

УДК 51.001.572+573.22+581.524.3

МОДЕЛЬ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ТРАВОСМЕСЯХ

© 2009 Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти;
e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Предложена формализация сукцессии в травосмесях с учетом принципа плотной упаковки (дискретная геометрия) и моделей потенциальной эффективности сложных систем. Работоспособность модели демонстрируется на примере программированной сукцессии в условиях северной лесостепи, горно-лесной и степной зонах Башкортостана.

Ключевые слова: *сукцессия, травосмесь, плотная упаковка, экологическая ниша, модель потенциальной эффективности сложной системы.*

Теория – в наиболее общем случае, это совокупность обобщенных положений, образующих какую-либо науку или её раздел. Суть любой теории составляют *научные положения* – это выраженные в виде четких формулировок основные научные результаты-сведения (как ранее известные, так и вновь выдвинутые в процессе проведенного исследования), имеющие научное объяснение. Переход от более общих к конкретным и эмпирическим знаниям и составляет процедуру объяснения.

ОБЪЯСНЕНИЕ СОВОКУПНОСТИ ИЗВЕСТНЫХ ЭМПИРИЧЕСКИХ ФАКТОВ

В рамках теоретического объяснения можно выделить такие характеристики, как *реалистичность* (или, наоборот, степень фантастичности), *правдоподобие*, *контраст модельного мира и реальных систем*, *активность понимания* [1]. Особенно ярко проявляется взаимодействие этих характеристик, когда на «вход» в «понимающую систему» подается принципиально новое нестандартное выражение [2, с. 131]:

- новые примеры известных ситуаций, никогда еще данной системой не интерпретированных (это наиболее простой случай, для которого, собственно, и строится теория; в силу уникальности экосистем и *принципа множественности моделей сложных систем* [3, 4], модельные описания, например, структуры гидроэкосистем озера Байкал и Ладожского озера будут отличаться конкретными списками видов, коэффициентами и уравнениями их взаимодействия, но будут сходны в теоретико-методологическом плане построения самой модели-теории);
- новые термины, которые следует понимать в данном контексте (фундаментальные понятия

- конкретной науки – например, «экосистема», «ценопопуляция», «сукцессия» и др.);
- сочетания слов, обозначающие нечто неизвестное интерпретатору («экологическая ниша», «биологическое разнообразие», «инвазионные виды» и др.);
- новые события и явления (когда требуется оценить их правдоподобие; например, представления о компенсации [замещении] экологических факторов в рамках факториальной экологии или впервые наблюдаемые абиссальные сгущения жизни; см.: [4]);
- новые последовательности целенаправленных действий (когда следует оптимизировать, по возможности, воздействия [чаще всего, антропогенные] на конкретные экосистемы);
- новые метафоры и аналогии (например, представления о городах, как о, своего рода, «паразитах биосферы» [5], так как их первичная продукция ничтожно мала по сравнению с гигантской энергией, которая ими потребляется).

Особую ценность представляют научные выводы, приводящие к формулированию ранее неизвестных законов и закономерностей.

Наконец, в-третьих, процесс объяснения позволяет осуществлять предвидение и предсказание будущих явлений, ситуаций и процессов.

СУКЦЕССИЯ В ТРАВОСМЕСЯХ

Продемонстрирую возможности теоретического объяснения конкретной экологической ситуации на примере наблюдаемых закономерностей сукцессии в травосмесях [6-13].

Создание искусственных экосистем путем подбора и оптимизации их структуры – одно из актуальных направлений прикладной экологии. Например, создание травосмесей для газонов

разных типов [14]. Основное применение травосмесей, пожалуй, связано с созданием посевов многолетних трав продленного долголетия (повышенная продуктивность и устойчивость к внедрению аборигенных видов, удешевление получаемой фитомассы и пр.). «При заведении постоянных лугов, к числу главных условий успешности принадлежит умение выбрать такую смесь трав, которая наиболее прилично характеру и свойствам почвы» (выделено автором. – Г.Р.); [15, с. 186]. Именно решению последней задачи на основе принципа программированной сукцессии [16] и были посвящены экспериментальные и теоретические работы башкирских геоботаников в 80-90-х годов. прошлого столетия [6-13]. От естественных кормовых угодий посевы трав отличаются более высокой продуктивностью, однако их «ахиллесовой пятой» является высокая степень засоряемости и, как следствие, небольшой срок жизни (при этом 4-5 лет вполне достаточно, если посев трав проведен в севообороте, но явно мало для искусственного сенокоса [16, 17]).

Реализация принципа программированной сукцессии проводилась в нескольких опытах, заложенных в 1977 г. в условиях северной лесостепи Башкирского Предуралья, в горно-лесной и степной зонах Зауралья [8]. Высеивались несколько видов трав в чистых посевах (козлец безостый [*Bromopsis inermis*] – К, овсяница луговая [*Festuca pratensis*] – О, клевер луговой [*Trifolium pratense*] – Кл, люцерна синегибридная [*Medicago sativa*] – Л, ежа сборная [*Dactylis glomerata*] – Е), а также смесь этих видов при четырех вариантах экологических воздействий

(контроль, полив, удобрение $[N_{60}P_{60}K_{60}]$ и полив + удобрение): Кроме того, исследовались и некоторые двух- и трехвидовые травосмеси (с включением тимopheевки луговой [*Phleum pratense*] – Т). Итоговым параметром, по которому оценивалась «роль» того или иного вида в структуре травосмеси, стала оценка виолентности (по Л.Г. Раменскому [18], различают виды виоленты [от лат. *violens* – неистовый, склонный к насилию; вид-«лев», силовик, конкурент], пациенты [от лат. *patiens* – терпеливый; вид-«верблюд», выносливец, стресс-толерант] и эксплеренты [от лат. *explere* – наполняющий, заполняющий; вид-«шакал», рудерал]) – ранг долевого участия вида в составе сообщества (комплексная оценка онтогенетической, экологической и ценотической составляющих способности вида «захватывать» и «удерживать» экологическую нишу [18-22]).

Каковы же результаты этих наблюдений (совокупность известных эмпирических фактов)?

1. Урожайность «полных» травосмесей (КО-ЕКЛЛ [17, с. 46-47]; см. рис. 1) на протяжении всех лет наблюдений в условиях северной лесостепи демонстрирует достаточно стабильный уровень (примерно 40-45 ц/га на контроле и 60-70 ц/га при полном минеральном удобрении). Аналогичную картину имеем и для горно-лесной зоны (здесь урожайность в первые годы была сравнительно низкой – около 40 ц/га, а вот на шестом году использования поднялась до 100 ц/га [17, с. 50]). При этом сходный характер «холмов» и «впадин» на этих графиках свидетельствует о влиянии на урожайность климатических факторов (количества тепла и влаги в год учета, осенью накануне года учета и пр.).

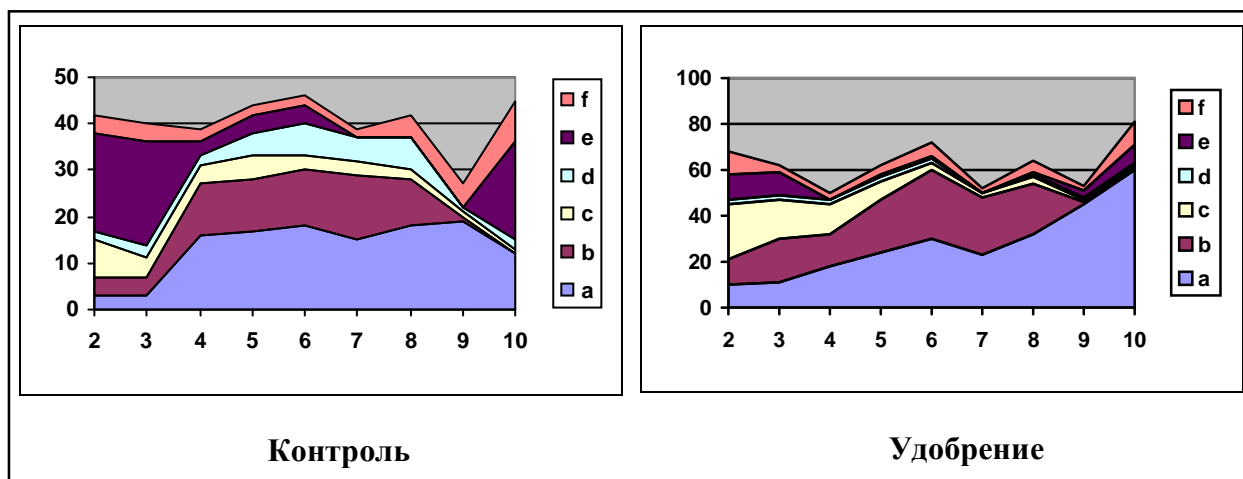


Рис. 1. Динамика урожайности многолетних трав в ходе сукцессии травосмеси КОЕКЛЛ: а - козлец безостый, б - ежа сборная, с - овсяница луговая, d - люцерна синегибридная, е - клевер луговой, f - внедрившиеся виды

2. Травосмеси, какое бы «оптимальное» (с субъективной точки зрения экспериментатора или подобранное в соответствии с некоторой

моделью) соотношение семян не было высеяно, с первого же года меняют свою структуру – «некоторые виды увеличивают свое участие в со-

ставе сообщества, другие уменьшают его» [17, с. 43]. Так, для контроля (в условиях северной лесостепи) по оценке виолентности (см. рис. 2) «выстраивается» следующая последовательность доминирования видов травосмесей:

- 2-3-й годы – клевер и ежа,
- 4-5-й годы – равно представлены все виды (кроме люцерны),
- 6-й и последующие годы – кострец, ежа и (в

зависимости от климатических условий) «на вторых ролях» люцерна;

на фоне удобрения:

- 2-й год – овсяница,
- 3-й год – ежа,
- 4-5-й годы – кострец + ежа,
- 6-й год – ежа,
- 7-й год – кострец + ежа,
- 8-й и последующие годы – кострец.

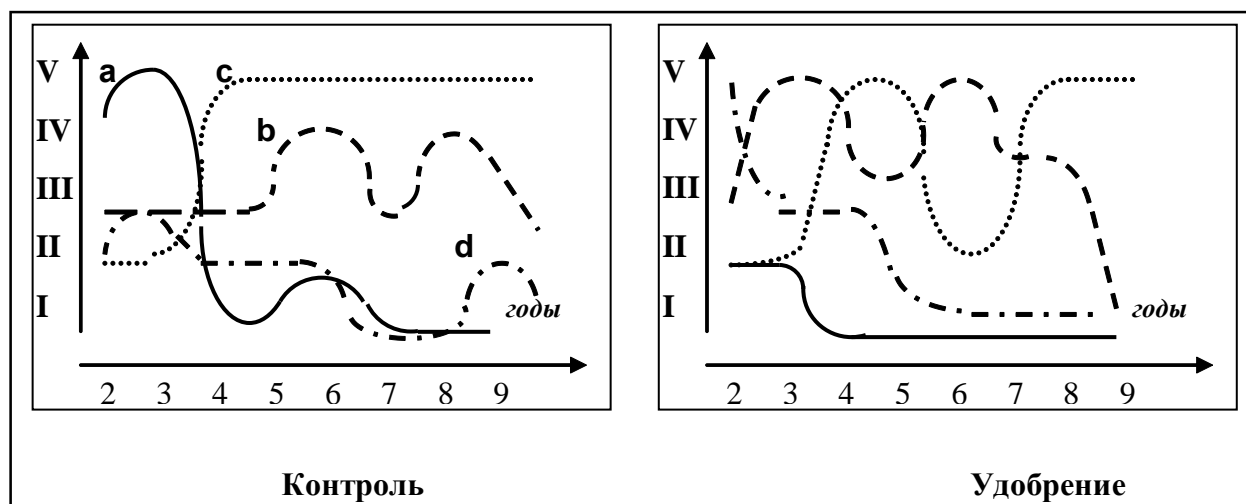


Рис. 2. Динамика виолентности многолетних трав в ходе сукцессии травосмеси КОЕКЛЛ: а - клевер луговой, б - ежа сборная, с - кострец безостый, д - овсяница луговая

3. Внесение удобрений влияет на тренды виолентности: оно способствует угнетению бобовых и усилению злаков. Так, на контроле (без удобрения) в условиях северной лесостепи виолентность клевера имеет высший ранг (V), а в варианте с удобрениями в эти же годы всего II; ежа сборная в первом случае только на шестой и восьмой год «поднимается» до IV ранга, а в варианте с удобрениями на третий и шестой год – до V ранга (см. рис. 2).

4. Степень благоприятности ценологических условий оказывает заметное влияние на развитие растений. В частности, на четвертом году жизни в условиях горно-лесной зоны (возрастание конкуренции в ряду *О – КОКл – КОЛ*) вес одного растения овсяницы (г) и другие статистические характеристики менялись следующим образом [8, с. 149-149]:

| | О | КОКл | КОЛ |
|------------------------|-------|-------|-------|
| средний вес | 11,7 | 8,0 | 5,7 |
| дисперсия | 32,38 | 30,80 | 26,76 |
| коэффициент асимметрии | 0 | 0,9 | 1,6 |

Иными словами, конкуренция ведет к уменьшению среднего веса особей и дисперсии и к увеличению асимметрии распределения (растет

число более мелких особей).

5. В сукцессии внедряющихся видов достаточно четко просматриваются два пика: первый из них наступает на следующий год после высева травосмеси и формируется за счет полевых сорняков (агрофитов), второй наблюдается в стадии распада травосмесей и связан с внедрением апофитных видов местной флоры [8, 17]. Причем для одновидовых и некоторых вариантов двухвидовых посевов высокая засоренность наблюдается на протяжении всего срока использования травосмеси

6. Виды травосмесей представлены в искусственных сообществах не идентичными, а заметно различающимися по весу и размерам особями, создавая тем самым своеобразную «экологическую очередь» (из «своих» более мелких или «чужих» видов) по оптимальному использованию того или иного ресурса [17].

Вся эта совокупность известных эмпирических фактов позволяет привлечь для объяснения данного явления следующие теоретические конструкции [4, 17, с. 34-35]: аксиому *адаптированности*, принципы «плотной упаковки» *экологических ниш*, *фитоценологической замкнутости*, *различных типов эколого-ценологических стратегий*, *сукцессионного замещения* (моде-

ли стимуляции, ингибирования, толерантности и нейтральности [23]), правило обязательности заполнения экологической ниши.

3. ФОРМАЛИЗАЦИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ И ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

Формализовать эти теоретические представления можно с помощью следующей модели.

Задача о плотной упаковке – это один из разделов дискретной геометрии; эта задача, фактически, сводится к ответу на вопрос: насколько плотно можно уложить в пространстве большое количество одинаковых шаров [24-26 и др.]. Конфигурации плотной упаковки шаров изучаются уже многие годы, но об оценке плотности такой упаковки все еще можно говорить лишь в «приближении сверху» (на это, кстати, еще в 1972 г. указывал Р. Мак-Артур [27], который первым пытался использовать в экологии принцип плотной упаковки для моделирования структуры сообщества). Г. Минковский в 1905 г. доказал (см.: [25, с. 11]), что плотность упаковки δ_n для n -мерного пространства имеет такую оценку:

$$\delta_n \geq \left(\sum_{k=1}^{\infty} k^{-n} \right) / 2^{n-1};$$

для $n > 25$ (а именно такие варианты и интересны при экологической интерпретации), нашими отечественными математиками [28, 29] была получена следующая оценка:

$$\delta_n \leq 2^{-0,599n}.$$

Если плотность упаковки в n -мерном пространстве δ_n нормировать суммой $\sum_{n=1}^{\infty} \delta_n$, то фактически, получим вероятность того, что в n -мерном пространстве будет достигнута плотная упаковка.

Прежде чем перейти к обсуждению конкретной экосистемы (устойчивой травосмеси) рассмотрим некоторые общие принципы построения потенциально эффективной модели экосистемы (см.: [3]). Пусть имеется n -мерное пространство экологических факторов, и каждый вид занимает в нем свою экологическую нишу, которая описывается многомерной сферой (можно принять наличие только одного вида, особи которого занимают одинаковые ниши-сферы, различающиеся только пространственным расположением). В момент времени t каждая ниша-сфера с вероятностью p_t будет занята особью s вида (p_t в этом случае может рассматриваться как вероятность плотной упаковки). Тогда, $p_t(s, n)$ – вероятность встретить вид в момент времени t в n -мерной нише, а $p_t(0, n)$ – вероятность того, что ниша будет пуста; $p_t(s, n) + p_t(0, n) = 1$. Кроме

этих вероятностей, введем в рассмотрение условную вероятность $p_t(ss, n) = p_t(s, n) / [1 - p_t(0, n)]$ – вероятность того, что в нише появится еще одна особь s при условии, что ниша уже занята (формализуется процесс конкуренции – в данном контексте, внутривидовой). Каждый шаг моделирования ($t + 1$) состоит в том, что особи s с вероятностями $p_t(s, n)$ для «чистой» ниши и $p_t(ss, n)$ для уже занятой ниши занимают соответствующее пространство, стремясь «плотно упаковаться» в нем. Сообщество считается устойчиво функционирующим, если через T_0 шагов плотность упаковки вида в пространстве экологических ниш-сфер будет отличаться от теоретически возможной на некоторую заданную величину ε .

Функционирование травосмеси (система А) можно представить как процесс ежегодного «обмена» плотности упаковки видов в экологической нише (будем говорить о «потребляемом ресурсе» U ; еще раз напомним, что этот принцип – лишь модель, помогающая интерпретировать реальность) на устойчивость травосмеси («расходуемый ресурс» V). Тогда целью A_0 системы А можно определить «наиболее выгодный ($U; V$)-обмен» (система стремится высокопродуктивно просуществовать достаточно долго, увеличивая [или сохраняя] степень плотности упаковки видов в травосмеси). Представляя ($U; V$)-обмен как некоторый случайный марковский процесс (для каждого фиксированного U система путем изменения своей структуры и поведения стремится максимизировать V), зададим вероятность $P(U, V)$ достижения системой А своей цели A_0 ; тогда в соответствии с формулой Байеса:

$$P(U, V) = P(U) \cdot P(V / U) = P(V) \cdot P(U / V).$$

Вероятность добиться плотной упаковки видов, в свете выше приведенных рассуждений будет

$$P(U) = \delta_n / \sum_n \delta_n.$$

По имеющимся данным [25, с. 11] легко рассчитать такое распределение вероятности (см. рис. 3).

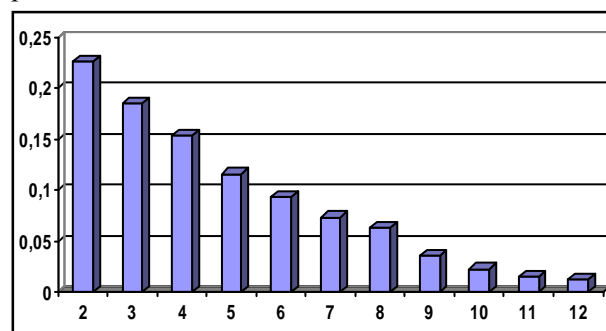


Рис. 3. Вероятность плотной упаковки сфер в зависимости от размерности пространства

Определим вероятность того, что система А будет устойчивой (просуществует $t > T_0$ единиц времени) при условии плотности упаковки $\delta_n [P(V/U)]$. Возможны два варианта развития событий.

Пусть в первом случае каждый последующий шаг в сукцессии экосистемы не зависит от предыдущего; тогда вероятность достигнуть устойчивого состояния через T_0 шагов будет

$$P_{уст}(s, n) = \prod_{i=1}^{T_0} p_i(s, n),$$

причем, для заданного n ,

$$|P(V/U) - p_{уст}(s, n)| < \varepsilon.$$

В случае, когда все p_i равны между собой,

$$P_{уст}(s, n) = p^{T_0}(s, n).$$

Естественная гипотеза о зависимости последующего состояния экосистемы от предшествующего (предшествующих) приводит во втором варианте, как уже указывалось, к модели, описываемой однородной цепью Маркова:

$$P_{t+1}(s, n) = \{p_t(s, n) \text{ или } p_t(ss, n)\} \cdot P_t,$$

где P_t – стохастическая однородная ($N \times N$)-матрица, где N – число ниш-сфер, с неотрицательными вероятностями перехода каждой ниши-сферы в состояние «заполненности» особью (или видом) s ; однородность матрицы соответствует тому, что $p_{ij}(\dots) = p_{ji}(\dots)$. Тогда,

$$P_{уст}(s, n) = \lim_{t \rightarrow \infty} p_t(s, n).$$

Фактически, этот предел существует, если существует предел для матрицы переходов

$$P_{lim} = \lim_{t \rightarrow \infty} P_t,$$

который соответствует стационарному процессу плотной упаковки особей (видов). Из свойств условной вероятности и определения однородной цепи Маркова, получаем, что матрица переходных вероятностей за n шагов однородной цепи Маркова есть n -я степень матрицы переходных вероятностей за 1 шаг.

Объединяя эти результаты, получаем вероятность $P(U, V)$ достижения системой А своей цели A_0 :

$$P(U, V) = (\delta_n / \sum_n \delta_n) \cdot \begin{cases} p_t^{T_0}(s, n) \\ \lim_{t \rightarrow \infty} (P_t) = P_t^{T_0} \end{cases}.$$

Используя приведенную выше информацию по результатам экспериментов на основе *принципа программированной сукцессии* [16] в условиях северной лесостепи Башкирского Предуралья и в горно-лесной и степной зонах Зауралья, продемонстрируем работоспособность предложенной модели. Пусть $t = 3$, $T_0 = 10$, $n = 2$ (будем рассматривать различия ниш для вариантов «контроль» и «удобрение», а по остальным осям будем считать их идентичными; см. рис. 1). Тогда

$$P(U) = \delta_n / \sum_n \delta_n = 0,2267.$$

Учитывая экспериментальный характер смены видов в травосмесях в вариантах «контроль» и «удобрения» (рис. 1 и 2) и некоторые экспертные оценки [6-13, 17], матрицы переходов P_t могут быть представлены в следующем виде (например, первая строка матрицы «контроль» интерпретируется следующим образом: костреца вытесняет овсяницу, люцерну и клевер с вероятностью 0,25 для каждого вида, и почти не может вытеснить ежу сборную – вероятность всего 0,05):

| «контроль» | | | | | | «удобрение» | | | | | |
|------------|------|------|------|------|------|-------------|------|------|------|------|------|
| | К | Е | О | Л | Кл | | К | Е | О | Л | Кл |
| $P_t =$ | 0,20 | 0,05 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | $P_t =$ | 0,80 | 0,1 | 0 | 0,1 | 0 |
| К | 0,05 | 0,25 | 0,20 | 0,20 | 0,30 | К | 0,1 | 0,70 | 0,1 | 0,1 | 0 |
| Е | 0,25 | 0,20 | 0,40 | 0,10 | 0,05 | О | 0 | 0,1 | 0,40 | 0,25 | 0,25 |
| О | 0,25 | 0,20 | 0,10 | 0,30 | 0,15 | Л | 0,1 | 0,1 | 0,25 | 0,30 | 0,25 |
| Л | 0,25 | 0,30 | 0,05 | 0,15 | 0,25 | Кл | 0 | 0 | 0,25 | 0,25 | 0,50 |
| Кл | | | | | | | | | | | |

Соответственно, получаем предел P_t при $t > \infty$:

| «контроль» | | | | | | «удобрение» | | | | | |
|---------------|------|------|------|------|------|---------------|------|------|------|------|------|
| | К | Е | О | Л | Кл | | К | Е | О | Л | Кл |
| $\lim(P_t) =$ | 0,18 | 0,16 | 0,18 | 0,20 | 0,23 | $\lim(P_t) =$ | 0,27 | 0,20 | 0,13 | 0,16 | 0,12 |
| К | 0,16 | 0,20 | 0,19 | 0,20 | 0,23 | К | 0,20 | 0,24 | 0,20 | 0,20 | 0,15 |
| Е | 0,18 | 0,19 | 0,18 | 0,19 | 0,19 | О | 0,13 | 0,20 | 0,22 | 0,21 | 0,23 |
| О | 0,20 | 0,20 | 0,19 | 0,18 | 0,16 | Л | 0,16 | 0,20 | 0,21 | 0,20 | 0,22 |
| Л | 0,23 | 0,23 | 0,19 | 0,16 | 0,19 | Кл | 0,12 | 0,15 | 0,23 | 0,22 | 0,21 |
| Кл | | | | | | | | | | | |

Даже поверхностный анализ этих, в значительной степени «искусственных» (как любая экспертная оценка), матриц позволяет говорить о том, что «со временем» происходит выравнивание распределений вероятностей занять пустующую нишу-сферу или вытеснить из нее другой вид. Интерпретируются (объясняются) и чуть заметные тенденции более «сильного давления» костреца и ежи на бобовые в «контроле» и ослабление такого «давления» в варианте «удобрения» (как известно, злаки и бобовые находятся в симбиотических отношениях – злаки способны образовывать кольца вокруг пятен бобовых, т. к. у границы с такими пятнами складываются условия улучшенного азотного питания [30-32]; в условиях внесения удобрений конкуренция за азот ослабевает).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Демьянков В.З. Интерпретация, понимание и лингвистические аспекты их моделирования на ЭВМ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
2. De Jong G.F., Waltz D.L. Understanding novel language // Computational Linguistics / Ed. by N. Cercone. Oxford (UK): Pergamon Press, 1983.
3. Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982.
4. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашивили

- Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СНЦ РАН, 1999.
5. Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986.
 6. Миркин Б.М., Антонова Н.Д., Горская Т.Г., Янтурин С.И. К анализу поведения некоторых видов многолетних трав в различных экологических и ценоотических условиях // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 4.
 7. Миркин Б.М., Горская Т.Г., Никулина Г.А., Розенберг Г.С. О некоторых закономерностях дифференциации ценопопуляций культурных трав в ходе сукцессии травосмеси // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 5.
 8. Горская Т.Г., Григорьев И.Н., Макулова Н.Н., Янтурин С.И. О некоторых закономерностях сукцессии в травосмесях // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. Уфа: БФАН СССР, 1987.
 9. Миркин Б.М., Горская Т.Г., Григорьев И.Н. и др. Опыт анализа сукцессий в травосмесях. Уфа: БФАН СССР, 1987.
 10. Миркин Б.М., Горская Т.Г. Теоретические аспекты анализа сукцессии в травосмесях // Биол. науки. – 1989. – № 10. – С. 18-27.
 11. Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Янтурин С.И. Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Реакция на абиотический стресс // Экология. – 1989. – № 4. – С. 20-27.
 12. Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Усманова Н.Н., Янтурин С.И. Адаптивные стратегии растений на солончаках Южного Урала. Распределение ресурсов в ценопопуляциях // Экология. 1991. № 1.
 13. Миркин Б.М., Хасанова Г.Р., Абрамова Л.М., Суюндуков Я.Т. Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразие и устойчивость агроэкосистем // Бюл. МОИП, отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 5.
 14. Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений / Под ред. Н.В. Цицина. М.: Наука, 1977.
 15. Бажанов А. Об искусственно возделываемых лугах // Что можно заимствовать у иностранцев по части земледелия. – Спб.: Тип. ?. Стелловскаго, 1863. – С. 175-222.
 16. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.
 17. Миркин Б.М. Экология растительности сельскохозяйственных земель Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1990.
 18. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938.
 19. Работнов Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2.
 20. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.
 21. Миркин Б.М. О типах эколого-ценоотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 5.
 22. Грайм Д.П. Классификация растительности по соотношению стратегий // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005.
 23. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Naturalist. 1977. V. 111.
 24. Фейеш Том Л. Расположения на плоскости, на сфере и в пространстве. М.: Физматгиз, 1958. 364 с.
 25. Роджерс К. Укладки и покрытия. М.: Мир, 1968. 134 с.
 26. Слоэн Н.Д.А. Упаковка шаров // В мире науки – Scientific American. 1984. № 3.
 27. MacArthur R.H. Geographical Ecology. Pattern in the Distribution of Species. N.Y.: Harper Row Publ., 1972.
 28. Сидельников В.М. Новые оценки для плотнейшей упаковки шаров в n -мерном евклидовом пространстве // Матем. сб. 1974. Т. 95 (137), № 1 (9).
 29. Кабатянский Г.А., Левенштейн В.И. О границах для упаковок на сфере и в пространстве // Проблемы передачи информации. 1978. Т. 14, № 1.
 30. Работнов Т.А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М.: Наука, 1973.
 31. Harper J.L. Population Biology of Plants. L.: Acad. Press, 1977.
 32. Turkington R., Harper J.L. The growth distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. II. Inter- and intra-specific contact // J. Ecol. 1979. V. 67, № 1.

**MODEL OF POTENTIAL EFFICIENCY
OF SUCCESSIONAL PROCESSES IN MIXED GRASS CROPS**

© 2009 **G.S. Rozenberg**

Institute of ecology of the Volga river basin of the Russian Academy of Science, Togliatti;
e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Formalization of succession in mixed grass crops in view of a principle of dense packing (discrete geometry) and models of potential efficiency of complex systems is offered. Working capacity of model is shown on an example programmed succession in conditions of northern forest-steppe, mountain-wood and steppe zones of Bashkortostan.

Keywords: *succession, mixed grass crop, dense packing, an ecological niche, model of potential efficiency of complex system.*