры их роста,  $\alpha_{1,2}$  – безразмерные

параметры конкуренции. В модели предполагается, что численность вида  $X_1$  снижает скорость роста для вида  $X_2$  пропорционально отношению  $X_1/K_2$  с коэффициентом конкурентной мощности  $\alpha_1$ . Для самого вида  $X_1$  справедливо такое же (симметричное) воздействие со стороны численности  $X_2$ . Стационарными состояниями системы (7) являются следующие возможные значения переменных  $X_{1,2}$ :

$$\begin{aligned} X_1 &= 0, \\ X_1 &= K_1 - X_2 - \alpha_1 X_2, \\ X_2 &= 0, \\ X_2 &= K_2 - X_1 - \alpha_2 X_1. \end{aligned} \quad (8)$$

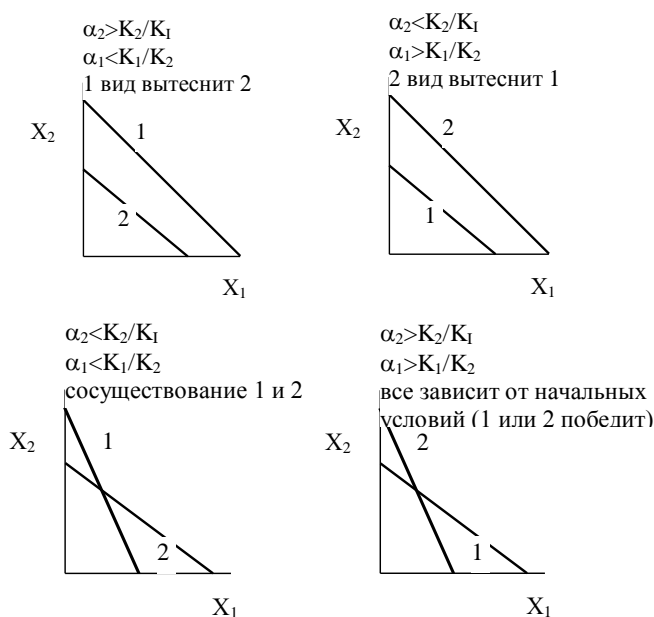


Рис. 3. Графический анализ устойчивости и режимов поведения классической модели конкуренции Лотки-Вольтерра (см текст).

При этом очевидно, что состоянию с нулевой численностью соответствует ситуация вытеснения одного вида другим.

Анализ устойчивости стационарных состояний по Ляпунову показывает, что устойчивость и режимы поведения (7) определяются взаимным расположением двух характеристических прямых в фазовом пространстве ( $X_1, X_2$ ):

$$\text{прямая } 1 = r_1 X_1 \left(1 - \frac{X_1}{K_1} - \alpha_1 \frac{X_2}{K_1}\right), \quad (9)$$

$$\text{прямая } 2 = r_2 X_2 \left(1 - \frac{X_2}{K_2} - \alpha_2 \frac{X_1}{K_2}\right)$$

Если прямая 1 находится над прямой 2, то есть выполняются условия  $\alpha_2 > K_2/K_1$  и  $\alpha_1 < K_1/K_2$ , первый вид вытесняет второй (рисунок 3). При обратном расположении прямых

( $\alpha_2 < K_2/K_1$  и  $\alpha_1 > K_1/K_2$ ), второй вид вытесняет первый. При пересечении прямых так, что  $\alpha_2 < K_2/K_1$  и  $\alpha_1 < K_1/K_2$  (малая конкурентная способность обоих видов, так что параметры конкуренции меньше отношений емкостей среды), оба вида сосуществуют, то есть устойчивы оба стационарных состояния с ненулевой численностью. И, наконец, при обоюдной большой конкурентной мощности видов ( $\alpha_2 > K_2/K_1$  и  $\alpha_1 > K_1/K_2$ ) все определяется начальными условиями (первоначальной численностью видов при посеве или интродукции). При этом возможно, в зависимости от взаимного соотношения первоначальной численности, как сосуществование обоих видов, так и гибель одного или другого.

В целом система (7) демонстрирует триггерные режимы при которых возможно пере-



ключение от устойчивого сосуществования обоих видов к вытеснению одного или другого, когда для вытесняемого вида устойчивым становится стационарное состояние с нулевой численностью. Все эти режимы присутствуют и в реальных сообществах, однако регулирующим фактором (переключателем режимов) здесь может служить внешнее управление, в частности обеспечение растений влагой.

Дополним модель (7) подобным фактором, включив в нее еще одно уравнение, описывающее динамику влажности почвы:

$$\frac{dX_1}{dt} = r_1 X_1 \left( 1 - \frac{X_1}{K_1} - \alpha_1 \frac{X_2}{K_1 + W/W_s} \right), \quad (10)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = r_2 X_2 \left( 1 - \frac{X_2}{K_2} - \alpha_2 \frac{X_1}{K_2 + W/W_s} \right)$$

$$\frac{dW}{dt} = P - kW$$

где  $W$  – запас доступной влаги в корнеобитаемой толще, мм,  $P$  – интенсивность поступления осадков (поливной влаги) в почву,  $W_s$  – предельная величина запаса влаги, соответствующая пористости,  $k$  – константа водообмена (интенсивности внутрпочвенного оттока и физического испарения влаги).

Для удобства анализа и численных экспериментов обезразмерим модель (10), используя нормировку переменных  $X_{1,2}$  по емкостям среды  $K_{1,2}$ , а влажности – по максимальному значению  $W_s$ , как это уже заложено в модель (10). В результате вместо (10) получим:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left( 1 - x_1 - \frac{\alpha_1 x_2 K_2}{K_1 (1 + w/K_1)} \right) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left( 1 - x_2 - \frac{\alpha_2 x_1 K_1}{K_2 (1 + w/K_2)} \right), \quad (11) \\ \frac{dw}{dt} &= \frac{P}{W_s} - kw \end{aligned}$$

Здесь  $x_1 = X_1/K_1$ ,  $x_2 = X_2/K_2$ ,  $w = W/W_s$  – безразмерные переменные численности видов и относительной влажности (степени насыщенности почвы влагой), меняющиеся в диапазоне от 0 до 1.

Поскольку третье уравнение в (11) линейное, динамическая система будет характеризоваться теми же потенциальными режимами, что и (7), отраженными на рис. 3, только в зависимости от управляющего параметра  $w = W/W_s$  (индекса водно-воздушного режима по [14]). Проиллюстрируем их в численных экспериментах с моделью (11), используя систему Matlab 7 [3, 4]. Зададим неизменными для всех вариантов несколько базовых параметров:  $W_s = 1000$ ,  $k = 1$ ,  $r_1 = r_2 = 0,1$ ,  $K_1 = 1$ ,  $K_2 = 2$ . Здесь и

далее размерности влажности (запасов влаги) почвы  $W$ ,  $W_s$  и осадков  $P$  выбраны линейными, например, мм и мм/год, размерности параметров  $X_{1,2}$  и  $K_{1,2}$  соответствуют численности растений, например шт·м<sup>-2</sup>, размерности  $r_{1,2}$  и  $k$  – обратные времени, например год<sup>-1</sup>, сами же переменные  $x_1$ ,  $x_2$ ,  $w$  после нормировки (см выше) стали безразмерными величинами, равно как и параметры конкуренции  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ . Численный пример носит абстрактный характер, но он ближе всего к конкурентным взаимоотношениям древесной растительности с характерными периодами роста (выхода на стационарное состояние) порядка 100–200 лет.

Для достаточно быстрых скоростей поступления и удаления влаги из почвы по сравнению с темпами роста древостоя можно считать запасы влаги в почве близкими к стационарному (установившемуся), и тогда, очевидно, критерии смены (бифуркации) режимов классической системы Лотки-Вольтерра трансформируются для новой системы (11) в такие: вместо  $\alpha_2 > K_2/K_1$  и  $\alpha_1 < K_1/K_2$ , будет  $\alpha_2 > K_2 / \{K_1 + P/(W_s \cdot k)\}$  и  $\alpha_1 < K_1 / \{K_2 + P/(W_s \cdot k)\}$ .

Рассмотрим характерные режимы системы (11). Они, как и сама система, нелинейны и относятся к так называемым триггерным режимам. Первый случай (рисунок 4 А) соответствует ситуации  $\alpha_2 > K_2 / \{K_1 + P/(W_s \cdot k)\}$  и  $\alpha_1 < K_1 / \{K_2 + P/(W_s \cdot k)\}$  при числовых значениях изменяемых в эксперименте параметров  $P = 400$ ,  $\alpha_1 = 1$ ,  $\alpha_2 = 1$ . В этом случае происходит вытеснение первого вида вторым. Для первого вида устойчивым становится стационарное состояние с нулевой численностью и, как видно из графика, относительная численность (безразмерная переменная  $x_1$ ) выходит на этот уровень за срок порядка 100–120 лет. Уменьшим показатели  $\alpha_1$  до 0,3 и увеличим  $\alpha_2$  до 3. В этом случае выполняются неравенства  $\alpha_2 < K_2 / \{K_1 + P/(W_s \cdot k)\}$  и  $\alpha_1 > K_1 / \{K_2 + P/(W_s \cdot k)\}$ . Это означает, что устойчивым становится состояние с нулевой численностью для второго вида, а для первого, наоборот, устойчивым будет ненулевое стационарное состояние, численно равное единице (для безразмерной переменной  $x_1$ ). Численный эксперимент подтверждает это (рисунок 4 Б) – первый вид действительно вытесняет второй. При  $\alpha_1 = 0,3$ ,  $\alpha_2 = 1$  выполняются неравенства  $\alpha_2 < K_2 / \{K_1 + P/(W_s \cdot k)\}$  и  $\alpha_1 < K_1 / \{K_2 + P/(W_s \cdot k)\}$ , что означает устойчивое сосуществование обоих видов. И действительно, компьютерное моделирование показывает, что оба вида достигают устойчивых стационарных состояний с ненулевой относительной численностью порядка 0,7 долей от соответствующих емкостей среды (рисунок 4 В).

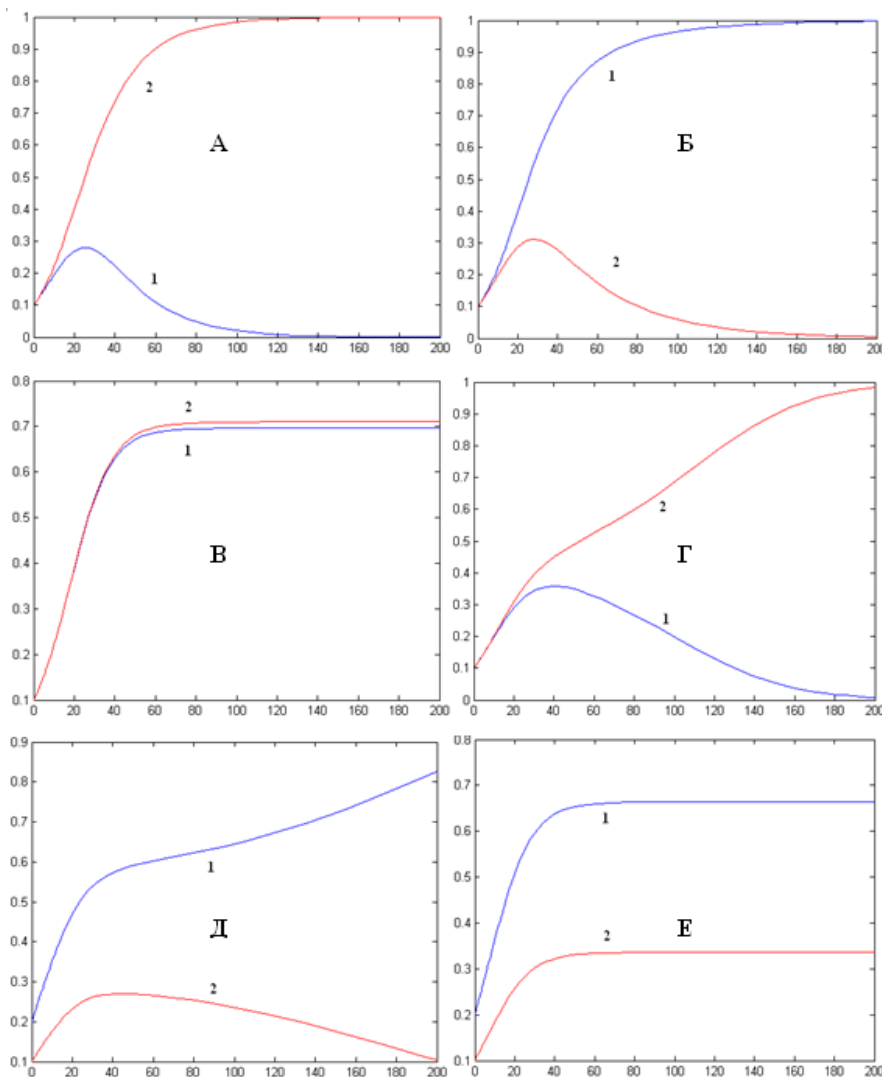


Рис. 4. Численное моделирование триггерных режимов конкуренции растений. Неизменные параметры модели (11):  $Ws=1000$ ,  $k=1$ ,  $r_1=r_2=0,1$ ,  $K_1=1$ ,  $K_2=2$ . А-Е различные варианты поведения системы (11) (см текст). По оси абсцисс – время (годы), по оси ординат – безразмерные переменные  $x_1$  и  $x_2$ .

Наконец, при  $\alpha_2 > K_2 / \{K_1 + P / (Ws \cdot k)\}$  и  $\alpha_1 > K_1 / \{K_2 + P / (Ws \cdot k)\}$ , чему соответствуют значения  $\alpha_1=1$ ,  $\alpha_2=3$ , возникает наиболее интересная ситуация классической системы конкурентных взаимоотношений, когда все определяется начальными условиями. Так, если начальная плотность для обоих видов будет одинаковой и составит, как и в предыдущих экспериментах, 0,1 долей от емкости среды ( $x_1^0 = x_2^0 = 0,1$ ), побеждает второй вид, а первый гибнет (рисунок 4 Г). Однако увеличение начальной плотности насаждения первого вида в два раза до 0,2 единиц ( $x_1^0 = 0,2$ ,  $x_2^0 = 0,1$ ) меняет ситуацию на противоположную – угнетается и гибнет второй вид, а первый выживает (рисунок 4. Д). Это, повторяем, весьма интересная ситуация возникает на фоне дефицита осадков ( $P=400$  мм/год). Напомним, что согласно лесорастительным исследованиям, (см, например, Мигунова, 93) леса обычно угнетены в районах, где выпадает менее 400 мм осадков; при количестве доступной влаги менее 300 мм естественные леса отсутствуют

вообще, а искусственные посадки неустойчивы и недолговечны. В этом случае параметр увлажнения (осадки или влажность почвы) является критическим и определяет вытеснение более адаптированным к дефициту влаги видом конкурента, у которого транспирационные потребности выше.

Увеличим поступление осадков до 1000 мм/год, то есть до уровня влагоемкости зоны корневого водопотребления в почве в 1000 мм (примерно трехметровая толща с пористостью в 1/3 от объема). Столь высокие нормы поступления влаги характерны в естественных условиях для влажных вечнозеленых экваториальных и тропических лесов, где, как известно, наибольшая продуктивность ( $200-350$  ц·га<sup>-1</sup>·год<sup>-1</sup> и выше) и биоразнообразие 200–300 сосудистых растений на гектар. Численный эксперимент с моделью (11) показывает, что при таком обилии влаги оба вида сосуществуют, несмотря на различия в конкурентной мощности и исходной численности (плотности насаждения) растений (рисунок 4 Е).

Завершая работу, отметим еще одно нетривиальное, на наш взгляд, соображение, которое позволит соединить первую и вторую части данного исследования. Обычно при количественной оценке и моделировании продукционного процесса считается, что численность и биомасса организмов (прирост, продуктивность) пропорциональны друг другу, однако базовая формула (3) указывает на более сложный (нелинейный) характер зависимости между этими величинами. Пропорциональность (квазилинейность) сохраняется лишь в небольшом начальном интервале изменений численности, а за его пределами увеличение численности сопровождается замедленным изменением продуктивности. Мало того, только для  $b+$  культур увеличение численности дает прирост продуктивности, а для  $b-$  растений, напротив, из-за повышенной конкуренции фитомасса и продуктивность падают.

Вышеизложенное означает, что если исследуется численность растений и для этого используются динамические модели конкурентного роста

под действием управляющих факторов – эдафических, как в (11), при переходе от численности к биомассе надо использовать эмпирические функции типа (3) для прироста в сообществе или (1) для массы индивидуальных растений. В качестве примера приведем один из возможных вариантов подобного расчета для количественного моделирования численности древостоя по данным из рис 4 Б (вытеснение видом  $X_1$  конкурента  $X_2$ ). Зададим в соответствии с диапазонами величин для ели из [30] значения емкостей среды по численности  $K_1=2000$  и  $K_2=4000$  шт·га<sup>-1</sup>, а параметры формулы (3)  $a = 1000$  т·га<sup>-1</sup> и  $b = 0,8$ . После умножения безразмерных величин относительной плотности посадки  $x_{1,2}$  на указанные выше емкости  $K_{1,2}$  получим кривые динамики численности видов  $X_1$  и  $X_2$  (рисунок 5 А). Теперь пересчитаем численность на прирост (продуктивность) фитомассы, используя формулу (3) с означенными выше параметрами  $a$ ,  $b$ . Данные представлены на рисунке 5 Б.

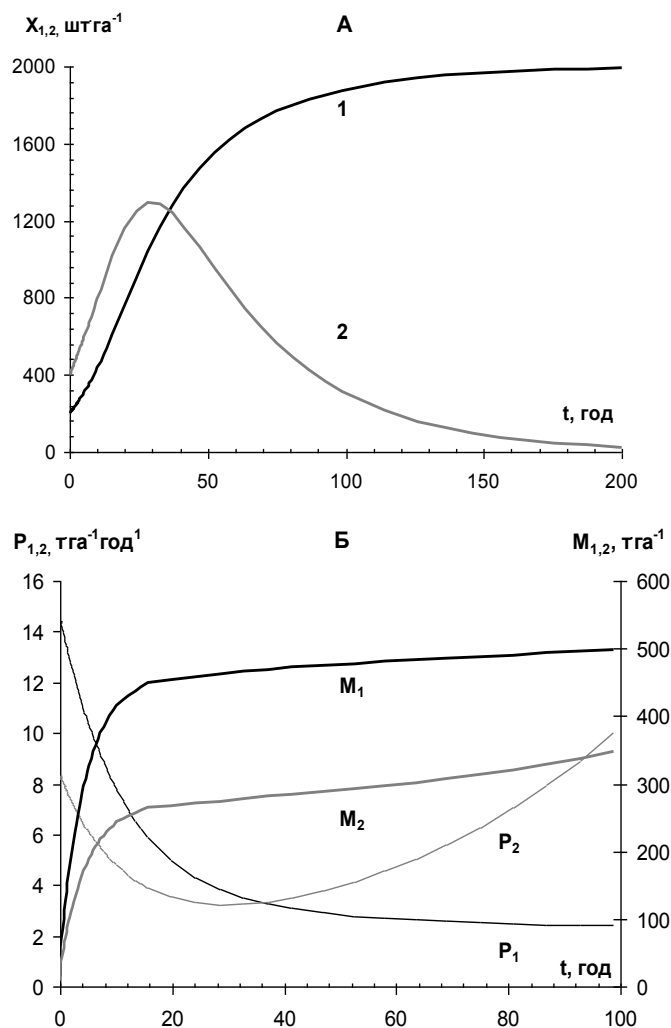


Рис. 5. Пример нелинейного соответствия динамики численности древостоя и характеристик его прироста (продуктивности) и общей биомассы (запаса насаждения) по данным моделирования конкурентных отношений.  $X_{1,2}$ ,  $P_{1,2}$ ,  $M_{1,2}$  – соответственно численность, продуктивность и запас фитомассы.

Как видно, вначале прирост падает у обоих конкурирующих видов в связи с нарастанием плотности насаждения на временном отрезке ~ 0–40 лет. Далее, с отметки ~ 36 лет (точка пересечения кривых прироста), начинается подавление видом  $X_1$  конкурента  $X_2$  с соответствующим спадом численности  $X_2$ . Но, поскольку прирост по массе в связи с формулой (3) нелинейно связан с численностью и возрастает с ее уменьшением, на графике мы видим, что кривая  $P_2$  устремляется вверх и прирост  $P_2$  становится больше, чем  $P_1$  у конкурента с большей численностью. Просуммировав нарастающим итогом по годам прироста  $P_1$  и  $P_2$ , можно построить кривые динамики запаса ( $M_{1,2}$ ) фитомассы (рис. 5 Б). Можно убедиться, что  $M_2 < M_1$  на промежутке от 0 до 100 лет, но «в ноль» масса вытесняемого вида  $M_2$  не уходит в отличие от его численности; напротив, она имеет тенденцию к возрастанию на последних этапах вытеснения из-за нелинейной связи прироста и численности в соответствии с (3). Конечно, пример сильно утрирован и далек от реальности, поскольку не учитывает множество механизмов подавления не только численности, но и фитомассы конкурирующих видов у растений. Однако он призван показать возможность сильного несоответствия количественных характеристик численности (плотности насаждения) и биомассы вследствие конкурентных отношений, описываемых фундаментальной зависимостью (1), а значит, и неправомочность традиционно используемых прямых (пропорциональных) пересчетов численности организмов на биомассу в большинстве моделей динамики фитоценозов и экосистем в целом.

Резюмируя результаты исследования, еще раз подчеркнем важность проблемы количественной оценки и моделирования нелинейных связей и эффектов конкурентных взаимоотношений растительности и ее учета при планировании урожайности (продуктивности), устойчивости и функционирования смешанных культур.

#### **Выводы:**

1. Анализ известных данных конкурентных взаимоотношений разных видов растений указывает на несостоятельность якобы универсального закона «3/2» для зависимости индивидуальной массы (привеса) растения от плотности (густоты) посадки. Указанная эмпирическая зависимость в общем носит нелинейный степенной характер, причем показатель степени  $b$  может быть как больше, так и меньше единицы, чему соответствует два принципиально различных типа культур, условно названные « $b-$ » и « $b+$ »-культуры.

2. Для  $b-$  культур характерно уменьшение общей урожайности (продуктивности) с ростом плотности насаждения, тогда как для  $b+$  растений,

продуктивность, напротив, возрастает при увеличении густоты посадки.

3. Степенной характер базовой зависимости продуктивности от плотности насаждения теоретически позволяет планировать урожайность в смешанных посевах по весьма простым формулам, причем не только для пары конкурентов, но и для любого числа смешиваемых видов.

3. Смешивание  $b-$  культур с практической точки зрения неэффективно, поскольку заведомо ведет к сильному понижению урожайности (продуктивности) по сравнению с монокультурами данного типа.

4. Смешивание  $b+$  культур, напротив, может быть эффективно с данной точки зрения, так как наряду с устойчивостью и биоразнообразием повышает продуктивность насаждений. Смеси на основе  $b+$  и  $b-$  культур также могут быть выгодными для  $b+$  группы растений, а также агроэкосистемы в целом в случае сидеральных  $b-$  видов.

5. Нелинейная динамическая система «конкурирующие растения – почва» демонстрирует триггерное поведение, характеризующееся как вытеснением одних видов другими, так и возможностью их совместного существования, причем управляющим параметром переключения из одного режима в другой служит контролирующий продуктивность эдафический фактор, например, степень увлажнения почвы или осадки.

6. Нелинейная связь между продуктивностью и численностью организмов не позволяет без ее выявления на количественном уровне производить оценку прироста и запасов фитомассы по данным о динамике численности растений в условиях конкурентных взаимоотношений.

*Финансовая поддержка РФФИ, проект № 16-04-00284-А.*

#### **ЛИТЕРАТУРА**

1. Алешин Е. П. Интенсивность кущения риса в зависимости от конкуренции между растениями в его посевах. Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности растений / Е. П. Алешин, В. П. Власов, И. А. Дьякова // Тр. Куб. с.-х. ин-та. – 1976. – Вып. 119 (147). – С. 7–15.
2. Белюченко И. С. Конкуренция видов растений в смешанных посевах / И. С. Белюченко // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2014. – Т. 10. – № 3. – С. 85–90.
3. Белюченко И. С. Анализ данных и математическое моделирование в экологии и природопользовании / И. С. Белюченко, А. В. Смагин, Л. Б. Попок, Л. Е. Попок. – Краснодар: КубГАУ, 2015. – 312 с.
4. Глаголев М. В. Приложения MATLAB для численных задач биологии, экологии и почвоведения.

ния / М. В. Глаголев, А. В. Смагин. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2005. – 200 с.

5. Динамика лесных биогеоценозов Сибири. – Наука, СО АН СССР, 1980. – 208 с.

6. Мартемьянова А. А. Особенности конкурентных взаимоотношений многолетних растений в агрофитоценозах Предбайкалья: Дисс. канд. биол. наук – Иркутск / А. А. Мартемьянова. – ИГСХА, 2009. – 196 с.

7. Механизмы биологической конкуренции / Под ред. Р.Л. Берг, А. Л. Тахтаджяна. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1964 444 с.

8. Мигунова Е. С. Леса и лесные земли / Е. С. Мигунова. – М.: Экология, 1993. – 364 с.

9. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов / С. М. Разумовский. – М.: Наука, 1981. – 231 с.

10. Сидоренко В. Г. Конструирование мозаичных агроценозов / В. Г. Сидоренко, В. А. Бердюкова, Н. Г. Сурова // Биол. науки. – 1992. – № 6. – С. 106–144.

11. Современные проблемы лесной типологии. – М.: Наука, 1985. – 143 с.

12. Смагин А. В. Триггерные модели динамики лесных экосистем на песчаных почвах / А. В. Смагин // Лесоведение. – 2007. – № 5. – С. 51–59.

13. Смагин А. В. Методологические подходы к построению математических моделей структурно-функциональной организации почв / А. В. Смагин // Роль почв в биосфере: Тр. ИЭП МГУ Вып. 7. Экология почв. Почвенные ресурсы. Модели почвообразования. – М.: МАКС Пресс, 2007. – С. 126–176.

14. Смагин А. В. Теория и практика конструирования почв / А. В. Смагин. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2012. – 544 с.

15. Смагин В. Н. Леса бассейна р. Уссури / А. В. Смагин. – М.: Наука, 1965. – 270 с.

16. Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири // Под ред. член-корр. АН СССР И. А. Шилова. – М.: Наука, 1987. – 94 с.

17. Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев, Н. В. Дылис (ред.). – М.: Наука, 1964. – 567 с.

18. Тюльдюков В. А. Особенности конструирования многолетних травостоев / В. А. Тюльдюков, А. Д. Прудников, А. Г. Прудникова // Изв. ТСХА. – 1999. – № 3. – С. 22–33.

19. Федоров В. Д. Экология / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1980. – 462 с.

20. Agostinetto D. Período crítico de competição de plantas daninhas com a cultura do trigo / D. Agostinetto // Planta Daninha. – 2008. – V. 36. – № 2. – P. 271–278.

21. Chrisoffoleti P. J. Efeitos da Densidade e Proporção de Plantas de Milho (*Zea mays* L.) e Caruru em Competição / P. J. Chrisoffoleti, R. V. Filno // Planta Daninha. – V. 14. – № 1. – 1996. – P. 42–47.

22. Clark J. S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees / J. S. Clark // Science. – 2010. – V. 327. – P. 1129–1132.

23. Harper J. L. Mixtures of species. I. Space and proportions In : Harper J.L. The population biology of plants // Academic Press., London, 1977. – P. 237–304.

24. Karam D. Competição Interespecífica entre Espécimes de Milho e Joá – Um Ensaio Substitutivo / D. Karam, J.A. A.Silva, M. F. de Oliveira, M. B. Cruze, S. A. Mourão // XXVIII Congresso Nacional de Milho e Sorgo, 2010, Goiânia: Associação Brasileira de Milho e Sorgo. CD-Rom

25. Lonsdale W. M. On the ordered development of plants: A critical analysis / W. M. Lonsdale // Ann. Bot. – 1985. – V. 66. – № 6. – P. 903–907.

26. Roush M. L. A comparison of methods for measuring effects of density and proportion in plant competition experiments / M. L. Roush // Weed Sci. – 1989. – V. 37. – № 2. – P. 268–275

27. Rodríguez R. A. Effects of two traits of the ecological state equation on our understanding of species coexistence and ecosystem services / R. A. Rodríguez, J. D. Delgado, A. M. Herrera, R. Riera, R. M. Navarro, C. Melián, L. Dieguez, A. L. Quirós // Ecological Modelling. – 2013. – V. 265. – P. 1–13.

28. Smagin A. V. Biogeotecnological Approach in Soil Science / A. V. Smagin // Eurasian Soil Science. – 1996. – V. 29. – № 3. – P. 264–274.

29. Smagin A. V. Functioning Regimes of Bio-Abiotic Systems / A. V. Smagin // Eurasian Soil Science. – 1999. – V. 32. – № 12. – P. 1277–1290

30. White J. F. Correlated changes in plant size and number in plant populations / J. F. White, J. L. Harper // Journal of Ecology. – 1970. – V. 58. – P. 467–485.

31. de Wit C.T. On competition. Versl. Landbouwk. Onderzoek. – 1960. – V.66. – №.8. – P. 1-82.

32. Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions / K. Yoda, T. Kira, H. Ogawa, K. Hozumi // J. Biol. Osaka Univ.. – 1963. – V. 14. – P. 197–223.

## REFERENCES

1. Aleshin E. P. Intensivnost' kushhenija risa v zavisimosti ot konkurencii mezhdurastenijami v ego posevah. Fiziologo-biohimicheskie osnovy povyshenija produktivnosti rastenij / E. P. Aleshin, V. P. Vlasov, I. A. D'jakova // Tr. Kub. s.-h. in-ta. – 1976. – Vyp. 119 (147). – S. 7–15.

2. Beljuchenko I. S. Konkurencija vidov rastenij v smeshannyh posevah / I. S. Beljuchenko // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2014. – T. 10. – № 3. – S. 85–90.

3. Beljuchenko I. S. Analiz dannyh i matematicheskoe modelirovanie v jekologii i prirodopol'zovanii / I. S. Beljuchenko, A. V. Smagin, L. B. Popok, L. E. Popok. – Krasnodar: KubGAU, 2015. – 312 s.

4. Glagolev M. V. Prilozhenija MATLAB dlja chislennyh zadach biologii, jekologii i pochvovedenija / M. V. Glagolev, A. V. Smagin.. – M.: Izd-vo Mosk. Un-ta, 2005. – 200 s.
5. Dinamika lesnyh biogeocenzov Sibiri. – Nauka, SO ANSSSR, 1980. – 208 s.
6. Martem'janova A. A. Osobennosti konkurentnyh vzaimootnoshenij mnogoletnih rastenij v agrofocenzah Predbajkal'ja: Diss. kand. biol. nauk – Irkutsk / A. A. Martem'janova. – IGSHA, 2009. – 196 s.
7. Mehanizmy biologicheskoj konkurencii / Pod red. R.L. Berg, A. L. Tahtadzhjana. – Per. s angl. – M.: Mir, 1964 444 s.
8. Migunova E. S. Lesa i lesnye zemli / E. S. Migunova. – M.: Jekologija, 1993. – 364 s.
9. Razumovskij S. M. Zakonomernosti dinamiki biocenzov / S. M. Razumovskij. – M.: Nauka, 1981. – 231 s.
10. Sidorenko V. G. Konstruirovanie mozaichnyh agrocenzov / V. G. Sidorenko, V. A. Berdjukova, N. G. Surova // Biol. nauki. – 1992. – № 6. – S. 106–144.
11. Sovremennye problemy lesnoj tipologii. – M.: Nauka, 1985. – 143 s.
12. Smagin A. V. Triggernye modeli dinamiki lesnyh jekosistem na peschanyh pochvah / A. V. Smagin // Lesovedenie. – 2007. – № 5. – S. 51–59.
13. Smagin A. V. Metodologicheskie podhody k postroeniju matematicheskikh modelej strukturno-funkcional'noj organizacii pochv / A. V. Smagin // Rol' pochv v biosfere: Tr. IJeP MGU Vyp. 7. Jekologija pochv. Pochvennye resursy. Modeli pochvoobra-zovanija. – M.: MAKS Press, 2007. – S. 126–176.
14. Smagin A. V. Teorija i praktika konstruirovaniya pochv / A. V. Smagin. – M.: Izd-vo Mosk. Un-ta, 2012. – 544 s.
15. Smagin V. N. Lesa bassejna r. Ussuri / A. V. Smagin. – M.: Nauka, 1965. – 270 s.
16. Struktura i funkcionirovanie lesnyh biogeocenzov Sibiri // Pod red. chlen-korr. AN SSSR I. A. Shilova. – M.: Nauka, 1987. – 94 s.
17. Sukachev V. N. Osnovy lesnoj biogeocenzologii / V. N. Sukachev, N. V. Dylis (red.). – M.: Nauka, 1964. – 567 s.
18. Tjul'djukov V. A. Osobennosti konstruirovaniya mnogoletnih travostoev / V. A. Tjul'djukov, A. D. Prudnikov, A. G. Prudnikova // Izv. TSHA. – 1999. – № 3. – S. 22–33.
19. Fedorov V. D. Jekologija / V. D. Fedorov, T. G. Gil'manov. – M.: Izd-vo Mosk. Un-ta, 1980. – 462 s.
20. Agostinnetto D. Período crítico de competição de plantas daninhas com a cultura do trigo / D. Agostinnetto // Planta Daninha. – 2008. – V. 36. – № 2. – P. 271–278.
21. Chrisoffoleti P. J. Efeitos da Densidade e Proporção de Plantas de Milho (*Zea mays* L.) e Caruru em Competição / P. J. Chrisoffoleti, R. V. Filno // Planta Daninha. – V. 14. – № 1. – 1996. – R. 42–47.
22. Clark J. S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees / J. S. Clark // Science. – 2010. – V. 327. – R. 1129–1132.
23. Harper J. L. Mixtures of species. I. Space and proportions In : Harper J.L. The population biology of plants // Academic Press., London, 1977. – R. 237–304.
24. Karam D. Competição Interespecífica entre Espécimes de Milho e Joá – Um Ensaio Substitutivo / D. Karam, J.A. A.Silva, M. F. de Oliveira, M. B. Cruze, S. A. Mourão // XXVIII Congresso Nacional de Milho e Sorgo, 2010, Goiânia: Associação Brasileira de Milho e Sorgo. CD-Rom
25. Lonsdale W. M. On the ordered development of plants: A critical analysis / W. M. Lonsdale // Ann. Bot. – 1985. – V. 66. – № 6. – R. 903–907.
26. Roush M. L. A comparison of methods for measuring effects of density and proportion in plant competition experiments / M. L. Roush // Weed Sci. – 1989. – V. 37. – № 2. – R. 268–275
27. Rodríguez R. A. Effects of two traits of the ecological state equation on our understanding of species coexistence and ecosystem services / R. A. Rodríguez, J. D. Delgado, A. M. Herrera, R. Riera, R. M. Navarro, C. Melián, L. Dieguez, A. L. Quirós // Ecological Modelling. – 2013. – V. 265. – R. 1–13.
28. Smagin A. V. Biogeocentological Approach in Soil Science / A. V. Smagin // Eurasian Soil Science. – 1996. – V. 29. – № 3. – P. 264–274.
29. Smagin A. V. Functioning Regimes of Bio-Abiotic Systems / A. V. Smagin // Eurasian Soil Science. – 1999. – V. 32. – № 12. – R. 1277–1290
30. White J. F. Correlated changes in plant size and number in plant populations / J. F. White, J. L. Harper // Journal of Ecology. – 1970. – V. 58. – R. 467–485.
31. de Wit C.T. On competition. Versl. Landbouwk. Onderzoek. – 1960. – V.66. –№8. – P. 1–82.
32. Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions / K. Yoda, T. Kira, H. Ogawa, K. Hozumi // J. Biol. Osaka Univ.. –1963. – V. 14. – R. 197–223.