

КОМИТЕТ ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ
И МОНИТОРИНГУ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ
МИНИСТЕРСТВА ЭКОЛОГИИ И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

В.В.АЛЕКСЕЕВ
И.И.КРЫШЕР
Т.Г.САЗЫКИНА

ФИЗИЧЕСКОЕ И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

Санкт-Петербург Гидрометеоиздат 1992



Авторы:

д-р физ.-мат. наук В. В. Алексеев (МГУ им. М. В. Ломоносова),
д-р физ.-мат. наук И. И. Крышев, канд. физ.-мат. наук Т. Г. Сазыкина (Институт экспериментальной метеорологии)

Рецензенты:

д-р физ.-мат. наук В. А. Борзилов (Институт экспериментальной метеорологии);
д-р физ.-мат. наук, профессор С. С. Лаппо
(Государственный океанографический институт);
д-р физ.-мат. наук, профессор Ю. М. Романовский
(физический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова)

Впервые в литературе дано систематическое изложение вопросов экспериментального обоснования экологических моделей и теоретических предпосылок, лежащих в их основе. Исследуются зависимости структуры сообществ от физико-химических факторов среды, модели сукцессии и эволюции видов, кинетические уравнения для описания многовидовых экосистем, процессы переноса радионуклидов и химических ингредиентов в окружающей среде. Особое внимание уделено имитационному моделированию и обратным задачам экологии. Исследуемые модели сопоставляются с экспериментальными и натурными данными. Представлены методы физического моделирования экосистем разного уровня сложности. Обобщен опыт использования физических моделей для решения практических задач экотоксикологии, экологического прогнозирования и оценки состояния окружающей среды.

Предназначается для физиков, математиков, экологов, специалистов в области контроля и исследований состояния окружающей среды.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В современном мире проблемы экологии становятся все более актуальными. Вслед за научно-технической революцией настало время революции экологической: осознание ограниченности среды обитания человека, его зависимости от состояния биосферы в целом в ближайшие годы приведет к экологизации науки, промышленного производства, сельского хозяйства. Должна быть проведена огромная работа по организации экологической экспертизы проектов, разработке экологических ограничений загрязнения окружающей среды, внедрению безотходных технологий.

Предлагаемая читателю книга — первая отечественная монография, в которой систематически, на единой теоретической основе изложены методы моделирования экологических процессов, принципы функционирования экосистем в естественных условиях и при антропогенном воздействии.

Отличительная особенность настоящей книги — подкрепление обширного теоретического материала многочисленным экспериментальным материалом. Каждое экологическое уравнение основано на экспериментальных или натуральных данных, проанализированы биологические и физические предпосылки, лежащие в основе математического описания. Во многих случаях выполнено количественное сопоставление теории и опытных данных.

В монографии подробно описаны установки для физического моделирования экосистем и методики проведения экологических экспериментов, а также оригинальные экологические эксперименты на установке «ЭТЭКОС». Рассмотрены возможности физического моделирования экологических процессов на модельных установках разных размеров.

Авторы выражают надежду, что книга будет способствовать систематизации экологических знаний, превращению теоретической экологии из собрания разрозненных моделей в единую научную дисциплину и станет полезной для широкого круга специалистов — математиков, физиков, биологов, работающих в областях теоретической, экспериментальной и прикладной экологии.

Глава I

ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О ФИЗИКЕ И ХИМИИ БИОСФЕРЫ

1.1. Биосфера

На планете Земля зона местообитания живых организмов охватывает верхние слои земной коры, гидросферу и атмосферу. Представление о жизни как о сплошной тонкой оболочке живого вещества, покрывающей Землю, сформировалось уже в XVIII в. в трудах Ламарка, однако только в 1920-х годах советским биогеохимиком В. И. Вернадским было разработано целостное научное учение о биосфере [41, 42].

По В. И. Вернадскому, биосфера представляет собой особую наружную оболочку земной коры, занятую и преобразованную жизнью. Живые организмы планеты являются «...трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию — электрическую, химическую, тепловую...» [41]. Основным внешним источником энергии для биосферы служит излучение Солнца. Таким образом, биосфера есть сложная термодинамически открытая система, получающая энергию извне, преобразующая часть ее в работу и рассеивающая остальную энергию в виде тепла. Так, мощность потока солнечного излучения в верхних слоях стратосферы составляет 2 кал/(мин·см²), поверхности Земли достигает только 52 % этой энергии, из которой в среднем лишь 1 % улавливается растениями и превращается в живое вещество биосферы, а остальная энергия тратится на испарение, нагревание и другие физические процессы (рис. 1.1).

Живое вещество биосферы проникнуто энергией, благодаря ей оно становится активным, собирает и распределяет в биосфере полученную в форме излучений энергию, превращает ее в земной коре в свободную энергию, способную совершать работу. Работа, производимая жизнью, состоит в переносе и перераспределении химических элементов в биосфере, создании из них новых тел, благодаря чему значительная часть атомов, составляющая материю земной поверхности, находится в непрерывном круговороте. Все почвы и минералы верхних слоев земной поверхности — черноземы, глины, известняки, месторождения руд, углей, нефти образовались и продолжают создаваться только под действием жизни. Химический состав природных вод в значительной мере сформирован живыми организмами; «...атмосфера Земли в ее основных газах — кислороде, азоте и углекислоте — есть создание жизни...» [42]. «...Нет ни одного крупного химического равновесия в земной коре, атмосфере и гидросфере, в котором не прояви-

дось бы основным образом влияние жизни»... [41]. Таким образом, в понятие биосферы входят не только сами живые организмы, но и среда их обитания, преобразованная как ныне живущими, так и ранее существовавшими организмами.

Живое вещество биосферы растекается по земной поверхности и оказывает давление на окружающую среду, изменяя ее. С течением времени живое вещество неизбежно покрывает весь земной

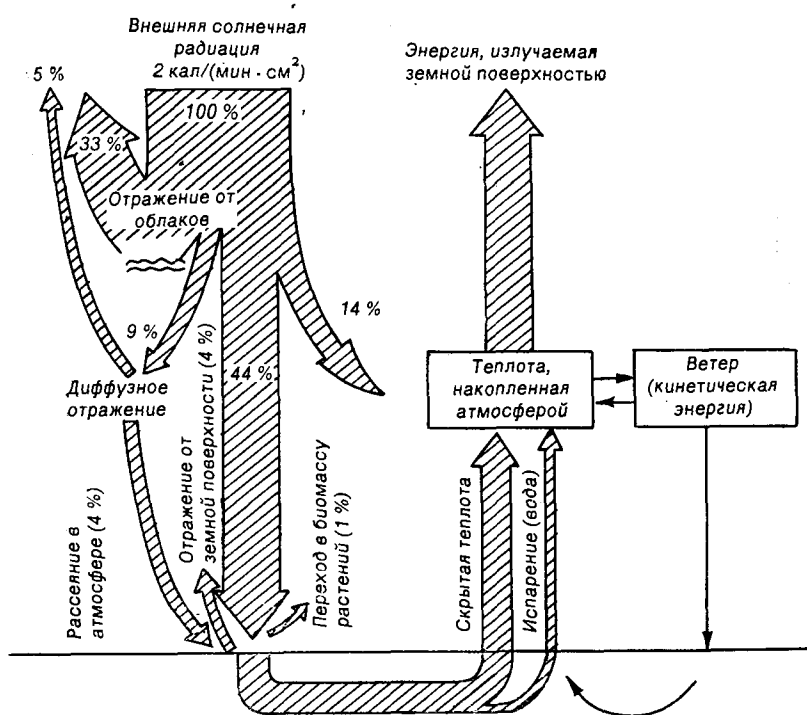


Рис. 1.1. Баланс солнечной энергии на земной поверхности [104, 120].

шар и только временно может отсутствовать на отдельных его участках. Это движение, приводящее ко «всюдности жизни», достигается путем размножения и перемещения организмов [42].

Пределы биосферы обусловлены границами физических условий существования живых организмов. Согласно современным представлениям, существование жизни ограничивается диапазоном значений температуры $-250 \dots 160 \text{ }^\circ\text{C}$ и давления $0,001 \dots 3000 \text{ атм}$ [104]. Нижняя граница жизни в гидросфере условно проходит на глубине 10 км, в земной коре — до 2 км; верхняя граница распространения жизни в атмосфере обусловлена слоем озона, который предохраняет живую материю от ультрафиолетового излучения Солнца, и расположена на высоте около 45 км над уровнем моря

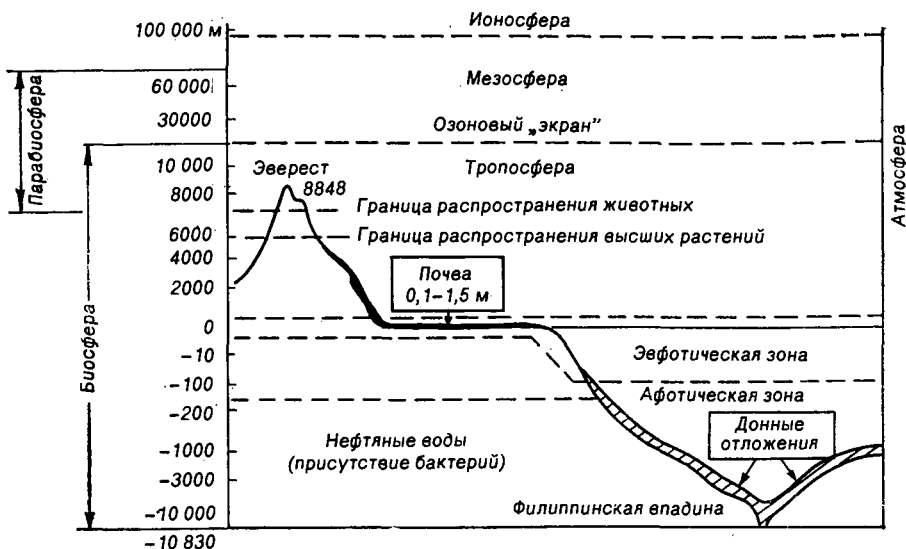


Рис. 1.2. Схема строения биосферы [137].

(рис. 1.2). Общая биомасса живого вещества Земли оценивается в $2,4 \cdot 10^{12}$ т сухого вещества, или $0,4 \cdot 10^{-9}$ массы Земли. Ежегодное воспроизводство органической массы растениями составляет около 170 млрд т вещества в сухой массе [28].

1.2. Особенности организации живых организмов

Существование живых организмов основано на потреблении энергии из внешней среды — часть организмов непосредственно использует энергию солнечного света, другие — химическую энергию потребляемых веществ. За счет притока энергии извне живые организмы создают упорядоченные структуры своих тел, увеличивают биомассу и численность, совершают работу. При этом живым организмам присущ специфический способ преобразования и использования энергии. В частности, преобразование энергии в организмах не основано на использовании разницы температур, как это делается в тепловых машинах, на практике организмы работают в изотермических (и изобарических) условиях. Живые существа следует рассматривать скорее как хемодинамические машины, в которых химическая энергия непосредственно преобразуется в другие виды энергии [36].

Вторая особенность живых организмов — их уникальная способность к самовоспроизведению, т. е. к образованию в течение жизни многих поколений форм, практически идентичных по структуре и функционированию. (Несмотря на успехи техники, до сих пор не сконструировано ни одной машины, которая могла бы вос-

создать копию самой себя, начиная с производства материалов и кончая самосборкой.) Более того, самовоспроизведение организмов сопровождается и определенной изменчивостью признаков, что приводит к высокой адаптационной пластичности живого вещества и его эволюции во времени.

Из перечисленных выше особенностей живых организмов по сравнению с косной материей можно заключить, что в их составе функционируют химические соединения, имеющие следующие свойства:

- способность к самокопированию;
- способность к гибкому взаимодействию друг с другом, образованию полимерных структур типа цепей, слоев, оболочек;
- способность функционировать в качестве передатчиков и аккумуляторов химической энергии;
- способность катализировать химические реакции в изотермических условиях и без образования побочных продуктов.

1.3. Химическая структура живого вещества

Своеобразие строения и функционирования живого вещества как химически активной среды сужает круг химических элементов, которые могли бы стать его структурными компонентами. В частности, из химических элементов, присутствующих в поверхностной оболочке Земли, необходимыми свойствами обладает лишь углерод.

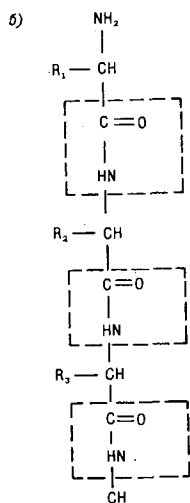
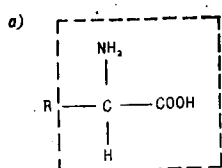
1.3.1. Углерод

Углерод — шестой элемент периодической таблицы Д. И. Менделеева, в химических реакциях проявляет валентность IV.

Уникальным свойством углерода является его способность легко образовывать углерод-углеродные связи, составлять цепи и кольца, содержащие не только одинарные химические связи C—C, но и кратные связи C=C и C≡C. На базе этих связей возможно образование огромного множества разнообразных так называемых органических соединений. Сера и кремний — еще два элемента, склонные к катенированию, т. е. образованию химических связей с самим собой, но в этом отношении они сильно уступают углероду.

Среди органических соединений, составляющих живое вещество, важнейшее место занимают белки (у животных в среднем более 50 % сухой массы). Линейная структура белковой молекулы представляет собой длинную неразветвленную полимерную цепь, строительными блоками которой являются остатки аминокислот [89]. Общая формула аминокислоты имеет вид, представленный на рис. 1.3а. В белках встречается до 20 аминокислот, различающихся боковыми R-группами. Схема полимерного соединения аминокислот в белковой молекуле (пептидная цепь) изо-

бражена на рис. 1.3б. В среднем пептидные цепи белков состоят из 100—150 аминокислотных остатков и наряду с углеродом содержат азот, кислород, водород и в небольших количествах серу. Белковые молекулы, как правило, не остаются в виде линейных цепей, а образуют пространственные структуры — глобулы, слои или волокна. В ряде случаев белки образуют устойчивые комплексы с веществами небелковой природы (например, с металлами). Аминокислотные последовательности и связанные с ними конформации белков могут принимать огромное множество форм и очень тонко приспособлять их к специфическим нуждам. Без участия белковых катализаторов-ферментов биохимические реакции обмена веществ либо были бы невозможны, либо происходили крайне медленно. Отсюда исключительное разнообразие каталитических функций, которые могут выполнять белки. Несмотря на огромное многообразие функций белков, не существует общего механизма для их репликации путем прямого копирования.



Способностью к самокопированию обладают нуклеиновые кислоты, представляющие собой очень длинные жесткие полимерные

Рис. 1.3. Общая схема строения белковой молекулы.
а — α -аминокислота; б — пептидная цепь; R — боковые группы аминокислот; штриховые прямые — пептидные связи.

цепи [89, 138]. Строительными блоками в них являются мононуклеотиды. В нуклеотидах присутствуют два класса азотистых оснований — пиримидины (урацил, тимин, цитозин) и пурины (аде-

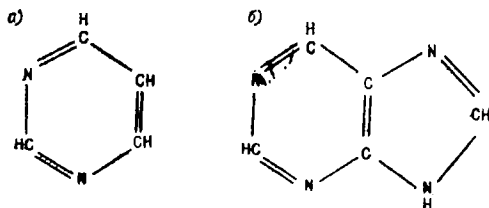


Рис. 1.4. Азотистые основания, производные которых входят в состав нуклеиновых кислот.
а — пиримидины, б — пурины.

нин и гуанин). Молекулы пиримидинов имеют вид плоского кольца, а молекулы пуринов — двойного плоского кольца (рис. 1.4). Полинуклеотидная цепь состоит из отдельных нуклеотидов, соединенных через фосфатные мостики. Исходным носителем наследственности в живых организмах является одна из нуклеиновых

кислот — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Согласно модели Уотсона—Крика, ДНК имеет вид двойной спирали, состоящей из двух антипараллельных полинуклеотидных цепей [89]. Азотистые основания при этом расположены «стопкой» одно над другим перпендикулярно оси спирали. Каждое основание одной цепи спарено с лежащим в той же плоскости основанием другой цепи. Самым важным является то, что пары оснований образуются строго определенным образом — аденин с тиамином, гуанин с цитозинном, т. е. основание, стоящее в одной из цепей, однозначно определяет основание в другой цепи. При раскручивании спирали ДНК каждая отдельная полинуклеотидная цепь конденсирует на себе нуклеотиды из окружающей среды, создавая новую нуклеотидную цепь — точную копию уже существующей.

Синтез белков на нуклеотидных матрицах осуществляется по принципу кодировки — три последовательно расположенных нуклеотида в цепи кодируют одну аминокислоту. Непосредственный синтез белков происходит не на самой ДНК, а частями, с помощью рабочей матрицы РНК (рибонуклеиновой кислоты).

Функции белков и нуклеиновых кислот в живых организмах взаимно дополняют друг друга — нуклеиновые кислоты способны к точной репликации, но сами по себе не могут служить ни катализаторами реакций, ни строительным материалом, что обусловлено жесткостью конструкции полинуклеотидных цепей. Белки, наоборот, имеют множество биологических функций, однако не способны к точному самокопированию.

1.3.2. Элементарный химический состав живого вещества

Специфика функционирования живого вещества естественно отражается в его химическом составе (табл. 1.1). Основу живого

Таблица 1.1
Среднее содержание химических элементов
в живом веществе [42]

Декада	Масса, %	Элементы
I	$>10^1$	О, Н, С
II	10^0-10^1	—
III	$10^{-1}-10^0$	N, K, Ca, Si
IV	$10^{-2}-10^{-1}$	Mg, Fe, Na, Cl, P, S
V	$10^{-3}-10^{-2}$	Mn, Sr, Ba, Al, B
VI	$10^{-4}-10^{-3}$	Cu, Zn, V, Rb, Br, F, Cr
VII	$10^{-5}-10^{-4}$	Co, Mo, Ni, Pb, Li, Cs, As, Sn
VIII	$10^{-6}-10^{-5}$	—
IX	$10^{-7}-10^{-6}$	Mg, Se, U

вещества (свыше 98 % общей массы) составляют три элемента — кислород, углерод и водород (О — 70 %, С — 18 %, Н — 10 %). Большая часть кислорода и водорода в организмах входит в со-

став воды, являющейся растворителем и средой для протекания биохимических реакций.

Десять других наиболее распространенных элементов, вместе составляющие 1,5 % массы живых организмов,— это азот, натрий, магний, кремний, фосфор, сера, калий, кальций, железо, хлор. Эти элементы выполняют различные биологические функции. Так, азот и сера являются составными частями белков, кальций и кремний входят в состав скелетов, костей и различных защитных покровов, фосфор играет важную роль в биоэнергетике, калий и натрий участвуют в поддержании солевого и водного баланса клеток и т. д.

Отдельную группу составляют так называемые микроэлементы, концентрации которых в живом веществе менее 0,01 % — это марганец, кобальт, медь, цинк и др. Важная роль этих элементов связана с их участием в окислительно-восстановительных реакциях, играющих ведущую роль в метаболизме живых организмов. Способностью к окислительно-восстановительным реакциям в наибольшей степени обладают металлы переменной валентности (Fe, Zn, Cu, Co). Эти металлы участвуют в процессах синтеза и разрушения органических веществ в составе ферментов-катализаторов биохимических реакций. Функционирование в составе высокоэффективных катализаторов, не расходующихся в ходе реакций, и обусловило сравнительно невысокое содержание микроэлементов в организмах, несмотря на их очень важную биологическую роль.

В табл. 1.2 и 1.3 для сравнения представлен средний химический состав косного вещества Земли — земной коры и вод Мирового океана. Нетрудно видеть несоответствие между степенью распространенности химических элементов в косных компонентах и содержанием в живом веществе. Так, содержание углерода в живом веществе в 70 раз выше, чем в земной коре. В то же время кремний, широко распространенный в земной коре, сравнительно мало используется организмами. Для живых организмов характерна избирательность поглощения из окружающей среды

Таблица 1.2

Содержание химических элементов в земной коре [41]

Декада	Масса, %	Элементы
I	$>10^1$	O, Si
II	10^0-10^1	Al, Fe, Ca, Na, K, Mg, H
III	$10^{-1}-10^{-0}$	C, Mn, Cl, S, P
IV	$10^{-2}-10^{-1}$	Cu, F, N, Ba, B, V, Li, Ni, Sr, Cr, Zn, Br
V	$10^{-3}-10^{-2}$	Be, J, Sn, Co, Th, U, Pb, Mo, Rb, Ce
VI	$10^{-4}-10^{-3}$	Ar, W, Cs, Bi, Cd, Hg, Hf, Nd, Sm, Gd, Pr
VII	$10^{-5}-10^{-4}$	La, As, Nb, Sb, Ag, Se, Te, Tl, Eu, Ta
VIII	$10^{-6}-10^{-5}$	Au, Pt, Ge, In, Os, Ir, Ga
IX	$10^{-7}-10^{-6}$	He, Re, Ru, Rh, Pd, Ra, Kr, Xe, Ne
	$<10^{-10}$	Po, Ac, Rn

Таблица 1.3

Содержание химических элементов в гидросфере [41]

Декада	Масса, %	Элементы
I	$>10^1$	O, H
II	10^0-10^1	Na, Cl
III	$10^{-1}-10^{-0}$	Mg
IV	$10^{-2}-10^{-1}$	K, Ca, S
V	$10^{-3}-10^{-2}$	C, Br
VI	$10^{-4}-10^{-3}$	Sr, Si, B, F
VII	$10^{-5}-10^{-4}$	N, Li, Rb, W
VIII	$10^{-6}-10^{-5}$	P, Fe, Zn, I, Mo, Al, Ba
IX	$10^{-7}-10^{-6}$	Cu, Mn, Ni, Sn, V, U
X	$10^{-8}-10^{-7}$	Cs, Co, Ag, Cd, Y, Se, As, Sb, Be
XI—XVI	$10^{-14}-10^{-8}$	Hg, Pb, Cr, Nb, Ce

элементов, необходимых для жизнедеятельности. Степень концентрирования отдельных элементов может быть достаточно велика. Так, фосфор, входящий в гидросфере в VIII декаду (табл. 1.3), в живом веществе перемещается в IV декаду, т. е. коэффициент концентрирования фосфора составляет $n \cdot 10^3$. Многие металлы концентрируются с коэффициентами накопления от $n \cdot 10^2$ до $n \cdot 10^5$. Недостаток или недоступность того или иного химического (необходимого для жизнедеятельности) элемента в окружающей среде является одной из причин, ограничивающей увеличение биомассы и размножение живых организмов.

1.4. Биогеохимические круговороты элементов

Несоответствие между наличием и доступностью химических элементов в земной коре, с одной стороны, и потребностями живых организмов, с другой, породило в биосфере проблему дефицита некоторых элементов и привело к ограничению продукции живого вещества. Единственным выходом из этого положения оказалось использование элементов по типу круговоротов, когда элемент, пройдя целый ряд биологических и химических превращений, входит в состав того же самого соединения, в котором он находился в начальный момент. В настоящее время биогенные элементы земной коры охвачены глобальными и локальными круговоротами, причем движущей силой в функционировании круговоротов являются живые организмы.

В формировании и специфике функционирования современных круговоротов элементов важнейшую роль сыграло накопление в атмосфере сильного окислителя — кислорода, который, в свою очередь, явился побочным продуктом жизнедеятельности фотосин-

тезирующих организмов. Так само живое вещество планеты стало мощной геологической силой, в значительной мере определившей своеобразие состояния земной коры, вод и атмосферы.

1.4.1. Биогеохимические циклы углерода и кислорода

В добиологический период существования Земли атмосфера не содержала сколько-нибудь значительных количеств свободного кислорода и в основном состояла из водяного пара, углекислого газа, азота и некоторых других газов.

Кислород в более или менее заметных количествах начал накапливаться в атмосфере после распространения фотосинтезирующих организмов около 2 млрд лет тому назад. Постепенное накопление свободного кислорода в атмосфере было обусловлено незамкнутостью цикла «фотосинтез — деструкция органического вещества», вследствие чего в осадочных породах земной коры оставался недоокисленный углерод. Значительная часть кислорода, вырабатываемого в течение геологических эпох, не оставалась в атмосфере, а фиксировалась литосферой в виде карбонатов, сульфатов, окислов металлов и др. [36, 106].

В современной атмосфере резервуар свободного кислорода значительно выше, чем углекислого газа, и составляет 21% по объему. Полное окисление всего органического вещества планеты до углекислого газа увеличило бы его концентрацию в атмосфере

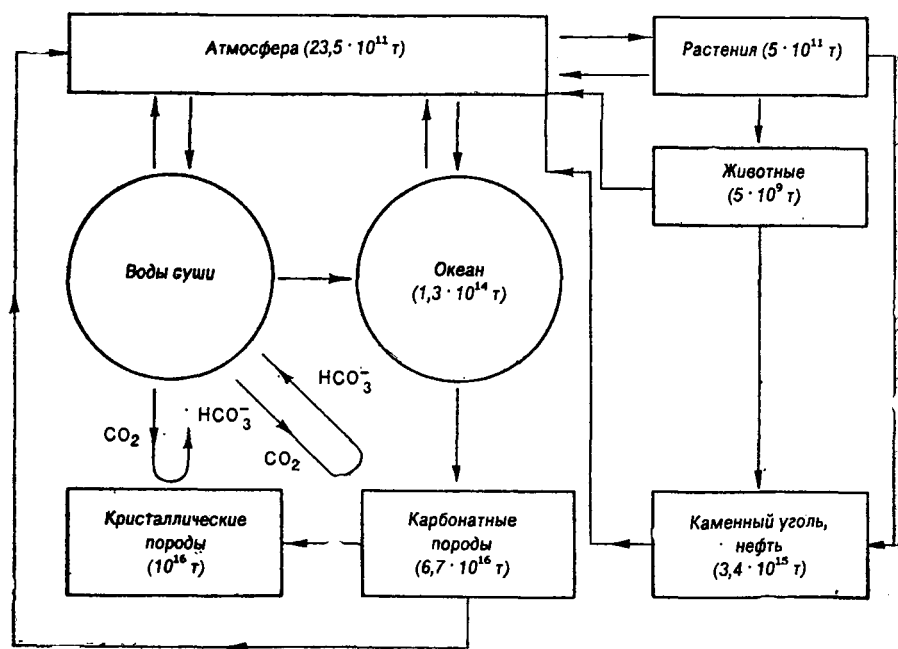


Рис. 1.5. Круговорот углерода в биосфере [6, 39].

до 12 %, в то время как содержание свободного кислорода снизилось бы всего на 1 % [39].

Значительные изменения в ходе эволюции биосферы произошли в распределении углерода. Огромные массы углерода выпали на дно океана в виде малорастворимого карбоната кальция, аналогичные окислительные явления произошли и на суше. Заметная доля углерода постепенно перешла в состав живого вещества биосферы, а также была захоронена в земной коре с останками

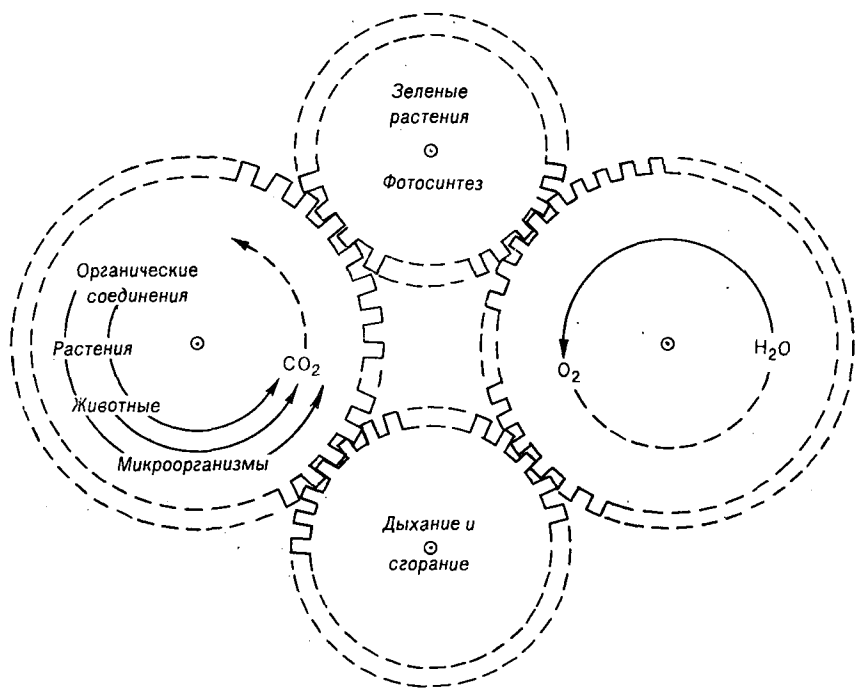


Рис. 1.6. Взаимодействие циклов углерода и кислорода в биосфере [302, 133].

организмов. Современное распределение углерода по компонентам поверхностной оболочки Земли представлено на рис. 1.5.

Движущей силой глобального круговорота углерода является биологический круговорот, протекающий по схеме: биоассимиляция углерода из атмосферы, водной или наземной среды растениями → потребление органических соединений животными → окисление органических веществ до углекислого газа в процессе дыхания и разложения отходов → возврат углекислого газа (CO_2) в атмосферу.

Биологический круговорот углерода тесно связан с круговоротом кислорода, выделяемого и потребляемого организмами. Взаимодействие и противоположную направленность биологических составляющих этих круговоротов иллюстрирует рис. 1.6.

Буфером и регулятором концентрации углекислого газа в атмосфере является океан, содержащий в 60 раз больше углерода, чем атмосфера. Главная часть углерода океана заключена в растворенных карбонатах и гидрокарбонатах, которые и представляют собой основу мощной буферной системы океана, так называемой карбонатной системы. Схема круговорота углерода в океане представлена на рис. 1.7.

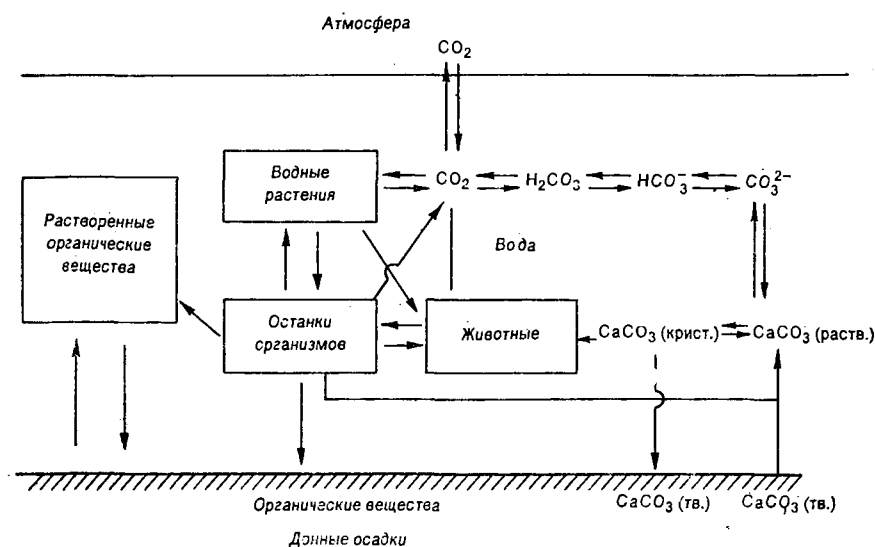
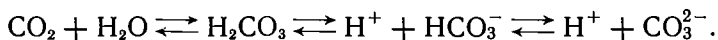


Рис. 1.7. Схема круговорота углерода в океане [6].

Углекислый газ атмосферы достаточно хорошо растворяется в воде, образуя угольную кислоту (H₂CO₃), которая легко диссоциирует на гидрокарбонатные и карбонатные ионы [6, 133]:



Все формы производных угольной кислоты одновременно находятся в растворе, причем соотношения между ними меняются в зависимости от условий, в частности от pH. При pH=7...9 наибольшее значение имеет гидрокарбонатный ион HCO₃⁻; при pH > 10 ведущим становится карбонатный ион CO₃²⁻ [151]. Основным фактором, от которого зависит состояние карбонатных равновесий, является CO₂. С удалением CO₂ из воды, например при фотосинтезе, растет pH и соответственно увеличивается доля карбонатных ионов, что приводит к выпадению в осадок карбоната кальция [6]. Добавление CO₂ в воду, наоборот, ведет к падению pH и увеличению доли растворимых гидрокарбонатных ионов и частичному растворению карбоната кальция. Огромные

отложения карбонатных пород в океане способствуют поддержанию постоянства характеристик морской воды.

Значительные массы углерода входят в состав резервного слабообменного фонда (кристаллические и карбонатные породы, нефть, уголь) и участвуют в геологическом круговороте с временами оборота порядка миллионов лет.

С середины XIX в. вследствие роста потребления человеком энергии увеличивается поступление углекислого газа в атмосферу за счет сжигания ископаемого топлива. В настоящее время содер-

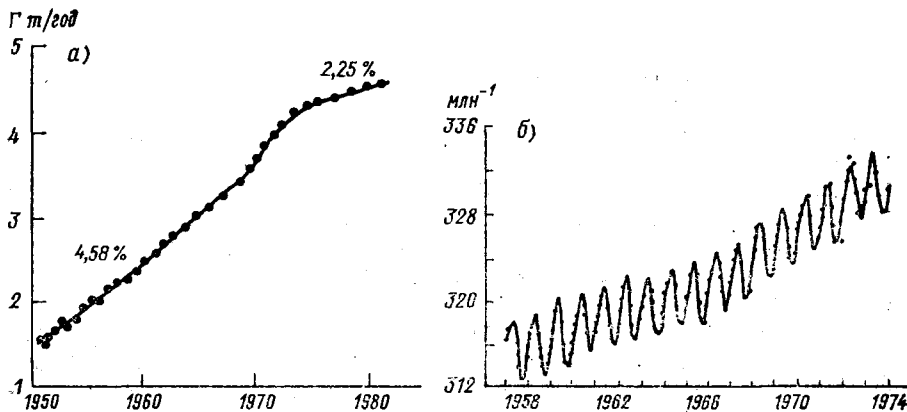


Рис. 1.8. Динамика концентрации углекислого газа в атмосфере.

а — изменение интенсивности промышленных выбросов углекислого газа в атмосферу с 1950 по 1980 г. (средний ежегодный прирост); *б* — динамика концентрации в атмосфере в 1958—1974 гг. (миллионные доли объема в сухом воздухе, Гавайские о-ва) [293, 307, 39].

жание углекислого газа в атмосфере возросло на 22 % по сравнению с серединой XIX в. и продолжает расти (рис. 1.8). Углекислый газ, так же как водяной пар и озон, обеспечивает парниковый эффект атмосферы, поэтому изменения его круговорота непосредственно связаны с изменениями климата [81]. Так, подсчитано, что увеличение концентрации CO_2 в атмосфере до 600 млн^{-1} (против 343 млн^{-1} по объему в настоящее время) может привести к повышению средней температуры земной поверхности на 2—4 °С. [39]. В связи с проблемами климата особое значение приобрело изучение динамических процессов обмена CO_2 между атмосферой и буферной системой — океаном.

1.4.2. Круговорот азота

Азот в круговороте в целом следует за углеродом, вместе с которым участвует в образовании белковых структур, однако в силу химической специфики элементов круговороты углерода и азота имеют некоторые различия.

Основной резервуар газообразного азота — атмосфера, которая содержит 75 % ($3,8 \cdot 10^{21}$ г) его общей массы в биосфере. Если

углекислый газ из атмосферы могут потреблять все виды фотосинтезирующих организмов, то фиксацию атмосферного азота способны осуществлять только некоторые виды микроорганизмов: бактерии родов *Azotobacter*, *Clostridium*, *Rhodospirillum*, некоторые виды сине-зеленых водорослей (pp. *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Nostoc*), симбиотические бактерии бобовых растений из рода *Rhizobium*. Общая ежегодная фиксация азота этими организмами составляет 10^9 т [120]. Второе отличие цикла азота от цикла углерода состоит в том, что при естественной деструкции органического вещества образуется не газообразный азот, а раствор нелетучих соединений азота. Вследствие этого, для замыкания круговорота азота до газообразного состояния необходимо участие нескольких специализированных групп микроорганизмов. Органические азотсодержащие вещества с помощью биоредуцирующих микроорганизмов первоначально разлагаются с выделением аммиака. Далее нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до нитритов и нитратов, после чего в анаэробных условиях может происходить денитрификация до газообразного азота, осуществляемая денитрифицирующими бактериями (*Pseudomonas*, *E. coli* и др.) [79, 105].

В естественных условиях вынос азота в Мировой океан составляет около 30 млн т/год и примерно то же количество денитрифицируется, поэтому заметного накопления азота в океане не происходит. С азотными удобрениями в агроценозы суши вносятся еще 30 млн т/год [120].

1.4.3. Круговорот фосфора

К круговоротам основных биогенных элементов, имеющих газовую фазу, примыкают так называемые осадочные круговороты, из которых важнейшим является круговорот фосфора.

Минеральный фосфор — редкий элемент в биосфере, в земной коре его содержание не превышает 1 %. Основными источниками неорганического фосфора являются изверженные или осадочные породы. Неорганический фосфор из пород земной коры вовлекается в циркуляцию выщелачиванием и растворением в континентальных водах. В экосистемах суши неорганический фосфор поглощается растениями и переводится в состав живого вещества. Затем органические фосфаты вместе с трупами, отходами и выделениями живых существ возвращаются в почву, подвергаются переработке микроорганизмами и снова включаются в круговорот.

В водные экосистемы фосфор приносится текучими водами в виде фосфатов. Если в наземных экосистемах круговорот фосфора происходит в оптимальных условиях с минимумом потерь на выщелачивание, то в водоемах дело обстоит далеко не так. Это связано с седиментацией отмерших организмов, фрагменты которых, не использованные детритофагами, накапливаются на дне водоемов (рис. 1.9). Вследствие пространственного разделения

процесса образования кислорода в верхних слоях воды при фотосинтезе и его потребления при деструкции органических веществ вблизи дна, аэробная деструкция вблизи дна несколько замедляется. Минерализованный фосфор в донных отложениях при аэробных условиях образует соединение с трехвалентным железом (FePO_4), который еще менее растворим, чем гидроксид железа, и прочно удерживается в осадке [6]. Во многих водоемах возврат

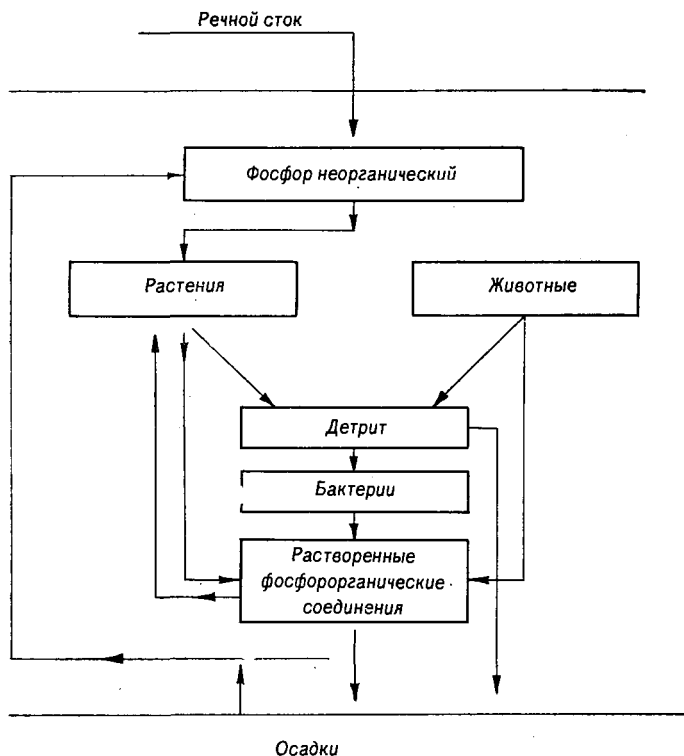


Рис. 1.9. Схема круговорота фосфора в океане [6].

фосфора из донных отложений осуществляется в основном только при сезонном перемешивании вод. Важную роль в поддержании круговорота фосфора в водоеме играет анаэробный возврат фосфора, когда вследствие полного потребления кислорода разлагающейся органикой в придонном слое воды создаются анаэробные восстановительные условия, при этом происходит восстановление железа из трехвалентной в двухвалентную растворимую форму с одновременным высвобождением растворимых фосфатов. Фосфаты возвращаются в верхние слои воды при перемешивании вод, а также с пузырьками газов (метан, сероводород), образующихся в донных отложениях.

Фосфаты, отложенные на больших океанских глубинах, выключаются из круговорота на миллионы лет и могут быть подняты к поверхности только в результате тектонических движений земной коры.

Скорость переноса фосфора из океана на сушу птицами и с продуктами рыбного промысла составляет примерно 10^5 т/год и невелика по сравнению с выносом фосфора в Мировой океан, оцениваемым в $1,4 \cdot 10^7$ т/год. Искусственное внесение фосфатных удобрений в наземные агроценозы составляет $7 \cdot 10^7$ т/год, причем заметная доля удобрений смывается с полей в водоемы. Таким образом, механизмы естественного возврата фосфора на сушу не способны компенсировать потери этого элемента при седиментации в океане [120].

Поскольку на Земле запасы фосфора малы и круговорот его несовершенен, любые воздействия человека на биогеохимический круговорот фосфора могут привести к ряду серьезных последствий. Фосфор является основным фактором, лимитирующим рост автотрофных организмов как в водной среде, так и в наземных экосистемах.

1.5. Использование энергии живыми организмами

Организмы непосредственно используют химическую энергию, освобождающуюся при расщеплении органических веществ, не превращая ее предварительно в тепло. Схематически передача энергии в химических реакциях от одного вещества к другому может быть описана следующим образом.

Внутренняя энергия H (энтальпия при постоянном давлении и объеме) определяется суммой свободной энергии G , которая может передаваться в ходе химических реакций, а также энергии теплового движения молекул, колебательного и вращательного движений как самих молекул, так и их частей (эта часть энергии описывается температурой и энтропией) [89, 101, 138]:

$$H = G + TS, \quad (1.1)$$

где T — температура, К; S — энтропия.

Изменение энергии в ходе реакций записывается уравнением, выражающим разность между энергией продуктов и энергией реагирующих веществ:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S. \quad (1.2)$$

Здесь ΔG — это максимальная работа, которая может совершаться в результате химической реакции в идеальных условиях, когда реакция обратима. Но если в реакции есть необратимый этап, часть энергии рассеивается, т. е. генерируется дополнительная энтропия. Изменение свободной энергии для реакции, протекающей самопроизвольно, всегда меньше нуля (экзергоническая реакция).

Экспериментально ΔH измеряется калориметрическим методом, ΔG рассчитывают по результатам измерения химического равновесия.

В идеальном случае, когда реакции обратимы, энтропия системы не изменяется, а перераспределяется между работающей системой и внешней средой. Однако, если скорости реакций конечны, то они не могут идти полностью обратимо. Учитывая, что в живых организмах обмен веществ не может быть слишком медленным, полная обратимость реакций не достигается и перенос свободной энергии с одного вещества к другому происходит с некоторыми потерями. В живых организмах аккумуляторами и источниками

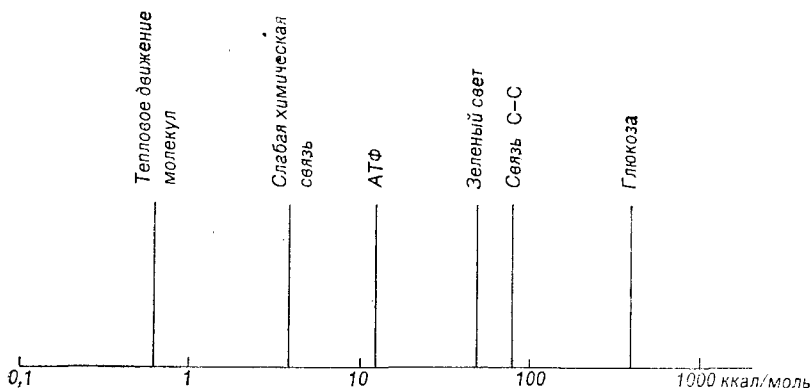


Рис. 1.10. Некоторые биологически важные значения энергии [138].

энергии служат органические вещества, имеющие большие запасы свободной энергии (рис. 1.10).

Реакции, в которых живые организмы синтезируют (и постоянно обновляют) сложные органические соединения, входящие в состав своих клеток, очевидно, требуют больших затрат энергии. Каким образом энергия химических связей пищи используется для синтеза новых веществ и как достигается самопроизвольное протекание такого рода реакций? В изотермических условиях перенос энергии может иметь место только при условии, что эти реакции имеют общие промежуточные продукты, т. е. в паре реакций $A \rightarrow B$; $B \rightarrow C$ некоторое количество энергии может перейти от A к C через промежуточный продукт B . В биосистемах в качестве стандартного промежуточного продукта выступают высокоэнергетические соединения.

Среди высокоэнергетических соединений современного биологического мира преобладают фосфорсодержащие адениловые нуклеотиды, в первую очередь аденозинтрифосфат — АТФ. Именно АТФ в основном является универсальным высокоэнергетическим соединением, образующимся и распадающимся при всех метаболических процессах превращения энергии. Энергия, полученная при

фотосинтезе, дыхании, брожении, становится доступной клеткам после того, как она используется для построения высокоэнергетических соединений.

Молекула высокоэнергетического соединения характеризуется тем, что в нее входит функциональная группа с высокой энергией связи (т. е. отрыв и присоединение группы к молекуле другого соединения является высокоэкзергонической реакцией). Передача и расходование свободной энергии осуществляется путем отщепления высокоэнергетической группы и присоединения ее к другому соединению, за счет этого далее могут осуществляться реакции, идущие с поглощением энергии. В АТФ высокоэнергетическими являются фосфорильные группы. Молекулу АТФ можно изобразить как $AP \sim \Phi \sim \Phi$, где AP — аденозин, Φ — фосфат, \sim — высокоэнергетические связи. Высокоэнергетический характер переноса группы в АТФ отчетливо виден на примере реакции гидролиза, когда фосфорильная группа присоединяется к молекуле воды:



Внутри клетки, где концентрация фосфата мала, ΔG реакции доходит до -12 ккал/моль.

Отдельные молекулы АТФ недолговечны и трансформируются в результате присоединения или отрыва фосфорильной группы. Их можно рассматривать как агентов переноса энергии, своего рода «энергетическую валюту» клетки. Следует подчеркнуть важнейшую роль фосфора в функционировании систем переноса энергии.

1.5.1. Фотосинтез

На ранней стадии развития жизни на Земле в условиях первичной восстановительной атмосферы, не содержащей кислорода, органические вещества могли в некоторых количествах образовываться абиогенным путем, когда источниками энергии могли быть электрические разряды и ультрафиолетовое излучение. В экспериментах, моделирующих условия на Земле в ту эпоху [106], было обнаружено самопроизвольное образование ряда органических соединений, ныне входящих в состав живого вещества — аминокислот, сахаров, нуклеотидов.

С увеличением биомассы на Земле скорость потребления из окружающей среды органических веществ с высокой свободной энергией стала превышать скорость их абиогенного образования [36]. Единственным реальным дополнительным источником энергии для организмов был солнечный свет. Коротковолновое УФ излучение, в бескислородных условиях достигавшее поверхности Земли, сильно поглощалось органическими молекулами, особенно нуклеиновыми кислотами, и вызывало их разложение. Излучение видимого и инфракрасного диапазонов, напротив, оказалось вполне пригодным для осуществления упорядоченных биологических реакций. Органические молекулы возбуждаются под дейст-

нием видимого света, но, как правило, не до такой степени, чтобы быстро и беспорядочно разложиться. Скорее они перестраиваются специфическим образом или реагируют с окружающими невозбужденными молекулами. Таким образом, в случае видимого света квантовый выход полезных реакций может быть высоким, а побочные реакции — редкими. Использование этих диапазонов выгодно и в отношении общего потока поступающей от Солнца энергии, поскольку на видимый и инфракрасный диапазоны приходится значительно большая доля энергии, чем на ультрафиолетовый диапазон (рис. 1.11).

В настоящее время фотохимическое восстановление углекислого газа в органические соединения служит основным источни-

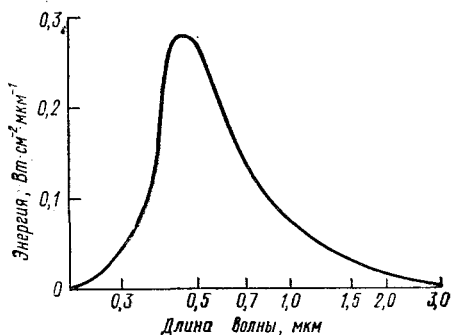


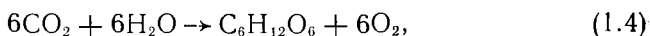
Рис. 1.11. Спектральный состав видимого света за пределами атмосферы [36].

Видимый свет соответствует диапазону длин волн 0,38—0,74 мкм.

ком энергии в биосфере. Фотосинтез осуществляют фотосинтезирующие бактерии (включая сине-зеленые водоросли), эукариотические водоросли и высшие зеленые растения.

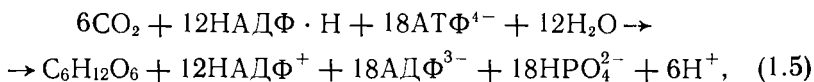
Ключевыми соединениями фотосинтеза, осуществляющими первичный захват энергии квантов света, являются специфические пигменты — хлорофиллы. Они представляют группу близкородственных производных порфиринов — соединений с четырьмя пятичленными (пиррольными) кольцами с атомом магния в центре (рис. 1.12). Молекулы хлорофилла объединяются в группу — фотосинтетическую единицу. Все молекулы хлорофилла способны к поглощению света и возбуждению, но затем энергия кванта мигрирует к определенному активному центру внутри фотосинтетической единицы, служащему как бы антенной, где скапливается вся собранная энергия. В активном центре происходит наиболее существенный момент фотореакции — передача возбужденного электрона от хлорофилла к первичному акцептору [36, 89].

Смысл следующих химических превращений сводится к созданию высокоэнергетических промежуточных соединений, необходимых для восстановления CO_2 до глюкозы ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Несмотря на то что формально уравнение фотосинтеза имеет вид



реально в реакции участвуют высокоэнергетические переносчики: АТФ и восстановленная форма еще одного высокоэнергетического

соединения — НАДФ·Н (восстановленный никотинамидадениндинуклеотид). Суммарная реакция восстановления CO_2 до глюкозы может быть описана уравнением



изменение свободной энергии ΔG (при $\text{pH} = 7$) составляет -378 кДж/моль.

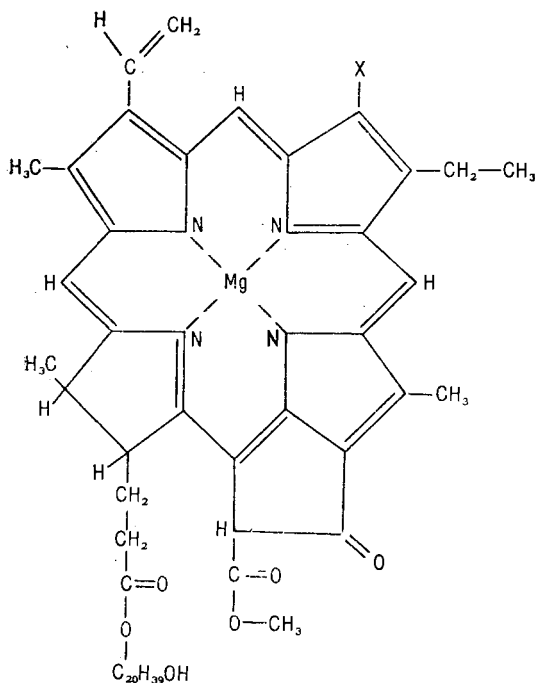


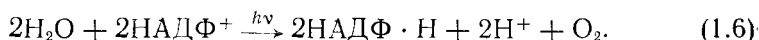
Рис. 1.12. Строение молекулы хлорофилла.

В молекуле хлорофилла «а» $\text{X} = \text{CH}_3$; хлорофилла «в» $\text{X} = \text{CH}$.

Образование необходимого количества АТФ может осуществляться достаточно легко в ходе так называемого циклического фотофосфорилирования, когда электрон, отданный хлорофиллом в активном центре, возвращается к нему через ряд промежуточных окислительных соединений. Все эти темновые этапы экзергоничны, причем с кольцевым движением электрона сопряжен синтез АТФ. Ни с одним из звеньев окислительно-восстановительной цепи не происходит необратимых изменений и посторонний донор электронов не требуется.

С получением восстановленной формы НАДФ·Н дело обстоит сложнее. Окислительно-восстановительные потенциалы органиче-

ских и почти всех неорганических соединений, используемых организмами в качестве источников электронов, недостаточны для темнового восстановления НАДФ до НАДФ·Н. Для получения НАДФ·Н электроны должны перемещаться фотохимическим путем. Этот процесс происходит в результате нециклического переноса электронов. Донором электронов в этом случае служит внешний источник: для бактерий это сероводород, тиосульфат и др., для растений — вода. У растений важнейшим побочным продуктом восстановления НАДФ до НАДФ·Н является кислород:



У бактерий в результате аналогичной реакции образуются другие побочные продукты.

Образование восстанавливающих эквивалентов (НАДФ·Н) фотосинтезирующими бактериями требует примерно вдвое меньшего числа квантов света, чем это необходимо зеленым растениям, в которых должна расщепляться вода. В результате у растений образовалась сложная ступенчатая система фотосинтеза с использованием двух квантов света для увеличения электроотрицательного потенциала переносимого электрона. Зигзагообразная, так называемая Z-схема фотосинтеза у растений представлена на рис. 1.13 и включает в себя две фотосистемы I и II, спо-

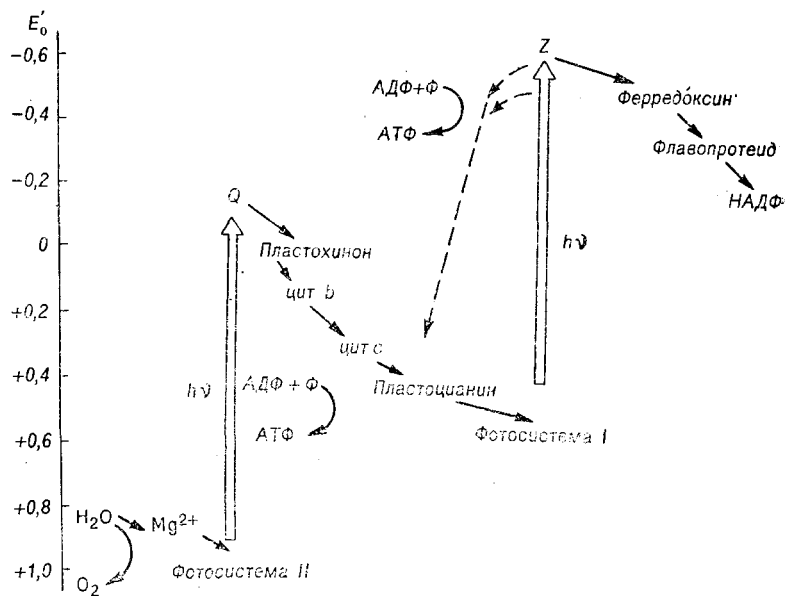


Рис. 1.13. Упрощенная Z-схема фотовосстановления в хлоропластах растений.

E'_0 — приблизительный электронный потенциал (рН = 7); Q, Z — первичные акцепторы электронов в фотосистемах I и II [36, 101].

способные поглощать кванты света. Первоначально происходит индуцированный светом «подъем» электрона в фотосистему II, где он принимается специальным акцептором. Затем электрон проходит через ряд спонтанных реакций, передаваясь по длинной цепи окислительно-восстановительных соединений со все уменьшающимися электроотрицательными потенциалами, при этом образуется некоторое количество молекул АТФ. В конце концов электрон заполняет «дырку» в фотосистеме I, образовавшуюся ранее при удалении из нее одного электрона. Электрон принимается новым акцептором, который после этого становится более сильным восстановителем, чем акцептор системы II. В результате возникает конечный продукт — восстановленный ферредоксин, который передает электроны к НАДФ. Часть электронов из фотосистемы I «скатывается» обратно в фотосистему II, образуя попутно АТФ. Полученные молекулы АТФ и НАДФ·Н участвуют далее в реакциях восстановления углекислого газа до глюкозы (цикл Кальвина). Синтезированная глюкоза служит строительным материалом для производства других биомолекул, а также запасается, например, в виде крахмала.

1.5.2. Дыхание

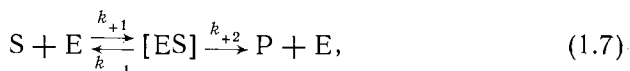
Обратный возврат энергии, запасенной в органических веществах, у большинства современных организмов достигается с помощью окисления их кислородом до углекислого газа и воды, при этом полезная энергия генерируется в форме АТФ. Такое производство метаболической энергии путем полного окисления субстратов кислородом называется дыханием. Полное окисление имеет преимущество перед бескислородным разложением (сбраживанием) глюкозы: каждая молекула глюкозы при дыхании дает 38 АТФ, при сбраживании — только 2 молекул АТФ [89]. Поток электронов в дыхательной цепи реакций поразительно напоминает поток электронов при фотосинтезе, где также образуется АТФ. Шаг за шагом электроны передаются либо в свободном виде, либо вместе с ионами водорода (в виде атомов водорода) к звеньям цепи со все более высоким потенциалом и, наконец, к свободному кислороду. Промежуточными переносчиками электронов, как и в фотосинтезе, служат цитохромы, флавопротеиды, хиноны и др. По мнению многих авторов [36, 156], уже существовавшая фотосинтетическая цепь была приспособлена для дыхания, когда появилась потребность в нем.

Соединения, составляющие дыхательную цепь, так же, как и системы фотосинтеза, прочно связаны с мембраной и друг с другом и имеют соответствующую их функциям взаимную пространственную ориентацию. Мембраны играют важную роль не только как места прикрепления соединений, но, согласно химио-осмотической гипотезе Митчелла [89], обуславливают пространственное разделение зарядов и возникновение разности электрических потенциалов.

1.6. Особенности протекания биохимических реакций. Принцип «узкого места»

Метаболизм, или поддержание жизнедеятельности живых организмов заключается в синтезе органических веществ из компонент пищи и окислении органических составляющих клеток при дыхании и совершении работы. Метаболические процессы представляют собой сложные последовательности реакций, организованных в линейные или разветвленные биохимические цепи. Поскольку изотермические и изобарические условия среды не обеспечивают оптимальных условий протекания всех реакций, биохимические реакции невозможны без катализаторов, роль которых выполняют белковые ферменты. При изучении метаболизма как единой самоподдерживающейся системы химических реакций наибольший интерес представляет проблема управления столь сложным объектом. Было выявлено, что основной и замечательной особенностью ферментных систем является выполнение в них принципа «узкого места», который утверждает, что все реакции в одной биохимической цепи управляются одним определяющим звеном. Остальные участки цепи при этом никак не влияют на скорость образования конечного продукта. Технику управления системой ферментативных реакций по принципу «узкого места» рассмотрим на примере неразветвленной цепи реакций.

Исследуем сначала элементарную последовательность образования продукта P из субстрата S с помощью катализатора — фермента E . Согласно теории ферментативных реакций, процесс происходит в 2 стадии — первоначально субстрат взаимодействует с ферментом, образуя неустойчивый фермент-субстратный комплекс $[ES]$, который дальше распадается с образованием продукта и свободного фермента [89, 101, 123, 124]:



где k_{+1} , k_{+2} , k_{-1} — константы скорости прямых и обратных реакций, причем k_{-1} пренебрежимо мало.

Концентрации в среде субстрата, фермента, фермент-субстратного комплекса и продукта описываются следующими уравнениями:

$$\begin{aligned} \frac{d[S]}{dt} &= -k_{+1}[S][E] + k_{-1}[ES], \\ \frac{d[E]}{dt} &= -k_{+1}[S][E] + k_{-1}[ES] + k_{+2}[ES], \\ \frac{d[ES]}{dt} &= k_{+1}[S][E] - k_{-1}[ES] - k_{+2}[ES], \\ \frac{d[P]}{dt} &= k_{+2}[ES]. \end{aligned} \quad (1.8)$$

Складывая уравнения для [E] и [ES], получим уравнение сохранения общего количества фермента:

$$[E] + [ES] = E_0 = \text{const.}$$

Поскольку количество фермента $[E]_0$ значительно меньше концентрации субстрата, участвующего в реакции, в системе быстро устанавливается равновесие по [ES], т. е. $d[ES]/dt=0$, откуда

$$[\overline{ES}] = \frac{k_{+1}[E_0][S]}{k_{-1} + k_{+2} + k_{+1}[S]},$$

или

$$[\overline{ES}] = \frac{[E_0][S]}{K_m + S},$$

где $K_m = (k_{-1} + k_{+2})/k_{+1}$ — константа полунасыщения (константа Михаэлиса).

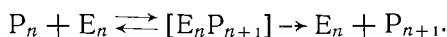
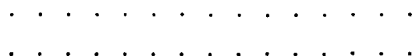
Скорость образования продукта в этом случае полностью определяется равновесной концентрацией фермент-субстратного комплекса

$$\frac{d[P]}{dt} = k_{+2}[\overline{ES}] = \frac{\mu_m[S]}{K_m + [S]}, \quad (1.9)$$

где $\mu_m = k_{+2}[E_0]$ — максимально возможная скорость реакции при избытке субстрата.

Выражение (1.9), описывающее выход продукта в зависимости от исходного субстрата для элементарной ферментативной реакции, называется уравнением Михаэлиса—Ментен по именам ученых, сформулировавших (1913 г.) основные теоретические представления ферментативной кинетики. Как будет показано в следующих главах, дробная зависимость от субстрата, описывающая процесс с насыщением по скорости образования продукта, очень характерна не только для отдельных реакций, но и для целых организмов и популяций и широко используется в математической экологии.

Рассмотрим теперь цепочку из n последовательных элементарных ферментативных реакций, в которой продукт одного этапа становится субстратом для последующего:



1.7. Вещество и энергия в экосистемах

Глобальные круговороты биогенных элементов распадаются в биосфере на множество мелких круговоротов, приуроченных к локальным местообитаниям различных биологических сообществ, образующих как бы кванты биосферы. Функциональные системы, включающие в себя сообщество живых организмов и среду их обитания, осуществляющие более или менее замкнутый круговорот биогенных элементов, называются экологическими системами. В тех случаях, когда речь идет о природных биосистемах, занимающих определенную территорию, вместо понятия «экосистема» нередко используется введенный В. Н. Сукачевым термин «биогеоценоз» [141].

Очевидно, что необходимость создания направленного потока энергии, с одной стороны, и круговорота веществ, с другой, налагает определенные ограничения на подбор видов, которые могут существовать в экосистеме. В основе любой, даже самой простой экосистемы лежит пищевая (трофическая) цепь. Существует несколько типов пищевых цепей — пастбищная, детритная, паразитическая. Пастбищной пищевой цепью называется ряд живых организмов, в котором одни организмы поедают предшественников по цепи и, в свою очередь, оказываются съеденными теми, кто следует за ними. Началом такой цепи являются первичные продуценты, или автотрофы, которые способны синтезировать сложные органические соединения из неорганических, используя, как правило, энергию солнечного света, т. е. зеленые растения и фотосинтезирующие бактерии. Первичные продуценты образуют первый трофический уровень. Они — самая важная часть сообщества, так как практически все остальные организмы экосистемы прямо или косвенно зависят от снабжения органическим веществом, запасенным в растениях, и поэтому относятся к гетеротрофам. В пастбищной пищевой цепи растения поедаются растительноядными организмами (это первичные консументы, относящиеся ко 2-му трофическому уровню), растительноядные поедаются хищниками 1-го порядка (вторичные консументы, принадлежащие к 3-му трофическому уровню), и т. д.

В детритных пищевых цепях организмы потребляют мертвое органическое вещество, последовательно разлагая его на все более простые соединения, вплоть до неорганических. Присутствие детритных пищевых цепей необходимо в каждой экосистеме, поскольку именно они осуществляют замыкание круговорота элементов, которое без участия живых организмов происходило бы крайне медленно.

Паразитические и симбиотические отношения между организмами также широко распространены в биологическом мире. Организмы-паразиты, так же, как и симбионты, потребляют часть питательных веществ организма-хозяина, однако симбионты, в свою очередь, поставляют хозяину некоторые полезные вещества, ранее у него отсутствовавшие (например, азотфиксирующие симбио-

тические бактерии бобовых), а паразиты, как правило, ослабляют организм хозяина, хотя обычно и не убивают его непосредственно.

В плане экологического моделирования, различие между пастбищной и другими типами пищевых цепей состоит в том, что потребители детрита и паразиты не оказывают прямого влияния на численность популяций других организмов, отходы которых они потребляют, а между участниками пастбищной цепи осуществляется хищничество, приводящее к изменению численности популяций как выше, так и ниже расположенных трофических уровней. Таким образом, для стабилизации пастбищных цепей экосистем требуется более тонкая регулировка, осуществляемая обычно на основе отрицательных обратных связей.

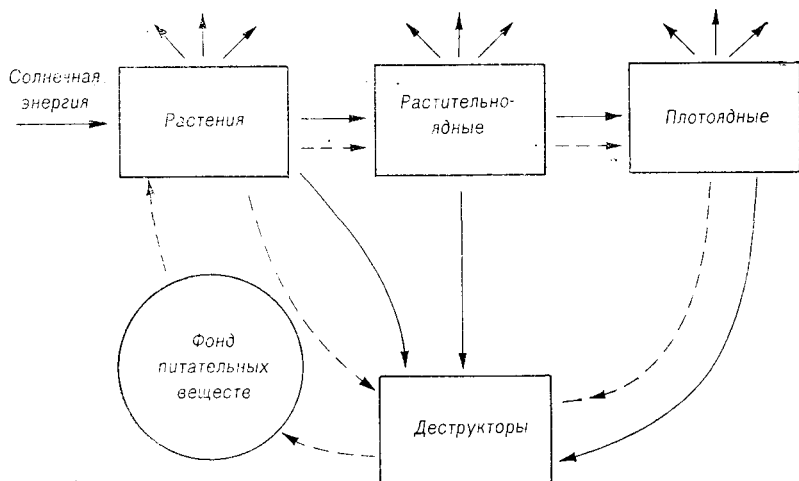


Рис. 1.14. Блоковая модель экосистемы.

Сплошными стрелками показан поток энергии; штриховыми — поток вещества [112].

В общем виде схема потоков вещества и энергии в экологической системе представлена на рис. 1.14.

Очевидно, что само существование верхних трофических уровней в экосистемах обусловлено наличием некоторой избыточной продукции на нижележащих уровнях. Представляет интерес вопрос о том, на что тратится энергия и вещество, поступающие в популяции организмов, и какая доля может перейти на следующий трофический уровень. Как видно из рис. 1.15, энергетический баланс популяции складывается из нескольких составляющих. Усвоенная из пищи часть энергии большей частью расходуется на дыхание, совершение работы и поддержание жизнедеятельности, некоторая часть идет на рост и размножение. Определенная доля энергии теряется при отмирании организмов, а также не усваивается из пищи.

В природе растения превращают в химическую энергию 1—2 % поглощенного света, хотя в оптимальных лабораторных условиях

эта величина может достигнуть 34 % [105]. Эффективность ассимиляции у растительноядных животных соответствует питательным свойствам их пищи, достигая 80 % при поедании семян, 30—60 % — травы и листьев и около 10 % — древесины. Эффективность ассимиляции у хищных видов составляет от 60 до 90 % потребленной пищи, причем она минимальна у видов, питающихся насекомыми с хитиновым покровом, и максимальна у видов, питающихся мясом и рыбой [122].

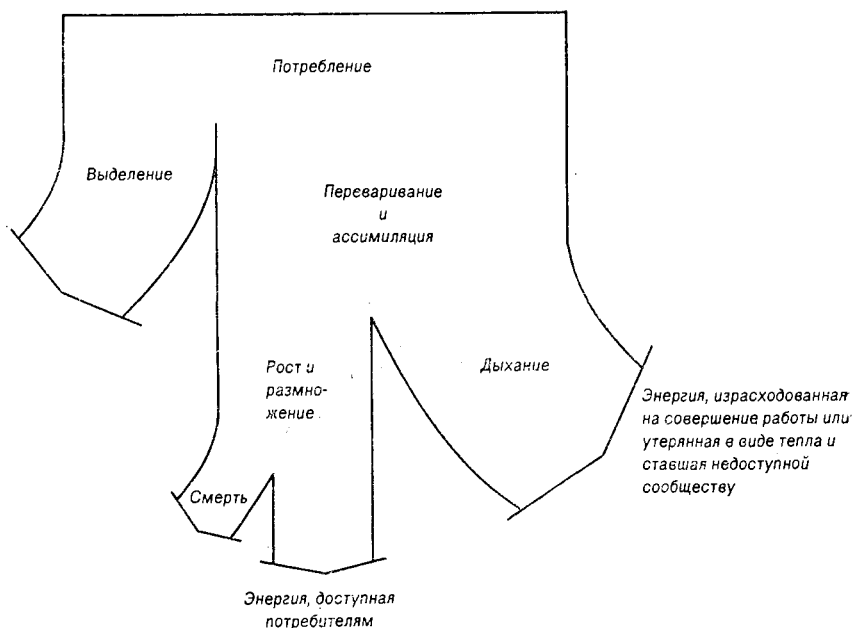


Рис. 1.15. Распределение энергии в пределах одного звена пищевой цепи [122].

Из ассимилированной энергии растения приблизительно 30—85 % расходуют на создание первичной продукции в виде органических веществ, остальная энергия тратится на дыхание. Эффективность чистой продукции живого вещества у животных находится в обратной зависимости от их активности. Деятельность, направленная на добычу пищи, поддержание существования, и продукция тепла у теплокровных животных требуют больших затрат энергии. У наземных теплокровных животных в состоянии активности эффективность чистой продукции низкая: у птиц и крупных млекопитающих менее 1 %, у мелких млекопитающих с высокой скоростью размножения — до 6 %. Менее подвижные холоднокровные животные, особенно водные, могут тратить до 75 % ассимилированной энергии на рост и размножение, что приближается к максимальной биохимической эффективности роста.

Учитывая затраты энергии на собственные нужды и неполное потребление наличных пищевых ресурсов, результирующий поток энергии, переходящий на следующий, более высокий трофический уровень, составляет в среднем около 10 % энергии, полученной данным уровнем [120, 122].

Таким образом, если изобразить энергию биомассы каждого трофического уровня в виде прямоугольника с шириной, пропорциональной энергии, то в случае последовательных трофических цепей уровней получим пирамиду, подобную представленной на рис. 1.16. Как видно из рисунка, на верхние трофические уровни

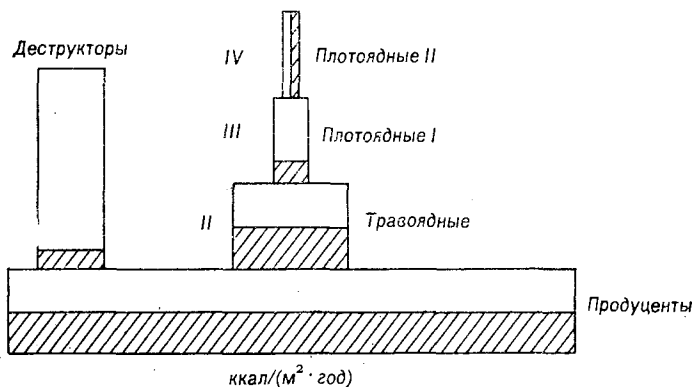


Рис. 1.16. Экологическая пирамида энергии (данные для 1 га нетронутой прерии) [105, 120].

Заштрихованные прямоугольники и числа в скобках обозначают чистую продукцию: продуценты — 20810 (8833), травоядные — 3368 (1478), плотоядные I — 388 (67), плотоядные II — 21 (6), деструкторы — 5060 (460).

переходят всего тысячные доли процента энергии зеленых растений.

Сравнение длины пищевых цепей в различных районах земного шара [176, 181] показало, что на разных широтах их длина приблизительно одинакова и число трофических уровней в среднем равно трем. Несмотря на относительное постоянство числа трофических уровней, количества энергии, протекающей через разные экологические системы, могут сильно различаться. Действительно, значения первичной продукции в разных наземных и водных экосистемах могут различаться более чем на пять порядков. Кроме того, существуют различия в эффективности передачи энергии с одного уровня на другой, причем, как отмечалось выше, эта эффективность гораздо ниже у теплокровных животных, чем у холоднокровных. Таким образом, нельзя сказать, что пищевые цепи в скудных наземных сообществах Арктики и Антарктики заметно короче, чем в случае высокопродуктивной тропической саванны или ассоциации рыб тропического кораллового рифа.

По-видимому, число пищевых цепей, реально существующих в экосистеме, и их максимальная длина связаны с проблемами устойчивости функционирования экосистем. В частности, удлинение трофической цепи вносит прогрессирующее запаздывание в отклик популяций верхних уровней на изменения, происходящие в нижних, что может привести к резким колебаниям численности видов в сообществе [33].

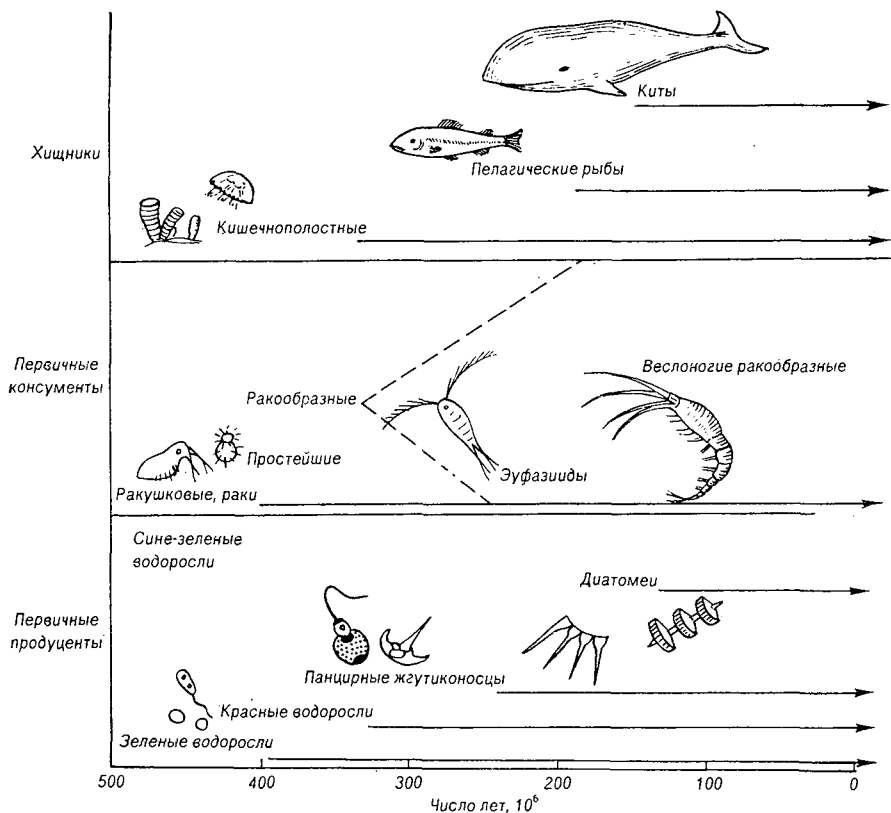


Рис. 1.17. Эволюция трех пищевых цепей в пелагиали океана от кембрийского периода до наших дней [278, 133].

Трофическая структура экосистем сложилась, по-видимому, на очень ранних стадиях существования жизни на Земле. В ископаемых остатках отчетливо просматривается разделение животных на растительноядных и хищных с соответствующей специализацией костей и зубов. Аналогичная картина наблюдалась и в океане (рис. 1.17). По мнению известного биогеографа Дарлингтона, «...ни земной шар, ни та или иная из его частей не были перенаселены в одну (биологическую) эпоху и пусты в другую и не было экологических ниш, которые долгое время оставались

незанятыми. Всегда существовали растительноядные и хищники, крупные формы и мелкие, и все они были представлены в определенных отношениях друг к другу. В ныне существующих фаунах наблюдается то же равновесие. Фауна каждого материка в общем соответствует его площади и климату и в каждой основной фауне наблюдается рациональное соотношение растительноядных, хищников и т. д. Это не может быть случайным» [58].

Закономерности, определяющие общее число видов в конкретных экосистемах, их распределение по трофическим уровням, относительное обилие видов внутри одного трофического уровня, вопросы устойчивости экосистем представляют собой интереснейшие и до конца не исследованные проблемы современной экологии. Многие из этих задач будут рассмотрены в следующих параграфах этой книги на примере математических моделей простых экосистем.

Глава 2

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОСТА ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

2.1. Простейшие уравнения роста популяции

Основой для моделирования экологических систем служат уравнения роста популяции особей одного вида. Первоначально размножение популяции описывалось уравнением Мальтуса [238], предполагающим неограниченный экспоненциальный рост численности популяции N при избытке пищи и отсутствии других ограничивающих факторов:

$$\frac{dN}{dt} = aN, \quad a > 0. \quad (2.1)$$

Уравнение (2.1) фактически описывает максимальную биологическую продуктивность вида и справедливо лишь для сравнительно коротких промежутков времени, когда ограниченность среды обитания еще не препятствует росту. В реальных условиях ни одна популяция не может полностью реализовать свой биологический потенциал, численность ее всегда ограничивается внешней средой; эти соображения привели к поиску более реалистичных выражений для скорости роста.

В развитии изолированной популяции существенную роль играют факторы, зависящие от плотности особей. Многие вновь складывающиеся популяции животных или растений, заселяющих ограниченное местообитание, имеют тенденцию вначале достигать высокой плотности, в результате чего резко усиливается внутривидовая борьба за пищу и пространство. Если регулирование численности в популяции происходит с запаздыванием (имеется промежуток времени между зарождением особи и ее вступлением в конкурентную борьбу), наблюдаются колебания численности, когда периоды перенаселения чередуются с периодами массового отмирания из-за нехватки пищи. Поскольку сильные колебания могут привести к гибели вида, естественный отбор способствует развитию биологических механизмов, уменьшающих запаздывание, т. е. при высокой численности развиваются физиологические состояния, уменьшающие скорость размножения; таким ограничивающим фактором, например для водных организмов, может оказаться накопление в среде продуктов жизнедеятельности самой популяции. К ограничивающим численность популяции факторам относится также недостаток ресурсов питания, пространства, освещения. В результате вместо экспоненциального роста числа особей, согласно уравнению (2.1), наблюдается динамика численно-

сти, описываемая сигмоидной (логистической) кривой с выходом популяции на некоторую максимальную численность, соответствующую «емкости» данной среды обитания. Экспериментальные кривые роста популяций различных видов организмов представлены на рис. 2.1.

Математическое описание S-образной кривой роста популяции впервые предложено в 1838 г. Ферхюльстом [322]. Он исходил из следующих предположений. На начальной стадии заселения новой

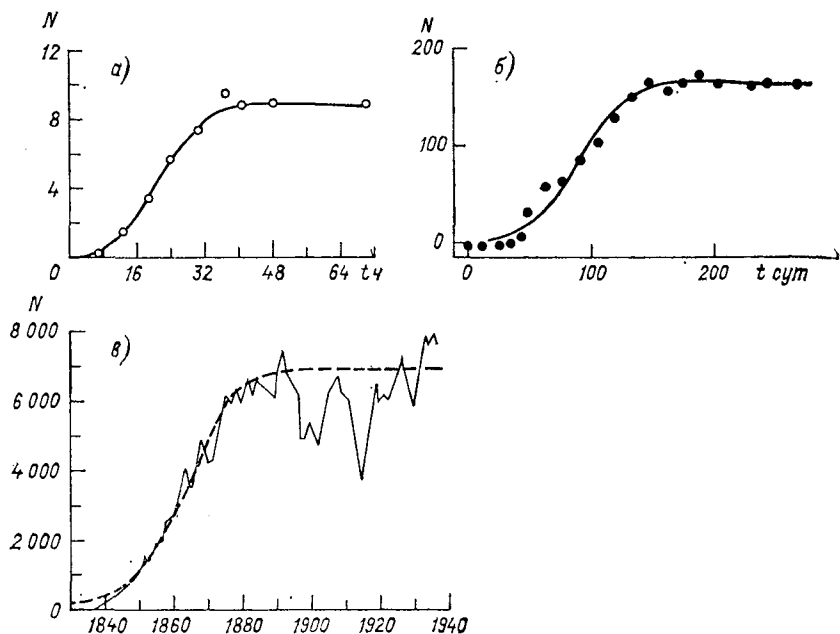


Рис. 2.1. Логистические кривые роста популяций некоторых организмов.

a — число особей дрожжей *Saccharomyces cerevisial* в 1/50 мм³; б — число взрослых особей зернового точильщика *Rhizopertha dominica*; в — число овец (тыс.) в популяции на юге Австралии (сплошная кривая — теоретическая кривая роста) [56].

среды скорость роста описывается уравнением (2.1), где параметр размножения a есть разность между рождаемостью b и смертностью d : $a = b - d$. Если $b > d$, то по истечении некоторого времени плотность популяции достигнет достаточно высокого уровня и обострившаяся борьба за выживание приведет к снижению скорости роста. Ферхюльст предположил, что если K — максимальная численность, которой может достигнуть данная популяция, то прирост популяции будет пропорционален неиспользованной части имеющихся в среде ресурсов, или соответственно разности между максимальной и имеющейся численностями ($K - N$). Уравнение роста при этом приобретает вид

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) N (K - N). \quad (2.2)$$

Интегрируя (2.2), получаем выражение для логистической кривой

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0) \exp[-(b - d)Kt]}, \quad (2.3)$$

где N_0 — начальная численность популяции.

Логистическая кривая роста (2.3) дает хорошее совпадение с экспериментальными данными, как приведенными на рис. 2.1, так и другими, обширный перечень которых приведен в работах [33, 96].

Прежде чем переходить к дальнейшему изложению теории, целесообразно остановиться более подробно на условиях применимости дифференциальных уравнений (2.1), (2.2) для описания роста популяций. Таких условий несколько. Во-первых, в моделях не учитываются индивидуальные различия особей одного вида, популяция представляется состоящей из одинаковых особей со средними характеристиками рождаемости и смертности, неизменными во времени ($b = \text{const}$, $d = \text{const}$), причем пространственное распределение особей считается однородным. Второе условие состоит в том, что размножение и смертность в популяции считаются происходящими непрерывно без временных сдвигов (запаздываний) между поколениями. Уравнения (2.1), (2.2) хорошо описывают рост бактерий, дрожжей, микроводорослей и других организмов, не обладающих возрастной структурой. В ряде случаев можно использовать логистическое уравнение и для описания популяций видов со сложным жизненным циклом, если при анализе данных производится усреднение по промежуткам времени, превышающим время генерации вида, а общая численность популяции достаточно велика (рис. 2.1, в). Третье условие применимости моделей динамики в дифференциальной форме — достаточно высокая численность популяции. Действительно, если число особей мало, усредненные характеристики вводить нельзя, необходимо учитывать дискретность популяции, т. е. использовать вероятностный подход.

Оценим на основе вероятностного подхода различия, получаемые при количественном описании динамики популяции детерминированным или стохастическим способами. В качестве примера рассмотрим стохастический аналог процесса роста популяции.

Обозначим через $P_n(t)$ вероятность того, что в момент t в популяции имеется ровно n индивидуумов. Пусть вероятность появления одного потомка у данного индивидуума за время dt равна βdt , для всей популяции эта вероятность равна $\beta n dt$ соответственно, $(1 - \beta n dt)$ есть вероятность того, что число особей не изменится за время dt .

Пусть число особей в момент t равно n . Тогда для интервала времени dt имеем [11]

$$P_n(t + dt) = P_{n-1}(t) \beta(n-1) dt + P_n(t) (1 - \beta n dt),$$

или

$$\frac{\partial P_n(t)}{\partial t} = P_{n-1}(t) \beta(n-1) - P_n(t) \beta n. \quad (2.4)$$

Если при $t=0$ в системе было n_0 индивидуумов, то

$$\frac{\partial P_{n_0}(t)}{\partial t} = -P_{n_0}(t)\beta n_0. \quad (2.5)$$

При этом $P_{n_0}(0) = 1$ и $P_n(0) = 0$ для $n > n_0$.

Интегрируя (2.5), получим

$$P_{n_0}(t) = e^{-\beta n_0 t}.$$

Подставляя выражение для $P_{n_0}(t)$ в (2.4), можем решить его для $n = n_0 + 1$, решение ищем в виде

$$P_{n_0+1}(t) = C_{n_0+1}(t) \exp[-\beta(n_0 + 1)t].$$

После нахождения $C_{n_0+1}(t)$ имеем

$$P_{n_0+1}(t) = n_0(e^{\beta t} - 1)e^{-\beta(n_0+1)t}. \quad (2.6)$$

Продолжая процедуру последовательного нахождения $P_{n_0+2}(t)$, $P_{n_0+3}(t)$ и т. д., для $P_n(t)$ получим общее выражение

$$P_n(t) = \frac{n_0(n_0 + 1) \dots (n-1)(e^{\beta t} - 1)^{n-n_0} e^{-\beta n t}}{1 \cdot 2 \dots (n-n_0)}, \quad (2.7)$$

откуда для среднего значения численности в момент t и среднеквадратического отклонения имеем

$$\begin{aligned} \sum_{n=n_0}^{\infty} P_n(t) &= 1, \\ \bar{n} &= \sum_{n=n_0}^{\infty} n P_n(t) = n_0 e^{\beta t}, \end{aligned} \quad (2.8)$$

$$\overline{(n - \bar{n})^2} = \sum_{n=n_0}^{\infty} (n - \bar{n})^2 P_n(t) = n_0 e^{2\beta t} (1 - e^{-\beta t}),$$

$$\sigma = \sqrt{\overline{(n - \bar{n})^2}} / \bar{n} = \sqrt{1 - \exp(-\beta t)} / \sqrt{n_0} \sim n_0^{-1/2}.$$

Таким образом, среднеквадратическое отклонение пропорционально $n_0^{-1/2}$, и при больших n_0 можно не учитывать различие между n и \bar{n} . Как видно из (2.8), $\bar{n}(t)$ описывает ту же динамику роста, которую дает уравнение (2.1), т. е. детерминированная модель адекватно отражает поведение популяции.

Использование детерминированных, а не стохастических моделей оправдано лишь тем, что в математическом отношении они удобнее. В настоящей книге мы будем использовать преимущественно детерминированное описание, не забывая об ограничениях, которые при этом принимаются.

2.2. Принцип Либиха

В природных условиях важнейшим фактором, ограничивающим рост популяций, является недостаток компонентов питания. Положение о необходимости определенных химических элементов для развития организмов было сформулировано немецким химиком Ю. Либихом в опубликованном им в 1840 г. труде «Химия в приложении к земледелию и физиологии» [91, 228]. Анализируя причины истощения почв при длительном выращивании сельскохозяйственных растений, определяя химический состав золы растений и почв, Либих пришел к выводу, что зола каждого вида растений всегда содержит определенные химические элементы, которые, кроме того, находятся в известных пропорциях. Либих обнаружил, что «полное развитие растения зависит от наличия определенных, постоянно встречающихся составных частей их золы. В случае полного отсутствия последних развитие растения ограничивается известным пределом, при недостатке их рост растения уменьшается». Для доказательства необходимости неорганических составных частей в процессе развития растений, Либихом и его сотрудниками были выполнены эксперименты с выращиванием растений на искусственных средах (песчано-гравийных или водных) с фиксированным содержанием зольных составных частей, а также с исключением отдельных элементов питания.

Либих указывал, что если в почве уже есть избыток какого-либо питательного вещества, то бесполезно пытаться поднять урожай, добавляя то же самое вещество, добавление же к почве отсутствующего или не находящегося в должном количестве элемента восстанавливает эффективность других элементов, и «...индивидуумы размножаются в той же пропорции, в какой возрастают условия, благоприятные для увеличения их числа».

Совокупность этих представлений получила в последующие годы название «принцип минимума» Либиха. В современной формулировке принцип Либиха утверждает, что скорость роста популяции определяется непосредственно не всеми элементами питания, а только тем из них, который находится в наибольшем относительном дефиците, т. е. в экологическом минимуме.

Принцип Либиха нашел широкое применение в математическом моделировании биологических сообществ, так как позволил значительно упростить и сократить запись уравнений роста, учитывая только один лимитирующий компонент питания и предполагая прямую пропорциональность скорости прироста биомассы концентрации этого элемента в среде.

При практическом использовании принципа Либиха важнейшим моментом является выявление лимитирующего элемента питания. Сам Либих определял лимитирующий элемент по соотношению между элементами в организме и в окружающей среде. Он отмечал, что «внесение удобрений действует наиболее благоприятно в том случае, если при их посредстве в почве устанавливается правильное соотношение питательных веществ (необходимых для

роста данной культуры), так как от этого соотношения зависит урожай. . . Относительные количества различных минеральных веществ, извлекаемых растениями из почвы, могут быть легко установлены путем анализа золы убранный урожай).

Например, по данным Либиха пшеница, картофель, овес и клевер дают соотношения важнейших минеральных веществ, приведенные в табл. 2.1 (содержание солей фосфорной кислоты принято за 1).

Таблица 2.1

Относительное содержание минеральных веществ в сельскохозяйственных культурах (по Ю. Либиху [91])

Культуры	Фосфорная кислота	Калий	Известь и магнeзия	Кремниевая кислота
Пшеница (зерно и солома)	1	2,0	0,7	5,7
Картофель (клубни)	1	3,2	0,48	0,4
Овес (зерно и солома)	1	2,1	1,03	5,0
Клевер	1	2,6	4,0	1,0
Среднее	1	2,5	1,5	3,0

Допустим, что в почве в доступном состоянии и необходимом количестве имеются все компоненты и только кремниевой кислоты в ней недостаточно. Если при этом на одну весовую часть фосфорной кислоты приходится 2,5 части доступной кремниевой кислоты, то недостаток последней скажется на урожае колосовых растений и не скажется на урожаях картофеля и клевера. Подобным же образом недостаток калия по отношению к другим компонентам питания едва ли окажет влияние на урожай пшеницы и овса, но снизит урожай картофеля.

Если почва может дать растениям на 10 % больше калия, извести, магнeзии и кремниевой кислоты, чем нужно для растений, то урожай от этого не будут выше, если же на таком поле будет увеличено количество фосфорной кислоты, то урожай будут расти до тех пор, пока между фосфорной кислотой и другими питательными веществами не создадутся правильные соотношения [91].

2.3. Формула Моно

В 1942 г. французский микробиолог Ж. Моно опубликовал фундаментальный труд «Исследования роста бактериальных культур» [258], в котором на основе большого экспериментального материала сформулировал математическое выражение, описывающее зависимость удельной скорости роста популяции μ от концентрации S лимитирующего рост субстрата:

$$\mu = \mu_{\max} S / (K + S), \quad (2.9)$$

где μ_{\max} — максимальная скорость роста; K — константа полунасыщения при лимитировании данным субстратом.

Формула (2.9) хорошо аппроксимирует экспериментальные данные по росту культур микроорганизмов во всей области концентраций лимитирующего субстрата от нуля до насыщения; на рис. 2.2 представлены данные Моно по росту культуры *Vacillus coli* на минеральной синтетической среде с маннитом и глюкозой в качестве лимитирующего углеродного источника питания.

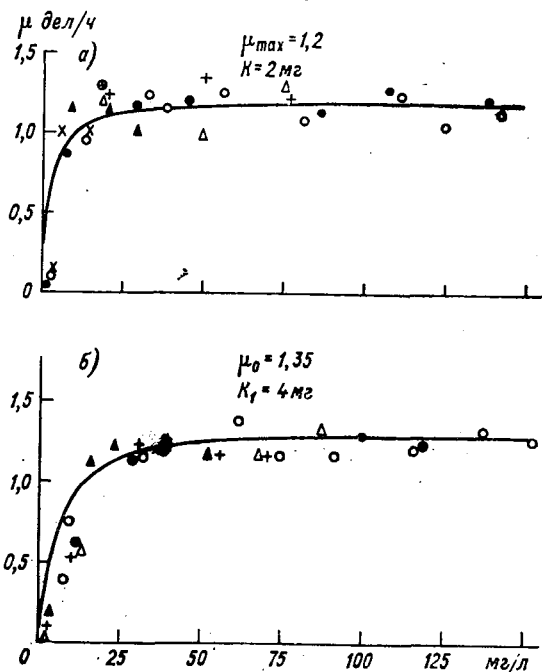


Рис. 2.2. Скорость размножения культуры *V. coli* на синтетической среде при различных факторах лимитирования.

а — маннит; б — глюкоза [258].

К настоящему времени предложено несколько теоретических механизмов, объясняющих зависимость скорости роста от концентрации субстрата в форме Моно. Для микроорганизмов, по-видимому, наиболее обоснованными являются представления биохимической кинетики, связанные с концепцией «узкого места» метаболизма. Живая клетка представляет собой строго сбалансированную систему ферментативных реакций, при этом общая скорость биосинтеза будет определяться реакцией, скорость которой ограничена недостатком субстрата в среде. В простейшем случае зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата описывается широко известной формулой Михаэлиса—Мен-

тен (см. п. 1.6), совпадающей с выражением (2.9), предложенным Моно.

Зависимость Моно оказывается в ряде случаев справедливой и при лимитировании пищей крупных организмов, например рыб. Так, В. С. Ивлевым [70] при изучении питания рыб экспериментально было получено соотношение между рационом (скоростью питания) r и концентрацией пищи в среде p

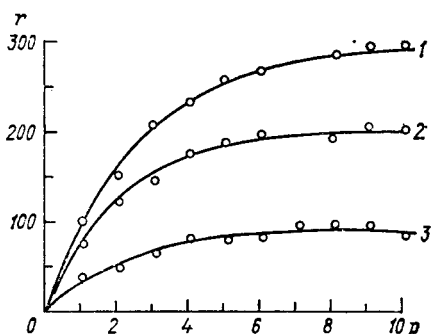
$$\frac{dr}{dp} = k(R - r),$$

где R — максимальный рацион; k — коэффициент пропорциональности. В общем случае интегрирование уравнения дает зависимость

$$r = R(1 - \exp(-kp)),$$

Рис. 2.3. Зависимость рациона (r) рыб от концентрации пищи в среде (p).

1 — карп, питающийся неживым кормом;
2 — вобла, питающаяся личинками хироно-
мид; 3 — укляя, питающаяся дафниями [70].



хорошо удовлетворяющую экспериментальным данным (рис. 2.3). Если концентрация пищи p в среде постоянна, то рацион определяется формулой $r = kRp/(1 + kp)$.

Применимость формулы Моно для описания роста животных теоретически обоснована Н. Рашевским [288], исходя из предположения об ограниченной вместимости пищеварительной системы организмов. Предположим, следуя Рашевскому, что скорость потребления пищевых частиц организмом пропорциональна, во-первых, их концентрации S в среде и, во-вторых, степени заполненности пищеварительной системы (ПС), определяемой выражением $(n_0 - X)/n_0$ (n_0 — максимальная вместимость ПС; X — наличное количество пищи в ПС). Будем считать также, что скорость освобождения ПС пропорциональна количеству в нем пищевых частиц. Тогда для количества пищевых частиц в ПС организма получим уравнение [11, 288]

$$\frac{dX}{dt} = \alpha S \left(1 - \frac{X}{n_0}\right) - \mu X, \quad (2.10)$$

где α , μ — постоянные коэффициенты.

Прирост численности популяции естественно считать пропорциональным общему количеству пищи в ПС популяции, т. е. величине

XN , где N — численность популяции. Считая, что смертность в популяции пропорциональна численности, получим уравнение

$$\frac{dN}{dt} = \gamma XN - \epsilon N, \quad (2.11)$$

где ϵ — коэффициент естественной смертности; γ — коэффициент усвоения пищи.

Время, в течение которого происходят значительные изменения численности популяции, как правило, значительно больше, чем время достижения стационарной заполненности ПС организмов при данной концентрации пищи. Поэтому, используя теорему А. Н. Тихонова, можно считать, что питание особей происходит в стационарном режиме и $dX/dt = 0$.

Отсюда

$$X = \frac{n_0 X}{S + \mu n_0 / \alpha},$$

и

$$\frac{dN}{dt} = -\epsilon N + \frac{\mu_{\max} S N}{K + S}, \quad (2.12)$$

где $\mu_{\max} = \gamma n_0$; $K = \mu n_0 / \alpha$.

Уравнение (2.12) с точностью до обозначений совпадает с формулой Моно (2.9) при учете в (2.9) потерь, связанных с отмиранием, дыханием, выделением метаболитов.

Широкая применимость формулы Моно для описания роста популяций самых различных организмов привела к тому, что уравнения роста, основанные на этой формуле, стали базовыми в математической экологии и используются с различными модификациями в большинстве теоретических работ, посвященных исследованию взаимодействия организмов со средой обитания, а также пищевым взаимодействиям между организмами разных трофических уровней.

Использование формулы Моно сыграло важную роль и в развитии кинетической микробиологии, поскольку появилась возможность оценки условий среды и сравнения свойств видов по экспериментально определяемым кинетическим параметрам K и μ_{\max} .

Экспериментальные значения кинетических параметров K и μ_{\max} получены для ряда видов микроорганизмов при лимитировании их роста различными элементами питания [178, 188]. На рис. 2.4 приведены кривые насыщения, экспериментально полученные для диатомовой водоросли *Diatoma elongatum* при лимитировании ее фосфатами и силикатами, а также соответствующие кривые обратных величин, позволяющих определять K и μ_{\max} (график Лайнуивера—Берка) [218]. Следует отметить, что кинетические параметры K и μ_{\max} отражают поведение популяции при лимитировании отдельным компонентом питания, но не характеризуют максимально возможной продуктивности вида. Так, для водоросли *Diatoma elongatum* (см. рис. 2.4) максимальные скорости роста, вычисленные по формуле Моно, оказываются различ-

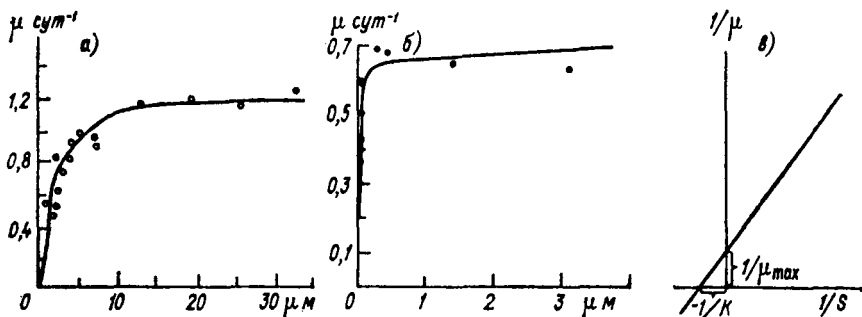


Рис. 2.4. Удельная скорость размножения водоросли *Diatoma elongatum* как функция содержания в среде фосфатов (а) и силикатов (б) и график Лайнувера—Берка для определения параметров уравнения Моно (в) [218].

ными и равными для фосфата $\mu_{\text{max}}(\text{P})=0,7$; для силиката $\mu_{\text{max}}(\text{Si})=1,23 \text{ сут}^{-1}$. Значения K и μ_{max} зависят также от конкретной химической формы лимитирующего компонента питания. Например, для диатомеи *Skeletonema costatum* константы полунасыщения при лимитировании нитратным и аммонийным азотом резко отличаются и составляют соответственно 7 и 50 мкг/л (при пересчете на азот) [178]. В опытах Моно по росту культуры *V. coli* на различных источниках углеродного питания также были зафиксированы различия как в максимальных скоростях роста, так и в константах полунасыщения, что хорошо видно из рис. 2.2.

В общем случае необходимо определение кинетических характеристик для каждой из основных форм лимитирующего элемента питания.

2.4. Замкнутая система и хемостат

Используя «принцип минимума» Либиха и формулу Моно, динамику биомассы M изолированной популяции можно описать уравнением

$$\frac{dM}{dt} = -\epsilon M + \mu_{\text{max}} \frac{MS}{K+S}, \quad (2.13)$$

где ϵ — коэффициент смертности и метаболических потерь.

Уравнение роста (2.13) содержит две переменные — биомассу и концентрацию в среде лимитирующего ресурса питания S . Очевидно, что для замыкания системы уравнение (2.13) необходимо дополнить уравнением, описывающим динамику лимитирующего биогена.

В данной книге в основном будут рассматриваться два типа моделей — экосистемы с замкнутым круговоротом лимитирующего биогенного элемента, а также экосистемы с постоянной скоростью протока питательных веществ через систему, так называемые проточные (хемостатные) системы.

В системе с замкнутым круговоротом лимитирующего элемента (система с консервативным ресурсом) величина S определяется из уравнения сохранения общего запаса лимитирующего элемента в системе. В простейшем случае динамика одной популяции в замкнутой системе описывается уравнениями (2.13) и

$$M + S = M_{\Sigma}, \quad (2.14)$$

где M — биомасса популяции, выраженная в единицах содержания лимитирующего элемента питания; S — концентрация этого элемента в среде; M_{Σ} — общее содержание элемента в системе.

Использование алгебраического закона сохранения вещества в математических моделях экосистем позволяет записывать замкнутые системы уравнений и проводить достаточно глубокий анализ возможных динамических режимов. В нашей стране широкие теоретические исследования экосистем с замкнутым круговоротом лимитирующих элементов питания проводятся в Московском государственном университете с начала 1970-х годов В. В. Алексеевым и его учениками [10, 11, 62]. Возможности конструктивного анализа моделей экосистем с консервативным ресурсом будут продемонстрированы в последующих главах книги.

Обсудим вопрос, насколько реалистично использование уравнения сохранения элемента для описания экосистемы. Как было подробно рассмотрено в гл. 1, само существование и функционирование природной экосистемы построено по принципу замыкания круговорота биогенных элементов, поэтому в среднем в длительно существующей экосистеме содержание всех элементов поддерживается на постоянном уровне. Временная задержка в разложении органических остатков до минеральных компонент в естественных экосистемах компенсируется наличием двух фондов элемента — обменного и запасного (буферного). Буферный фонд находится в равновесии с обменным, поглощая переработанные отходы и возвращая в среду эквивалентное количество минеральных компонент из ранее поступивших органических остатков. При этом в обменном фонде элемента количество его остается приблизительно постоянным. Примерами запасных фондов являются донные отложения в водоемах, листовая опад в лесах и т. д. В искусственных экосистемах замкнутая циркуляция вещества может осуществляться путем принудительной быстрой регенерации ресурса, например, химическим путем (в системах космического жизнеобеспечения).

Нетрудно показать, что система уравнений (2.13), (2.14) дает кривую роста популяции, практически совпадающую с логистической кривой. Система имеет два стационарных состояния, причем нетривиальное определяется формулами

$$\bar{S} = \frac{\varepsilon K}{\mu_m - \varepsilon} = M_{\text{кр}}; \quad \bar{M} = M_{\Sigma} - M_{\text{кр}} \quad (2.15)$$

и устойчиво при $M_{\Sigma} > M_{\text{кр}}$. Если запас элемента в системе M_{Σ}

меньше $M_{кр}$, то устойчивым становится нулевое положение равновесия, популяция вымирает.

Начиная с 1950-х годов в экспериментальных исследованиях и в микробиологической промышленности широкое распространение получило культивирование микроорганизмов в системах с постоянным протоком — хемостатах. Хемостат был предложен в 1950 г. Ж. Моно и позволял избавиться от обычного для непроточного способа культивирования чрезмерного накопления продуктов метаболизма в среде [259]. Принципиальная схема хемостата показана на рис. 2.5. Теория хемостата была разработана в работах Моно, Новика, Сцилларда и др. [259, 269, 241]. Хемостаты оказались чрезвычайно удобными как для экспериментальных, так и для теоретических исследований процессов в экосистемах. Популяции микроорганизмов в хемостатах имеют высокие численности, что позволяет применять аппарат дифференциальных уравнений для их описания. Кроме того, в большинстве случаев можно пренебрегать возрастной структурой популяций, эффектами запаздывания, а пространственное распределение считать однородным. Все эти

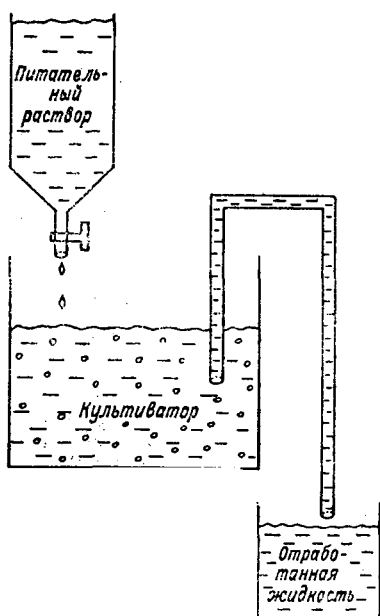


Рис. 2.5. Принципиальная схема хемостата-аппарата для непрерывного культивирования микроорганизмов [259].

факторы, а также возможность достаточно точного воспроизведения результатов экспериментов позволили построить достаточно надежный и экспериментально проверенный математический аппарат для описания экосистем в проточных условиях.

Динамика биомассы популяции и концентрации лимитирующего элемента в среде для проточной системы описывается дифференциальными уравнениями

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= -DM + \frac{\mu_m SM}{K+S}, \\ \frac{dS}{dt} &= D(S^0 - S) - \mu_m SM/(K+S), \end{aligned} \quad (2.16)$$

где D — скорость протока, S^0 — концентрация лимитирующего биогена на входе системы.

На основании закона сохранения вещества, протекающего через систему, нетрудно видеть, что в равновесном режиме суммарное количество свободного и связанного в организмах химического

элемента должно быть равно его концентрации в поступающем на вход системы потоке биогенного элемента. Действительно, сложив уравнения (2.16) и проинтегрировав полученную сумму, получим соотношение

$$S(t) = S^0 - M + C \exp(-Dt), \quad (2.17)$$

$$C = S(0) - S^0 + M(0),$$

где $S(0)$, $M(0)$ — соответственно концентрация лимитирующего элемента и биомасса популяции в начальный момент времени.

После затухания экспоненциального члена выражение (2.17) полностью совпадает с уравнением сохранения (2.14) при $M_{\Sigma} = S^0$. Система уравнений (2.16) имеет состояние нетривиального равновесия, стационарные значения переменных выражаются формулами (2.15) при $\varepsilon = D$. Таким образом, проточная система имеет те же состояния равновесия, что и замкнутая система с запасом лимитирующего элемента питания $M_{\Sigma} = S^0$.

С математической точки зрения исследование замкнутых экосистем проще, поэтому моделирование, как правило, будет проводиться на примерах замкнутых систем с учетом того, что различия в поведении замкнутых и проточных систем могут проявляться лишь в неравновесных режимах.

2.5. «Принцип минимума» и смена факторов, лимитирующих рост популяции

Использование в математических моделях зависимости скорости роста популяции как функции одного элемента питания $\mu(S)$ допустимо только для систем с установившимся характером лимитирования. Между тем, смена факторов лимитирования встречается повсеместно и представляет как теоретический, так и важный практический интерес в микробиологическом производстве, аквакультуре, в исследованиях изменений экосистем при антропогенном воздействии.

Наиболее четко смену лимитирования можно проследить в хемостате, используя так называемый эффект аутостабилизации лимитирующего фактора [59]. Возвращаясь к формулам (2.15), легко заметить, что при выращивании популяции в хемостате, концентрация лимитирующего субстрата устанавливается на постоянном уровне ($\bar{S} = \text{const}$) независимо от его концентрации на входе хемостата (S^0). Биомасса же популяции прямо пропорциональна поступлению субстрата на вход хемостата: $\bar{M} = S^0 - \bar{S}$; экспериментальные данные, подтверждающие это явление, представлены на рис. 2.6.

Смена лимитирующих факторов в процессе роста популяции наглядно продемонстрирована в работе [109] на примере наблюдений за культурой дрожжей *Candida tropicalis*, результаты ко-

торых представлены на рис. 2.7. Первоначально популяция находилась в режиме голодания по глюкозе. В момент t_0 в среду добавили глюкозу в концентрации 2 г/л. Увеличение скорости роста биомассы в конечном счете вывело культуру в зону лимитирования недостатком растворенного кислорода, как видно из рис. 2.7б (участок 4, время то 35 до 85 мин), который стабилизировался вблизи нулевого уровня. Продолжительность участка лимитирования кислородом и линейного роста культуры определялась количеством добавленной глюкозы — при добавке в изначальную

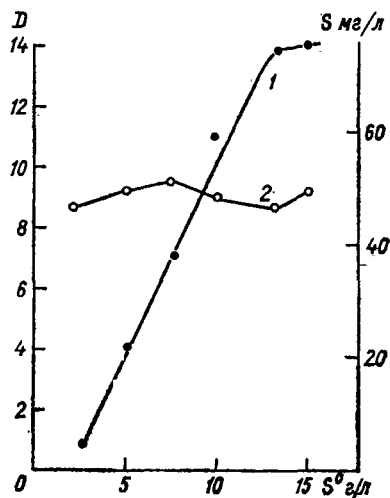


Рис. 2.6. Эффект аутостабилизации концентрации метанола (S), лимитирующего рост популяции псевдомонад в проточной культуре при скорости протока $D' = 0,35 \text{ ч}^{-1}$.

1 — концентрация биомассы; 2 — концентрация метанола в среде; S^0 — концентрация метанола в подаваемом в культиватор растворе; D — оптическая плотность культуры.

культуру меньших количеств глюкозы длительность фазы лимитирования кислородом значительно сокращалась. В дальнейшем, при переходе на другой лимитирующий фактор (участки 5, 6; $t > 85$ мин) — глюкозу, концентрация кислорода вновь резко возрастала, т. е. аутостабилизация этого фактора прекращалась. Резкое увеличение уровня прежнего лимитирующего фактора при

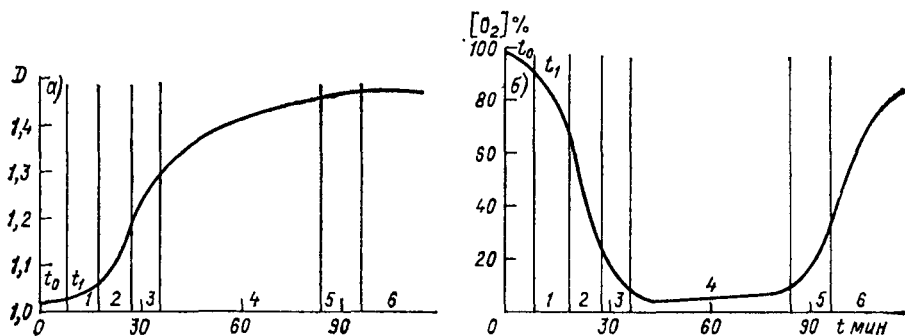


Рис. 2.7. Аутостабилизация содержания растворенного кислорода при лимитировании роста дрожжевой популяции концентрацией биомассы (а) и содержанием растворенного кислорода (б).

t_0 — момент добавления глюкозы; 1, ..., 6 — фазы лимитирования; D — оптическая плотность [109].

его смене другим является общим свойством как периодических (непроточных), так и хеMOSTатных культур.

Существует несколько различных подходов к теоретическому описанию механизма смены факторов, лимитирующих рост популяции. Наиболее распространенными являются модели с жестким переключением, когда предполагается строгое выполнение положения о контроле роста только одним элементом питания в любой момент времени. Среди моделей этого типа можно отметить два варианта определения момента смены лимитирования.

Первый вариант основан на представлениях об «узком месте» метаболизма: лимитирующим считается элемент питания, даю-

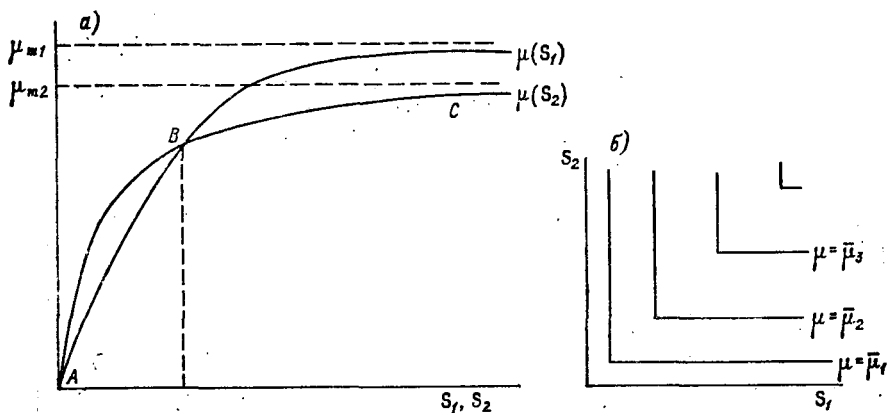


Рис. 2.8. Кривые Моно $\mu_i = \mu_{m_i} S_i / (K_i + S_i)$ для удельной скорости роста μ_i ($i = 1, 2$) при лимитировании роста популяции субстратами S_1, S_2 (а) и изолинии скорости роста для случая жесткого переключения по лимитированию (б) [315].

щий наименьшую скорость роста популяции. Например, для модели Моно смена лимитирующего элемента питания S_1 на S_2 записывается следующим образом [2, 3, 72]:

$$\mu = \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}, \quad \text{если } \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1} < \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2}, \quad (2.18)$$

$$\mu = \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2}, \quad \text{если } \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2} \leq \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}.$$

Графическое определение лимитирующего элемента в этом варианте представлено на рис. 2.8а. Из математической формы функций $\mu(S_1)$ и $\mu(S_2)$ следует, что смена лимитирования может происходить только при неравенстве максимальных скоростей роста: $\mu_{m_1} \neq \mu_{m_2}$. На рис. 2.8б представлено семейство изолиний скорости роста популяции, потребляющей два потенциально лимитирующих элемента питания S_1 и S_2 , для модели (2.18).

Во втором варианте для описания смены лимитирования используется способ, предложенный Либихом: лимитирующим является элемент питания, для которого отношение «концентрация в среде/концентрация в организме» оказывается наименьшим по сравнению с другими незаменимыми компонентами питания. Смена лимитирования в этом варианте записывается следующим образом:

$$\mu = \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}, \quad \text{если } \frac{S_1}{\alpha_1} < \frac{S_2}{\alpha_2}, \quad (2.19)$$

$$\mu = \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2}, \quad \text{если } \frac{S_2}{\alpha_2} < \frac{S_1}{\alpha_1},$$

где α_1, α_2 — удельное содержание первого и второго элементов в организмах популяции соответственно.

Различия в описанных способах (2.18) и (2.19) определения лимитирующих элементов удобно показать, рассмотрев динамику популяции в замкнутой экосистеме при наличии двух потенциально лимитирующих элементов питания.

Система уравнений модели с переключением в форме (2.18) (по скорости роста) имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= M(-e + \mu), \\ \mu &= \min\left(\frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1}; \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2}\right), \end{aligned} \quad (2.20)$$

$$S_1 + \alpha_1 M = S_1^0,$$

$$S_2 + \alpha_2 M = S_2^0,$$

где α_1, α_2 определяют содержание химических элементов в биомассе M .

Уравнения модели с переключением в форме (2.19) (по соотношению элементов) имеют вид [9, 24]

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= -eM + M \left\{ \frac{\mu_{m_1} S_1}{K_1 + S_1} \cdot \frac{1}{2} \left[1 + \operatorname{sign}\left(\frac{S_2}{\alpha_2} - \frac{S_1}{\alpha_1}\right) \right] + \right. \\ &\quad \left. + \frac{\mu_{m_2} S_2}{K_2 + S_2} \cdot \frac{1}{2} \left[1 + \operatorname{sign}\left(\frac{S_1}{\alpha_1} - \frac{S_2}{\alpha_2}\right) \right] \right\}, \end{aligned} \quad (2.21)$$

$$S_1 + \alpha_1 M = S_1^0,$$

$$S_2 + \alpha_2 M = S_2^0.$$

Результаты исследования динамики и стационарных состояний моделей (2.20) и (2.21) представлены на рис. 2.9 а, в, д и 2.9 б, г, д соответственно. На рис. 2.9 а, б показаны линии смены лимитирования на плоскости концентраций (S_1, S_2) элементов

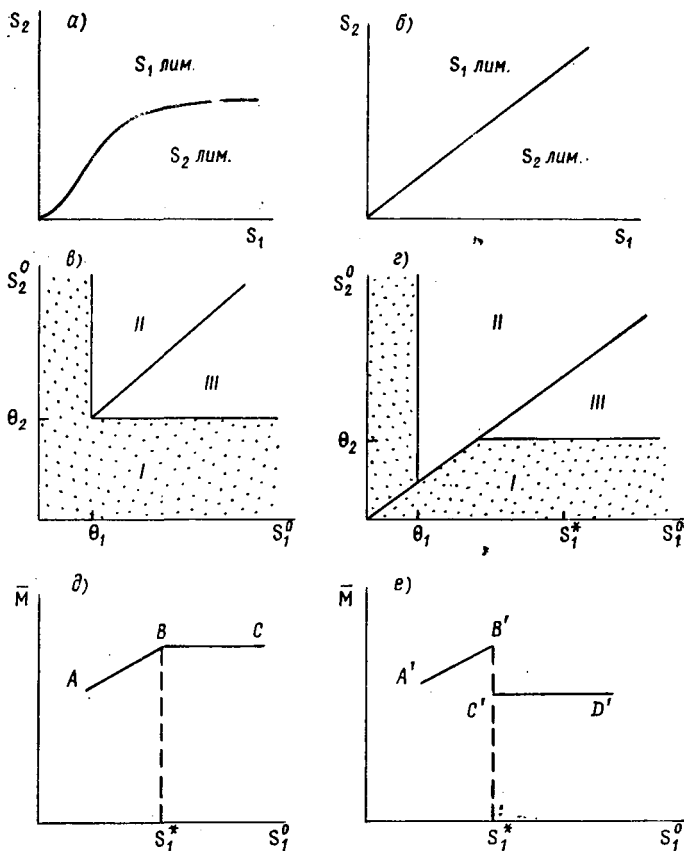


Рис. 2.9. Сравнение модели (2.20) с переключением по соотношению элементов питания и модели (2.21) с переключением по скорости роста.

в среде. В модели с лимитированием по скорости роста (2.20) граница имеет вид кривой

$$S_2 = \mu_{m_1} S_1 K_2 / [K_1 \mu_{m_2} + S_1 (\mu_{m_2} - \mu_{m_1})]$$

$$(\mu_2 > \mu_1),$$

ниже которой лимитирующим элементом является S_2 , выше — S_1 . В модели (2.21) с лимитированием по соотношению элементов границей является прямая

$$S_2 = \frac{\alpha_2}{\alpha_1} S_1,$$

ниже которой лимитирующим оказывается S_2 , выше — S_1 .

На рис. 2.9 *в, г* показаны области стационарных состояний

с определенными типами лимитирования в зависимости от запасов биогенных элементов (S_1^0 , S_2^0). Для обеих моделей на плоскости (S_1^0 , S_2^0) выделяются три области: I — область вымирания популяции; II — область, где в стационарном состоянии популяция лимитируется элементом S_1 ; III — область лимитирования элементом S_2 . Однако форма границ областей заметно различается.

На рис. 2.9 *д, е* показаны изменения стационарных значений биомассы \bar{M} популяции при переходе через линию смены лимитирующего фактора, причем стационарное значение биомассы \bar{M} в модели (2.20) остается непрерывным, а в модели (2.21) испытывает скачок. Различия, выявленные при сравнении моделей (2.20), (2.21), можно использовать для экспериментальной проверки реалистичности предложенных двух механизмов смены лимитирования. Так, вопрос о возможности скачкообразного изменения стационарной плотности популяции при переходе через линию смены лимитирования (см. рис. 2.9 *д, е*) был специально изучен Н. В. Мурзиным в экспериментах с лимитированием культуры микроводоросли *Chlorella sp.* фосфатами и нитратами [23]. Эксперименты проводились на полунепрерывной культуре в условиях оптимального освещения, барботирования и снабжения CO_2 . Все минеральные компоненты среды, кроме фосфатов и нитратов, соответствовали стандартной среде Тамия. Эксперимент заключался в снятии зависимости стационарной концентрации биомассы в культиваторе от концентрации на входе одного из биогенов, например фосфора $[P]^0$, при фиксированном значении концентрации второго элемента — азота, причем концентрации обоих биогенов находились вблизи зоны смены лимитирования. Если смена лимитирования действительно определяется по скорости роста (механизм (2.18)), то стационарная биомасса \bar{M} останется непрерывной функцией, если же механизм переключения основан на соотношении элементов (2.19), то для \bar{M} будет наблюдаться скачок. На рис. 2.10 *а*, аналогичном рис. 2.9 *д, е*, представлены экспериментальные значения стационарных биомасс клеток *Chlorella sp.* (млн кл/мл) при фиксированной подаче азота на вход ($[N]^0 = 136$ мг/л) и концентрациях фосфора на входе в диапазоне 0,5—25 мг/л. В зоне $[P]^0 = 4,6—9,2$ мг/л наблюдался ясно выраженный скачок \bar{M} , достигающий значений $\Delta M = 59 \pm \pm 11$ млн кл/мл. Численные значения стационарных биомасс, полученные в ходе всех экспериментов, представлены на рис. 2.10 *б* для разных сочетаний концентраций азота и фосфора на входе. Вычисленная по значению скачка разность максимальных скоростей роста культуры при азотном и фосфорном лимитировании составляет $\mu_m(N)/\mu_m(P) = 2,08 \dots 2,84$.

Таким образом, модель (2.19), предложенная В. В. Алексеевым и совпадающая с представлениями Либиха (см. п. 2.2), более корректно описывает механизм жесткой смены лимитирования, чем модель (2.18).

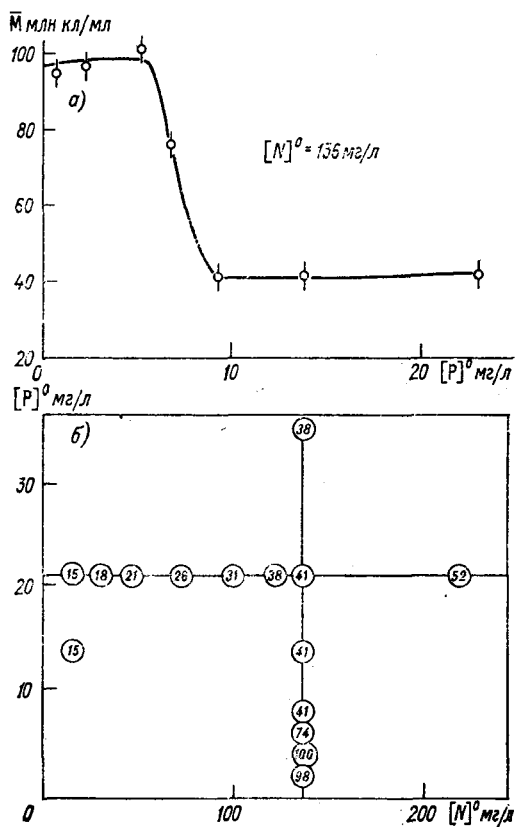


Рис. 2.10. Экспериментальная проверка моделей (2.18), (2.19).

a — зависимость стационарной плотности \bar{M} культуры хлореллы от концентрации фосфора $[P]^0$ в поступающем питательном растворе при фиксированной концентрации нитратного азота $[N]^0 = 136$ мг/л; *b* — значения стационарной плотности культуры хлореллы (числа в кружках — число клеток, млн/мл) при разных соотношениях фосфатов и нитратов в поступающем питательном растворе; выбранные значения $[P]^0$ и $[N]^0$ соответствуют границам смены фактора лимитирования [23].

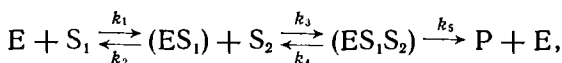
Биохимической интерпретацией моделей с жесткой сменой лимитирования может служить представление о двух «невзаимодействующих субстратах», т. е. веществах, участвующих в различных биохимических циклах организма и не имеющих непосредственно общих промежуточных или конечных продуктов реакций. Скорость роста в этом случае определяется концентрацией в среде наиболее дефицитного субстрата.

Наряду со случаями жесткой смены контролирующих рост факторов возможны ситуации, когда два субстрата (или физиче-

ских фактора), присутствующих в количествах, далеких от насыщения, могут одновременно лимитировать рост популяции.

Примерами могут служить случаи одновременного контролирования роста химическим элементом и каким-либо физическим фактором — температурой, освещенностью, рН среды [92] а также ситуации, когда лимитирующие вещества участвуют в ферментативных реакциях в качестве пар: субстрат — кофактор, субстрат — субстрат (бисубстратные реакции).

Простейшая последовательность биохимических реакций, приводящая к мультипликативной зависимости выхода продукта от концентраций веществ S_1 и S_2 , имеет вид [89, 101]



где E — фермент, S_1 — кофактор, S_2 — субстрат, P — продукт. Скорость образования продукта P в этом случае аппроксимируется формулой

$$\mu = \mu_m \frac{S_1 S_2}{K_1 S_1 + K_2 S_2 + S_1 S_2 + \alpha K_1 K_2}, \quad (2.22)$$

где $K_1 = (k_4 + k_5)/k_3$; $K_2 = k_5/k_1$; $\mu_m = k_5 E_0$; $\alpha = k_2/k_5$. В математических моделях нередко также используется упрощенное эмпирическое выражение [168, 306]

$$\mu = \mu_m \frac{S_1}{K_1 + S_1} \frac{S_2}{K_2 + S_2}. \quad (2.22')$$

Распространенным примером двойного лимитирования у аэробных микроорганизмов может служить одновременное лимитирование субстратом и кислородом. Так, в экспериментах [114] при выращивании в хемостате культуры метанолюкисляющих дрожжей *Candida boidinii* устанавливалось одновременное лимитирование растворенным кислородом и субстратом — метанолом. «Узкое место» в цепи биохимических реакций соответствовало механизму (2.22) с образованием тройного комплекса «фермент — субстрат — окислитель», который далее распадается с образованием продуктов, свободного фермента и восстановленной формы продуктов дыхательной цепи. Между стационарными концентрациями растворенного кислорода (\bar{C}) и метанола (\bar{S}) экспериментально наблюдалась четкая гиперболическая зависимость (рис. 2.11), при этом аутостабилизированным оказывалось произведение $\bar{C}\bar{S} = \text{const}$. Зависимость (2.22) в этом случае приобретает вид

$$\mu = \mu_m \frac{SC}{K_{SC} + SC}. \quad (2.23)$$

Мультипликативное лимитирование было получено в опытах с хемостатной культурой *Candida utilis* в зависимости от концентраций глицерола и растворенного кислорода [295], в экспериментах по определению оптимальных толщин микробных пленок в ферментерах с лимитированием микроорганизмов глюкозой и кислородом

[207], при изучении зависимости роста молочнокислых бактерий *Lactobacillus casei* с лимитированием глюкозой и рибофлавином [248] и в ряде других работ.

Семейство изолиний скорости роста, рассчитанных по формуле (2.22), показано на рис. 2.12. В отличие от семейства изолиний

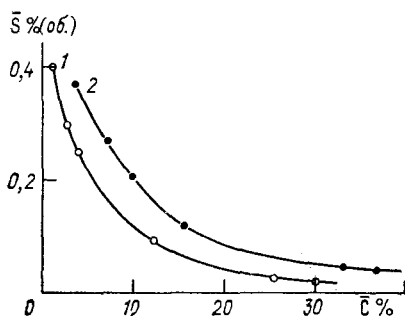


Рис. 2.11. Взаимозависимость концентрации метанола (\bar{S}) и содержания растворенного кислорода (\bar{C}) в культуре *Candida boidinii* при одновременном (мультипликативном) лимитировании метанолом и кислородом [114].

Кривые 1 и 2 соответствуют разным скоростям потока.

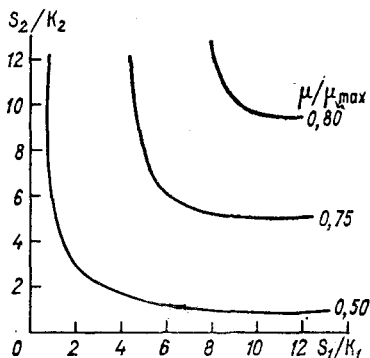


Рис. 2.12. Изолинии скорости роста популяции μ/μ_{\max} как функции концентраций двух лимитирующих субстратов S_1 и S_2 (по модели (2.22) с мультипликативным лимитированием).

при жесткой смене лимитирования (рис. 2.8 б), при мультипликативном лимитировании изолинии оказываются криволинейными и могут, кроме того, приобретать более сложный вид, чем показано на рис. 2.12, т. е. иметь горбы, впадины, различные искривления за счет сильного взаимодействия субстратов. По-видимому, было бы полезно получить экспериментальные «карты» изолиний для различных пар веществ, однако решение этой задачи сопряжено со значительными техническими трудностями [168, 180].

2.6. Потребление взаимозаменяемых компонентов питания

В предыдущем параграфе рассматривались вопросы моделирования динамики популяции при потреблении взаимозаменяемых элементов питания, удовлетворяющих разные элементарные потребности организмов. В естественных условиях один и тот же химический элемент, необходимый для питания живых организмов, может находиться в нескольких физико-химических формах. Различные соединения, удовлетворяющие одну и ту же элементарную потребность организма, будем называть взаимозаменяемыми

мыми компонентами питания. Например, потребность в углеводе удовлетворяется организмами путем поглощения множества органических соединений, потребность в фосфоре — фосфатами и органическими соединениями фосфора, и т. п. При дефиците некоторых элементов питания они могут частично заменяться в организме другими элементами, близкими по свойствам, например, кальций — стронцием, калий — цезием, эти элементы также можно рассматривать как взаимозаменяемые.

Анализ данных наблюдений за потреблением взаимозаменяемых компонентов пищи организмами дает возможность заключить, что практически для всех живых организмов, начиная с простейших и кончая высшими, характерно явление избирательности потребления из смеси определенных пищевых составляющих. Явление избирательности не ограничивается, однако, частичной дискриминацией отдельных химических соединений, нередко наблюдается предельная форма дискриминации — так называемая полиауксия, когда потребление субстратов происходит не одновременно, а последовательно [108, 258]. На рис. 2.13 представлены примеры по-

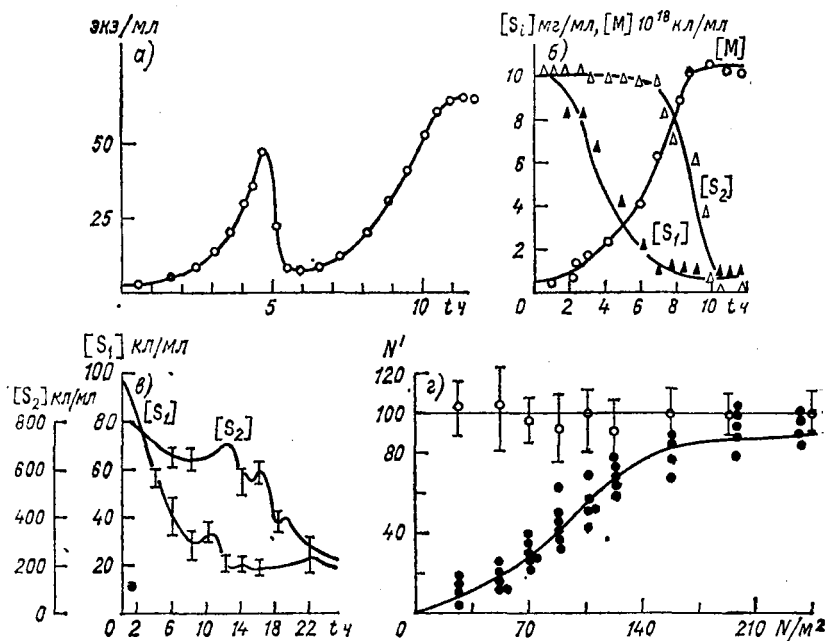


Рис. 2.13. Примеры избирательности в потреблении взаимозаменяемых форм питания.

а — рост культуры *Bacillus cereus* на синтетической среде с источником углерода в виде смеси сахарозы и декстрина [258]; б — потребление фруктозы (S_1) и глюкозы (S_2) популяцией *Bacillus cereus* с биомассой M [328]; в — выедание веслоногим рачком *Acartia clausi* Ziesbr крупных (S_1) и мелких (S_2) микроводорослей с начальной биомассой каждого вида 1 г/м³ [113]; г — влияние количества предпочтительной пищи (число N коконов *N. sertifer*) на ее потребление N' (число съеденных коконов) хомячком *Peromyscus leucopus* (альтернативная пища — галеты); прямая — общее количество съеденной пищи [205].

лиауксии для различных видов организмов. В периодической культуре *Bacillus subtilis* в качестве источника углерода использовалась сначала сахароза, затем декстрин (см. рис. 2.13 а) [258]. Результаты более современного опыта с хеостатной культурой *Bacillus cereus* представлены на рис. 2.13 б; отчетливо видно, что вначале культурой потребляется фруктоза, а затем при ее недостатке — глюкоза [328]. Сходные явления наблюдаются у более крупных организмов при переключении их на наиболее доступный и легко усваиваемый вид пищи. На рис. 2.13 в изображено потребление веслоногим рачком *Acartia clausi* Ziesbr. двух разноразмерных видов микроводорослей — крупной *Prorocentrum micans* (10^{-4} мг/экз.) и мелкой *Exuviaella cordata* (10^{-6} мг/экз.) [113]. При одинаковой начальной биомассе водорослей и численном преобладании мелкой формы рачком потреблялся вначале более крупный вид водорослей, обеспечивающий пищевые потребности при наименьших энергетических затратах на захват пищи. Рисунок 2.13 г отражает результаты опыта Холлинга с поеданием белоногим хомячком *Peromyscus leucopus* двух видов пищи — коконов жука-пилильщика и собачьих галет [205]. С увеличением количества более предпочтительной пищи — коконов, увеличивается и их потребление вплоть до полного исчезновения из рациона альтернативной пищи — галет.

Явление полиауксии наблюдается, когда концентрации взаимозаменяемых компонентов питания в среде достаточно велики, и позволяет вследствие специализации обеспечивать потребности организмов наиболее энергетически выгодным способом. Если содержание в среде всех форм питания мало, то специализация становится невыгодной и потребляются все имеющиеся формы одновременно, хотя и с некоторой степенью дискриминации «неудобных» соединений. Конкретные механизмы переключений по питанию у разных организмов могут быть самыми разнообразными. У микроорганизмов использование одного субстрата может быть ингибировано другим [108, 110, 155], для более сложных организмов большое значение приобретают зрительные пищевые ассоциации.

Математическому моделированию потребления взаимозаменяемых компонентов питания организмами посвящено сравнительно немного работ. Среди отечественных работ наибольшее распространение имеет модель, описанная в работах [2, 3]. В основу модели положено простейшее предположение об одновременном независимом потреблении популяцией всех имеющихся в среде взаимозаменяемых форм питания. Результирующая удельная скорость роста популяции считалась равной сумме скоростей роста, достигаемых на каждом из субстратов в отдельности:

$$\mu(S_1, S_2, \dots, S_n) = \sum_{j=1}^n \frac{\hat{\mu}_j S_j}{K_j + S_j}, \quad (2.24)$$

где $\hat{\mu}_j$ — максимальная скорость роста на j -м субстрате; S_j —

концентрация j -го субстрата в среде; K_j — константа насыщения по j -му субстрату. Как видно из (2.24), модель принципиально не учитывает явление полиауксии. Кроме того, с ростом числа субстратов, очевидно, общая скорость роста популяции должна все время возрастать и какие-либо ограничения на ее значение в модели могут быть введены лишь искусственно. Таким образом, возможность использования модели (2.24) ограничена случаем низких концентраций взаимозаменяемых компонентов питания в среде.

Более сложное описание динамики роста микроорганизмов на смешанных субстратах было предложено в [328]. Авторы также предполагали параллельное потребление всех имеющихся в наличии субстратов, однако при этом учитывалась возможность ингибирующего эффекта, оказываемого присутствием в среде одного субстрата на потребление другого. Предполагалось, что взаимное влияние субстратов происходило по механизму конкурентного ингибирования.

Скорость роста μ популяции микроорганизмов на смеси из n взаимозаменяемых субстратов S_i описывалась формулой

$$\mu(S_1, S_2, \dots, S_n) = \sum_{i=1}^n \hat{\mu}_i S_i / \left(K_i + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} S_j \right), \quad (2.25)$$

где α_{ij} — коэффициент конкурентного ингибирования j -го субстрата на утилизацию i -го субстрата ($\alpha_{ii} = 1$); $\hat{\mu}_i$ — максимальная скорость роста организмов на i -м субстрате в отсутствие других заменимых соединений.

Как и предыдущая модель, формула (2.25) не описывает в полной мере эффект полиауксии. Результирующая скорость роста при наличии в среде нескольких субстратов может оказаться при определенных α_{ij} меньше, чем в присутствии только одного субстрата, что не согласуется с опытными данными. Кроме того, остается неясной причина выработки в ходе эволюции механизмов защиты от потребления субстратов, вполне пригодных для питания.

Просматривая приведенные выше примеры пищевой избирательности у организмов, можно обнаружить, что существует некая общая закономерность потребления взаимозаменяемых форм питания, направленная на достижение наибольшей эффективности жизнеобеспечения при наименьших энергетических затратах [33, 105]. Так, среди соединений углерода преимущество в потреблении организмами имеют наиболее легко окисляемые формы, среди минеральных соединений азота — наиболее восстановленные формы и т. д. [79, 108, 110]. Таким образом, если при потреблении незаменимых компонентов питания рост популяции как было показано в пп. 2.2, 2.5, определялся минимальным (лимитирующим) элементом, т. е. справедлив был принцип минимума, то для заменимых субстратов питания, по-видимому, справедлив принцип максимума, при котором стратегия потребления направлена на наиболее быстрый рост популяции и результирующая скорость

роста в любой момент времени является максимальной из всех возможных вариантов потребления субстратов.

Исходя из принципа максимума, потребление популяцией M взаимозаменяемых субстратов S_1 и S_2 в хемостате со скоростью протока D можно записать системой уравнений с переключе- ниями [127]:

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= M(-D + \mu), \\ \frac{dS_1}{dt} &= D(S_1^0 - S_1) - \mu_1 M/Y_1, \\ \frac{dS_2}{dt} &= D(S_2^0 - S_2) - \mu_2 M/Y_2, \\ \mu &= \max \left\{ \frac{\beta_1 S_1}{K_1 + S_1}; \frac{\beta_2 S_2}{K_2 + S_2}; \frac{\beta_3 (S_1 + \delta S_2)}{K_3 + (S_1 + \delta S_2)} \right\}, \\ \mu_1 &= \mu; \mu_2 = 0, \text{ если } \mu = \beta_1 S_1 / (K_1 + S_1), \\ \mu_2 &= \mu; \mu_1 = 0, \text{ если } \mu = \beta_2 S_2 / (K_2 + S_2), \\ \mu_1 &= \beta_3 S_1 / (K_3 + S_1 + \delta S_2), \mu_2 = \mu - \mu_1, \\ &\text{если } \mu = \beta_3 (S_1 + \delta S_2) / (K_3 + S_1 + \delta S_2), \end{aligned} \quad (2.26)$$

где S_1^0, S_2^0 — концентрации субстратов на входе хемостата; M — биомасса популяции; β_j — максимальные скорости роста для разных режимов потребления субстратов ($j=1; 2; 3$); K_j^j — константы полунасыщения; Y_i — экономический коэффициент использования i -го субстрата ($i=1; 2$), равный отношению прироста биомассы к количеству потребленного субстрата; δ — коэффициент дискри- минации субстрата S_2 при совместном потреблении с S_1 .

Нетрудно показать, что установление равновесия в проточной системе (2.26) сопровождается установлением баланса между при- током субстратов и их суммарным содержанием в среде и био- массе согласно уравнению

$$M + S_1 Y_1 + S_2 Y_2 = S_1^0 Y_1 + S_2^0 Y_2 + Z(0) \exp(-Dt), \quad (2.27)$$

где

$$Z(0) = M(0) + Y_1 [S_1(0) - S_1^0] + Y_2 [S_2(0) - S_2^0]. \quad (2.27')$$

Этот результат получается путем сложения всех уравнений (2.26) и последующего интегрирования. После затухания экспо- ненциального члена уравнение (2.27) может использоваться для определения равновесных значений переменных.

Система уравнений (2.26) может иметь несколько стационар- ных состояний: нулевое, с потреблением только одного из субстра- тов, с совместным потреблением субстратов.

Рассмотрим равновесное состояние системы (2.26), при кото- ром наиболее выгодным оказывается совместное потребление суб-

стратов. Уравнения (2.26) в этом случае преобразуются к виду

$$\begin{aligned} \frac{1}{M} \frac{dM}{dt} &= -D + \beta_3 (S_1 + \delta S_2) / (K_3 + S_1 + \delta S_2) = 0, \\ \frac{dS_1}{dt} &= D (S_1^0 - S_1) - \frac{M}{Y_1} \beta_3 S_1 / (K_3 + S_1 + \delta S_2) = 0, \\ \frac{dS_2}{dt} &= D (S_2^0 - S_2) - \frac{M}{Y_2} \beta_3 \delta S_2 / (K_3 + S_1 + \delta S_2) = 0. \end{aligned} \quad (2.28)$$

Определяя из (2.28) стационарные значения переменных, получим

$$\begin{aligned} \bar{M} &= Y_1 S_1^0 + Y_2 S_2^0 + (Y_1 \delta - Y_2) \bar{S}_2 - \theta_3 Y_1, \\ \bar{S}_1 &= \theta_3 - \delta S_2, \end{aligned} \quad (2.29)$$

$$\bar{S}_2 = \frac{a}{2} \pm \sqrt{\frac{a^2}{4} - \frac{Y_2 \theta_3 S_2^0}{\delta (Y_2 - \delta Y_1)}},$$

где

$$\begin{aligned} a &= \frac{\theta_3}{\delta} + (Y_1 S_1^0 + Y_2 S_2^0) / (Y_2 - \delta Y_1), \\ \theta_3 &= DK_3 / (\beta_3 - D). \end{aligned}$$

Подкоренное выражение в \bar{S}_2 оказывается всегда положительным, при этом из двух возможных равновесных значений \bar{S}_2 при $\delta Y_1 - Y_2 > 0$ лишь одно является положительным; при $\delta Y_1 - Y_2 < 0$ формально существуют два положительных равновесных значения \bar{S}_2 , однако только меньшее из них удовлетворяет условию положительности биомассы \bar{M} .

Условие модели, согласно которому для данного состояния равновесия совместное потребление субстратов должно обеспечивать наивысшую скорость роста по сравнению с другими режимами питания, приводит к неравенству

$$\mu = \frac{\beta_3 (\bar{S}_1 + \delta \bar{S}_2)}{K_3 + \bar{S}_1 + \delta \bar{S}_2} = D > \max_{i=1,2} \left\{ \frac{\beta_i \bar{S}_i}{K_i + \bar{S}_i} \right\}. \quad (2.30)$$

Неравенство (2.30) в сочетании с требованием положительности всех переменных модели определяет область значений параметров, для которой в равновесном состоянии популяцией потребляются оба субстрата одновременно. На плоскости параметров (S_1^0, S_2^0) эта область представлена центральным сектором I (рис. 2.14) и ограничена условиями

$$S_1^0 \geq \min(\theta_1; \theta_3 - \delta S_2^0), \quad (2.31)$$

$$S_2^0 \geq \min[\theta_2, (\theta_3 - S_1^0) / \delta],$$

где $\theta_3 = DK_3 / (\beta_i - D)$; $i = 1, 2, 3$; $\beta_i > D$. Значения $\theta_1, \theta_2, \theta_3$ отра-

жают минимальные концентрации каждого из субстратов в отдельности или их суммы, необходимые для поддержания существования популяции. Если концентрации субстратов на входе хемостата имеют меньшие значения, то, как видно из уравнений (2.26), скорость роста биомассы становится меньше нуля и популяция вымывается из хемостата.

В области II (см. рис. 2.14, слева от центральной зоны) в равновесии потребляется только субстрат S_2 , равновесные концентра-

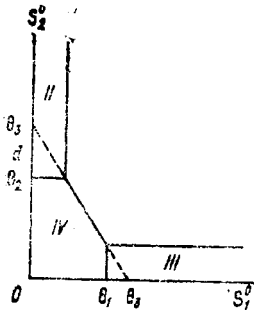


Рис. 2.14. Зависимость равновесных режимов потребления субстратов от их концентраций S_1^0, S_2^0 на входе проточной системы ($\theta_1 + \delta\theta_2 > \theta_3$).

I — популяция потребляет оба субстрата одновременно; *II* — потребляется только субстрат S_2 ; *III* — потребляется только субстрат S_1 ; *IV* — популяция вымывается из хемостата.

ции биомассы и субстратов определяются из (2.26) при условии $\mu = \beta_2 S_2 / (K_2 + S_2)$:

$$\frac{1}{M} \frac{dM}{dt} = -D + \beta_2 S_2 / (K_2 + S_2) = 0,$$

$$\frac{dS_1}{dt} = D(S_1^0 - S_1) = 0, \quad (2.32)$$

$$\frac{dS_2}{dt} = D(S_2^0 - S_2) - \frac{M}{Y_2} \beta_2 S_2 / (K_2 + S_2) = 0,$$

откуда

$$\bar{M} = Y_2 (S_2^0 - \theta_2), \quad (2.33)$$

$$\bar{S}_1 = S_1^0; \quad \bar{S}_2 = \theta_2.$$

В области III (справа от центральной зоны, см. рис. 2.14) в равновесии потребляется только субстрат S_1 , стационарные значения переменных определяются формулами

$$\bar{M} = Y_1 (S_1^0 - \theta_1), \quad (2.34)$$

$$\bar{S}_1 = \theta_1; \quad \bar{S}_2 = S_2^0.$$

В области IV популяция вымывается из системы, $\bar{M} = 0$.

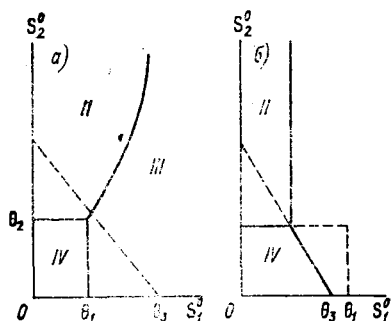
Нетрудно видеть, что зона совместного потребления субстратов существует в системе не при любых значениях θ и δ . В частно-

сти, если точка пересечения прямых $S_1 = \theta_1$; $S_2 = \theta_2$ лежит ниже прямой $S_1 + \delta S_2 = \theta_3$ (т. е. θ_3 больше $\theta_1 + \delta\theta_2$), то область IV принимает вид прямоугольника, зона совместного потребления исчезает, а области II и III располагаются, как показано на рис. 2.15 а. Возможны и другие варианты расположения зон, например при выполнении неравенства $\theta_1 > \theta_2$ ($\delta < 1$) выпадает зона III (потребление только субстрата S_2), остальные зоны располагаются, как показано на рис. 2.15 б.

Исследование устойчивости стационарных состояний проводилось по отношению к малым отклонениям от равновесных значе-

Рис. 2.15. Вырожденные случаи расположения областей равновесных режимов на плоскости (S_1^0, S_2^0) .

а — при $\theta_1 + \delta\theta_2 < \theta_2$ отсутствует зона I совместного потребления субстратов; б — при $\theta_1 > \theta_3$, $\delta < 1$ отсутствует зона III потребления субстрата S_1 (усл. обозначения см. рис. 2.14).



ний. В случае потребления двух субстратов одновременно уравнения для малых отклонений записываются в виде

$$\frac{d\xi_0}{dt} = \bar{M}\beta_3 K_3 (\xi_1 + \delta\xi_2) / R^2,$$

$$\frac{d\xi_1}{dt} = -\frac{\beta_3 \bar{S}_1}{Y_1 R} \xi_0 - \left[D + \frac{\bar{M}\beta_3 (\delta\bar{S}_2 + K_3)}{Y_1 R^2} \right] \xi_1 + \frac{\bar{M}\beta_3 \delta \bar{S}_1}{Y_1 R^2} \xi_2, \quad (2.35)$$

$$\frac{d\xi_2}{dt} = -\frac{\beta_3 \delta \bar{S}_2}{Y_2 R} \xi_0 + \frac{\bar{M}\beta_3 \delta \bar{S}_2}{Y_2 R^2} \xi_1 - \left[D + \frac{\bar{M}\beta_3 \delta (\bar{S}_1 + K_3)}{Y_2 R^2} \right] \xi_2,$$

$$R = K_3 + \bar{S}_1 + \delta\bar{S}_2,$$

где $\xi_0 = M - \bar{M}$; $\xi_1 = S_1 - \bar{S}_1$; $\xi_2 = S_2 - \bar{S}_2$ — малые отклонения переменных от равновесных значений. Решение системы (2.35), как известно, выражается формулами $\xi_i = \sum_{k=0}^2 C_{ik} \exp(p_k t)$, где p_k — корни характеристического уравнения. Стационарное состояние системы (2.26) является асимптотически устойчивым при $\text{Re } p < 0$. Характеристическое уравнение системы (2.35) имеет вид

$$p^3 + a_1 p^2 + a_2 p + a_3 = 0, \quad (2.36)$$

где

$$\begin{aligned}
 a_1 &= Q_1 + Q_2, \\
 a_2 &= Q_1 Q_2 - \frac{\bar{S}_1 \bar{S}_2}{Y_1 Y_2} \left(\frac{\bar{M} \beta_3 \delta}{R^2} \right)^2 + \frac{\bar{S}_1 \bar{M} K_3 \beta_3^2}{Y_1 R^2} + \frac{\bar{S}_2 \bar{M} K_3 (\beta_3 \delta)^2}{Y_2 R^2}, \\
 a_3 &= \frac{\bar{S}_1 \bar{M} K_3 \beta_3^2 Q_2}{Y_1 R^3} + \frac{(\bar{M} \beta_3 \delta)^2 K_3 \beta_3 \bar{S}_1 \bar{S}_2}{Y_1 Y_2 R^5} + \frac{\beta_3 \delta S_2}{Y_2 R} \times \\
 &\quad \times \left\{ \frac{(\bar{M} \beta_3)^2 K_3 \delta \bar{S}_1}{Y_1 R^4} + \frac{\bar{M} \beta_3 K_3 \delta Q_1}{R^2} \right\}, \\
 Q_1 &= D + \frac{\bar{M} \beta_3 (K_3 + \delta \bar{S}_2)}{Y_1 R^2}, \\
 Q_2 &= D + \frac{\bar{M} \beta_3 \delta (\bar{S}_1 + \bar{K}_3)}{Y_2 R^2}.
 \end{aligned}$$

Можно показать, что все коэффициенты a_i в характеристическом уравнении (2.35) имеют положительные значения. По критерию Раussa—Гурвица для устойчивости стационарного состояния необходимо и достаточно также, чтобы выражение $a_1 a_2 - a_3$ было положительным, что в данном случае имеет место при любых положительных значениях коэффициентов модели. Таким образом, состояние с совместным потреблением субстратов, описываемое формулами (2.29), устойчиво всюду, где оно существует, т. е. в области I на рис. 2.14. Аналогичные доказательства устойчивости можно привести для любого стационарного состояния в своей области существования.

Рассмотренные выше варианты режимов потребления отражали распределение равновесных состояний системы в зависимости от соотношения субстратов на входе хемостата. Однако в процессе установления равновесия в связи с неравномерным исчерпанием субстратов режимы их потребления популяцией могут меняться. Действительно, рассмотрим распределение мгновенных скоростей роста на фазовой плоскости (S_1, S_2) — концентраций субстратов в среде (на выходе хемостата). Область концентраций субстратов, для которой наибольшую мгновенную скорость роста популяции дает потребление только субстрата S_1 , прилегает к оси S_1 и ограничена условием

$$\mu = \frac{\beta_1 S_1}{K_1 + S_1} > \max \left\{ \frac{\beta_2 S_2}{K_2 + S_2}; \frac{\beta_3 (S_1 + \delta S_2)}{K_3 + S_1 + \delta S_2} \right\}. \quad (2.37)$$

Расписывая неравенство (2.37) в явном виде, получим, что область A_I расположена между осью S_1 и, в зависимости от соотношения между коэффициентами β_2 и β_3 , кривой

$$[\beta_2 K_1 - S_1 (\beta_1 - \beta_2)] S_2 < \beta_1 K_1 S_1, \quad (2.38)$$

для случая $\beta_2 > \beta_3$; или кривой

$$\delta [K_1\beta_3 + S_1(\beta_3 - \beta_1)] S_2 < S_1^2(\beta_1 - \beta_3) + S_1(\beta_1 K_3 - \beta_3 K_1) \quad (2.39)$$

для случая $\beta_2 < \beta_3$.

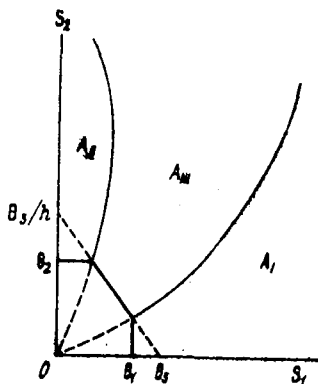
Область A_{II} , где преимущество имеет потребление субстрата S_2 ($\mu = \beta_2 S_2 / (K_2 + S_2)$), прилегает к оси S_2 и ограничена для случая $\beta_2 > \beta_3$ кривой (2.38), а для случая $\beta_2 < \beta_3$ кривой

$$[\beta_3 K_2 + S_2(\beta_3 - \beta_2)] S_1 < S_2(K_3\beta_2 - \delta\beta_3 K_2) - S_2^2\delta(\beta_3 - \beta_2). \quad (2.40)$$

Вся остальная часть плоскости (S_1, S_2) занята областью A_{III} , в которой предпочтительным является потребление обоих суб-

Рис. 2.16. Режимы потребления субстратов в зависимости от их мгновенных концентраций в хемостате $S_1(t)$ и $S_2(t)$.

В области A_I наибольшую скорость роста популяции дает специализация на субстрате S_1 ; в области A_{II} — специализация на субстрате S_2 ; в области A_{III} — одновременное потребление двух субстратов.



стратов одновременно. Один из примеров расположения областей A_I , A_{II} , A_{III} на плоскости (S_1, S_2) для случая $\theta_1 + \delta\theta_2 > \theta_3$; $\beta_2 > \beta_3$ показан на рис. 2.16. Траектории движения системы в процессе установления равновесия начинаются от точки с координатами $S_1 = S_1^0$; $S_2 = S_2^0$ (начальные концентрации субстратов в хемостате) и заканчиваются на одном из отрезков $S_1 = \theta_1$; $S_2 = \theta_2$; $S_1 + \delta S_2 = \theta_3$, соответствующих равновесным значениям концентраций субстратов в среде. При этом местоположение конечной точки траектории однозначно определяется координатами начальной точки, т. е. S_1^0 , S_2^0 .

Поскольку границы смены режимов потребления для равновесного (см. рис. 2.14) и неравновесного (см. рис. 2.16) режимов не совпадают, во время переходного процесса траектория движения системы может пересекать границы областей A_I — A_{III} , при этом способ питания популяции изменяется. На рис. 2.17 а показаны результаты расчетов на ЭВМ поведения системы при разных концентрациях субстратов в подаваемой на вход хемостата питательной среде. Траектории, отмеченные на рис. 2.17 звездочками, отчетливо показывают избирательный характер переключения популяции с моносубстратного питания на смешанное. Траектории для смешанного случая (отсутствие области совместного потреб-

ления субстратов, $\theta_1 + \delta\theta_2 < \theta_3$) показаны на рис. 2.17б. Развертка динамики процесса во времени для одной из траекторий с переключением представлена на рис. 2.18. Как видно из рис. 2.18,

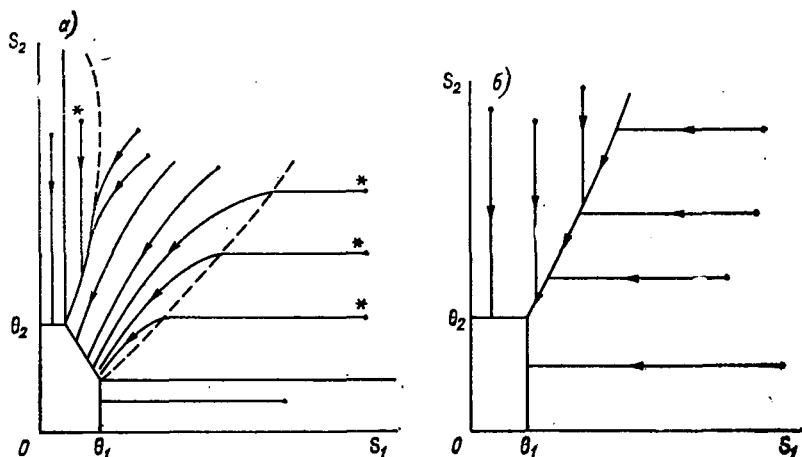


Рис. 2.17. Траектории движения системы на плоскости (S_1, S_2) по результатам расчета на ЭВМ по модели (2.26) с коэффициентами $\beta_1=1$; $\beta_2=0,8$; $\beta_3=0,9$; $D=0,1$; $\delta=0,5$; $K_3=120$.

а) $K_1=90$; $K_2=140$ ($\theta_1 + \delta\theta_2 > \theta_3$); б) $K_1=45$; $K_2=7$ ($\theta_1 + \delta\theta_2 < \theta_3$).
Траектории, отмеченные звездочками, отражают явление днауксии.

модельная динамика процесса потребления субстратов хорошо качественно совпадает с данными экспериментов (см. рис. 2.13), что свидетельствует о работоспособности модели.

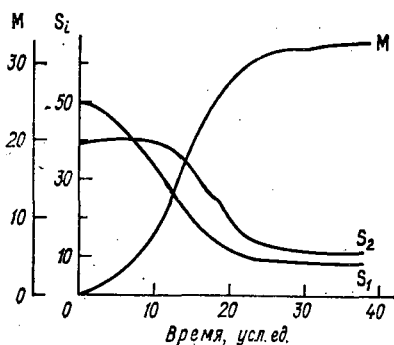


Рис. 2.18. Динамика роста биомассы M популяции и потребления субстратов S_1 и S_2 для одной из траекторий системы, отмеченной на рис. 2.17 звездочкой.

Для завершения исследования модели рассмотрим положение горизонтальных и вертикальных изоклин траекторий системы. В области совместного потребления субстратов, разделив друг на друга уравнения для концентраций субстратов в среде, получим

уравнение движения системы на фазовой плоскости (S_1, S_2)

$$\frac{dS_2}{dS_1} = \frac{D(S_2^0 - S_2) - (M/Y_1)\beta_3\delta S_2 / (K_3 + S_1 + \delta S_2)}{D(S_1^0 - S_1) - (M/Y_2)\beta_3 S_1 / (K_3 + S_1 + \delta S_2)}. \quad (2.41)$$

В правую часть (2.41) входит еще третья переменная модели — M . Если начальные условия (2.27а) заданы таким образом, что экспоненциальный член в (2.27) затухает достаточно быстро, то M можно выразить через S_1 и S_2 из уравнения сохранения вещества (2.27). Подставив выражение для M в (2.41), получим урав-

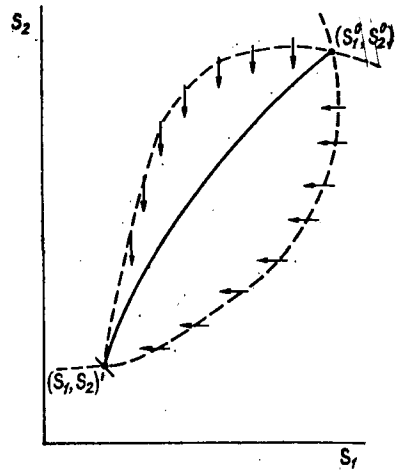


Рис. 2.19. Горизонтальная и вертикальная изоклины траектории движения системы на плоскости (S_1, S_2) .

нения для горизонтальных ($dS_2/dS_1=0$) изоклин

$$S_1 = \frac{(S_2^0 - S_2) [\beta_3\delta S_2 - D(K_3 + \delta S_2)] + \beta_3\delta S_1^0 S_2 Y_1 / Y_2}{D(S_2^0 - S_2) + \beta_3\delta S_2 Y_1 / Y_2} \quad (2.42)$$

и вертикальных ($dS_1/dS_2=0$) изоклин

$$S_2 = \frac{\beta_3 S_1 [(S_1^0 - S_1) + S_2^0 Y_2 / Y_1] - D(S_1^0 - S_1)(S_1 + K_3)}{\delta D(S_1^0 - S_1) + S_1 \beta_3 Y_2 / Y_1}. \quad (2.43)$$

Для каждой траектории горизонтальная и вертикальная изоклины пересекаются дважды — в начальной и конечной точках, далее на всем протяжении траектория лежит между своими изоклинами, как показано на рис. 2.19. Траектории системы для всех остальных режимов с потреблением только одного субстрата представляют собой прямые линии, параллельные одной из координатных осей, т. е. проходят по вертикальным или горизонтальным изоклинам соответствующих уравнений.

2.7. Влияние физических факторов среды на эколого-физиологические характеристики популяций

Особую проблему при моделировании роста популяций представляет математическое описание зависимостей эколого-физио-

логических характеристик организмов и популяций от важнейших физических факторов среды — температуры, освещенности, рН, ионизирующего излучения и т. д.

Температура. Наиболее часто при моделировании экологических процессов необходим учет температуры окружающей среды. Особое значение имеет температура для пойкилотермных (не поддерживающих постоянную температуру тела) организмов — растений, водных и многих наземных животных.

Начало исследований влияния температуры на скорость жизненных процессов относится к концу XIX в., когда С. Аррениусом была показана применимость основных законов физической химии к биохимическим реакциям, протекающим в живых системах [164]. Количественную зависимость скоростей химических реакций от температуры Аррениус выразил экспоненциальным уравнением. В общем случае для биологических процессов уравнение Аррениуса записывается в виде

$$V_T = V_0 \exp\left(-\frac{k}{RT}\right), \quad (2.44)$$

где $R = 1,986$ — газовая постоянная, кал · моль⁻¹ · град; T — абсолютная температура; V_T — скорость процесса при температуре T ; V_0 , k — эмпирические коэффициенты.

В биологической литературе часто пользуются также более простым уравнением Вант-Гоффа [321]. Вант-Гофф предложил сравнивать скорости химических реакций при одинаковых изменениях температуры. Выбрав условно интервал температуры 10 °С, Вант-Гофф получил коэффициент Q_{10} , по которому можно судить, во сколько раз увеличилась скорость реакции при увеличении температуры на 10 °С:

$$V_{T+10} = Q_{10}V_T. \quad (2.45)$$

На ряде примеров Вант-Гоффом было показано, что в области температур 10—20 °С коэффициент Q_{10} у живых организмов близок к постоянной величине и в среднем равен $Q_{10} = 2 \dots 3$. Однако область действия этой оценки, как показали дальнейшие исследования [71], ограничивается небольшим диапазоном температур, за пределами которого ускоряющее действие температуры снижается, при дальнейшем повышении температуры жизнедеятельность организмов угнетается.

Каждый вид организмов может существовать только в определенном интервале температур, называемом диапазоном термотолерантности. В целом зависимость скорости роста пойкилотермных организмов имеет вид одновершинной асимметричной кривой, начало и конец которой определяются нижней и верхней критическими температурами [71, 105, 120]. Согласно современным представлениям такая форма кривой отражает динамическое взаимодействие двух противоположно направленных процессов — усиления биосинтеза вследствие интенсификации ферментативных реакций и одновременного ускорения распадных процессов, в част-

ности, тепловой инактивации ферментов, скорость каждого из этих процессов подчиняется уравнению Аррениуса. В уравнении (2.44) удобно перейти к температурам в градусах Цельсия, используя разложение по малому параметру ($t/273$)

$$\exp\left(-\frac{k}{RT}\right) = \exp\left[-\frac{k}{R(t+273)}\right] \approx \beta \exp(\alpha t), \quad (2.46)$$

где

$$\beta = \exp(-k/273R); \quad \alpha = k/(R \cdot 273^2).$$

С учетом (2.46) уравнение роста популяции может быть записано в виде

$$\mu = -\epsilon_0 - \epsilon_p \exp(\alpha_p t) + \beta_c \exp(\alpha_c t) \frac{S}{K+S}, \quad (2.47)$$

где ϵ_0 отражает потери, связанные с основным уровнем метаболизма, и определяет нижнюю границу области термотолерантности, члены $\epsilon_p \exp(\alpha_p t)$; $\beta_c \exp(\alpha_c t)$ характеризуют соответственно зависимость процессов распада и синтеза от температуры.

В общем случае константа полунасыщения, входящая в (2.47), также является функцией температуры [227]. Кроме того, температурная реакция популяции связана, как видно из (2.47), с концентрацией компонентов питания в среде. Для простоты изложения эти эффекты можно исключить, рассмотрев случай, когда элементы питания присутствуют в избытке и $S/(K+S) \approx 1$.

Численные эксперименты с выражением (2.47) позволяют сделать вывод, что существуют достаточно узкие области значений показателей экспонент [125]

$$\alpha_c = 0,05 \dots 0,08,$$

$$\alpha_p = 0,15 \dots 0,25,$$

при которых удельная скорость роста популяции μ имеет характерный вид асимметричного «колокола» в биологическом интервале температур, а значения ϵ_0 , ϵ_p , β_c не выходят за пределы точности биологических измерений. Действительно, повышение α_p до 0,3—0,4 уже при 25 °С дает вклад процессов распада порядка $\exp(10)$, что вынуждает выбирать исчезающе малое значение множителя ϵ_p (около 10^{-6}), и достоверность его определения по экспериментальным данным становится сомнительной. В то же время показатель экспоненты синтеза α_c в среднем при температуре выше 15 °С должен превысить 1, чтобы обеспечить стимулирующий эффект температуры. Отсюда α_c имеет значение около $1/15 = 0,07$. Кроме того, из соотношений средних энергий активации процессов синтеза и инактивации белковых молекул видно, что значение α_p должно быть по крайней мере в два—три раза больше значения α_c .

Дальнейшую конкретизацию значений показателей экспонент можно провести, учитывая экспериментальные данные. Известно, что в интервале температур 10—20 °С скорости роста пойкило-

термных животных и водорослей планктона возрастают в среднем в два раза при повышении температуры на 10°C , что дает оценку $\alpha_c = 0,1 \ln 2 = 0,069$ [125]. Близкий результат получен в работе [187] при обобщении температурной зависимости роста фитопланктона разных систематических групп $\mu = 0,6 \exp(0,063t)$ (рис. 2.20).

Таким образом, восходящий участок кривой термотолерантности у пойкилотермных видов определяется экспоненциальной зависимостью $\beta_c \exp(\alpha_c t)$, где показатель α_c является, по-видимому, универсальным и принимает значения $0,06-0,07$, что отражает

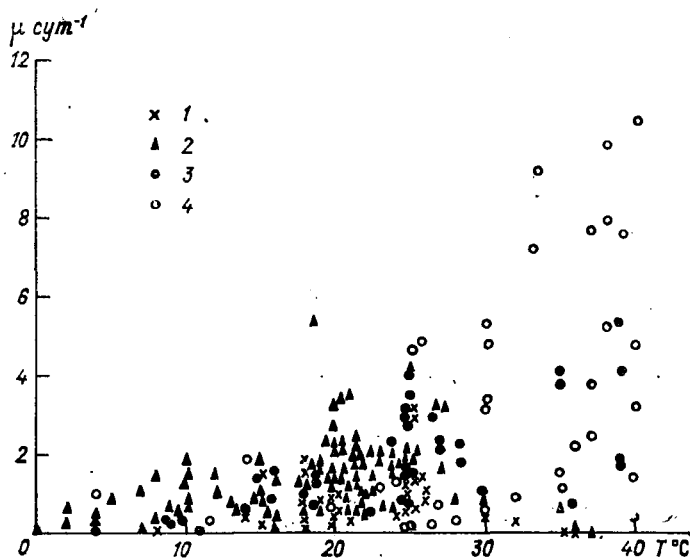


Рис. 2.20. Скорость роста фитопланктона как функция температуры среды.

1 — динофлагелляты; 2 — диатомовые; 3 — зеленые; 4 — сине-зеленые водоросли [187].

единый характер отклика белковых структур на повышение температуры.

В области оптимальных и супраоптимальных температур процессы распада начинают оказывать все большее, а затем и определяющее влияние на ход кривых термотолерантности. Естественно предположить, что и нисходящий участок кривых температурных зависимостей является однотипным для разных видов организмов. В частности, из асимметричности экспериментальных кривых роста следует, что при повышении температуры в супраоптимальной области на три—пять градусов происходит уменьшение скорости роста вдвое по сравнению с максимальной. Отсюда значение показателя процессов распада $\alpha_p = 0,18 \dots 0,25$.

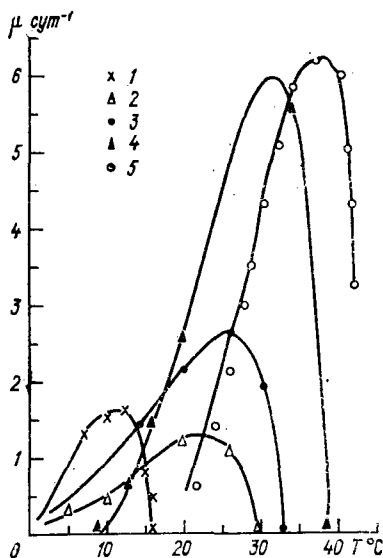
Для проверки высказанных предположений об универсальности параметров α_c , α_p их значения были зафиксированы на уровне

$\alpha_p = 0,2$; $\alpha_c = 0,065$ и была произведена аппроксимация экспериментальных кривых термотолерантности для ряда видов микроводорослей фитопланктона с разными температурными оптимумами [125]. При фиксированных α_c , α_p подбор остальных коэффициентов ϵ_0 , ϵ_p , β_c в формуле (2.47) становится простой линейной алгебраической задачей и может быть выполнен без применения ЭВМ. Вычисления можно проводить всего по двум экспериментальным точкам, например, максимуму ($\mu = \mu_{\max}$) и точке на середине восходящего участка кривой ($\mu = 0,5\mu_{\max}$). Кроме того, из условия максимума μ при t_{opt} получаем соотношение между коэффициентами ϵ_p и β_c :

$$\epsilon_p = 0,325\beta_c \exp(-0,135t_{\text{opt}}).$$

Рис. 2.21. Сравнение экспериментальных данных с теоретическими кривыми термотолерантности, рассчитанными по формуле (2.47) со значениями параметров из табл. 2.2, для нескольких видов микроводорослей с разными температурными оптимумами.

1 — *Detonula confervacea*; 2 — *Phaeodactylum tricornutum*; 3 — *Ditylum brightwellii*; 4 — *Dunaliella tertiolecta*; 5 — *Chlorella sp.* [125, 201, 249, 274].



Использование крайних точек зоны термотолерантности при определении коэффициентов нежелательно в связи с большими ошибками экспериментальных данных. На рис. 2.21 представлены экспериментальные данные по росту ряда культур микроводорослей и теоретические кривые термотолерантности, рассчитанные по формуле (2.47) со значениями параметров, приведенными в табл. 2.2. Несмотря на выбор видов со значительно отличающи-

Таблица 2.2

Параметры кривых термотолерантности микроводорослей

Вид	ϵ_0	ϵ_p	ϵ_c	$t_{\text{opt}} (^\circ\text{C})$
<i>Detonula confervacea</i>	3,713	0,295	3,914	11
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	0,583	0,0093	0,617	23
<i>Ditylum brightwellii</i>	0,863	0,010	0,968	26
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	0,134	0,0074	1,688	32
<i>Chlorella sp.</i>	5,968	0,0033	1,599	37

Примечание. Параметры рассчитаны по формуле $\mu = -\epsilon_0 - \epsilon_p \exp(0,2t) + \beta_c \exp(0,065t)$.

мися температурными оптимумами, наблюдается хорошее совпадение экспериментальных и расчетных данных.

Освещение. При моделировании популяций растений нередко возникает необходимость учета зависимости экологических коэффициентов фотосинтеза и дыхания от освещения.

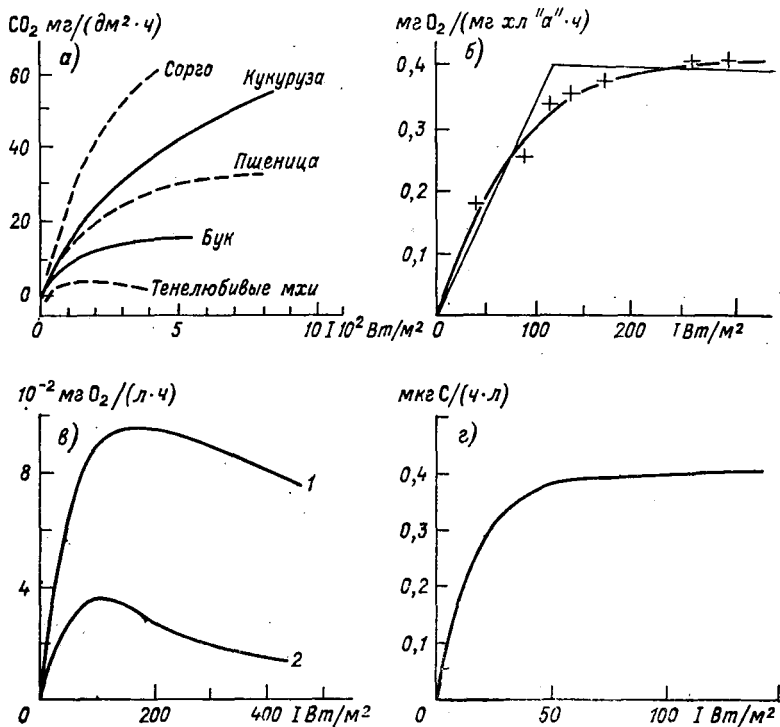


Рис. 2.22. Влияние интенсивности света I на метаболизм растений.

a — скорость фотосинтеза (поглощение CO₂) у наземных растений [223]; $б$ — скорость фотосинтеза (выделение O₂) у микроводоросли *Fragilaria crotonensis*, сплошные кривые — аппроксимация по моделям (2.48) [139]; $в$ — ингибирующее влияние высокой интенсивности света на скорость фотосинтеза у водорослей *Chaetoceros armatum* (1) и *Asterionella socialis* (2) [102]; $г$ — аппроксимация зависимости фотодыхания от интенсивности света (данные о естественном фитопланктоне двух канадских озер) [139].

Экспериментальные данные, полученные в лабораторных или естественных условиях, свидетельствуют о том, что зависимость скорости фотосинтеза от величины освещенности растений имеет вид кривой с насыщением (рис. 2.22) [223]. При высоких интенсивностях света фотосинтез угнетается (рис. 2.22 в). Для описания этих процессов в настоящее время используются аппроксимационные формулы, учитывающие или не учитывающие свето-

вое ингибирование [139]:

$$P = \begin{cases} \alpha_1 I, & I \leq I_s, \\ P^*, & I > I_s, \alpha_1 = P^*/I_s, \end{cases} \quad (2.48a)$$

$$P = P^* (1 - \exp(-\alpha_1 I/P^*)), \quad (2.48б)$$

$$P = \alpha_1 I / (1 + KI)^2, \quad (2.48в)$$

где P — интенсивность фотосинтеза, I — освещенность, α_1 , K — коэффициент.

С ростом освещенности увеличиваются и потери органических веществ растениями вследствие усиления фотодыхания. Наиболее



Рис. 2.23. Кривые инактивации различных биологических объектов в зависимости от дозы ионизирующего излучения [88].

а — доля выживших вирусов табачной мозаики, γ -лучи; б — количество активного фермента сухой рибонуклеазы, рентгеновское излучение; в — доля выживших инфузоров через 2 ч после облучения; г — доля выживших яиц аскариды (аэробные условия), рентгеновское излучение.

заметен этот процесс при высокой освещенности и низком содержании углекислоты в среде (рис. 2.22 в). Зависимость интенсивности фотодыхания от I можно аппроксимировать различными формулами типа (2.48), например [262]

$$\varepsilon(I) = aI / (1 + bI^2)^{1/2}.$$

Фотодыхание отражает метаболические потери вещества и должно учитываться в коэффициенте потерь биомассы ε . Для водных растений, например фитопланктона, потери за счет фотодыхания могут составлять до 30—50 % общей продукции популяции.

Ионизирующая радиация. За пределами диапазона стимулирующих (малых) доз, ионизирующее излучение оказывает угнетающее действие на организмы. Кривые инактивации различных объектов биологической природы ионизирующим излучением представлены на рис. 2.23. Если облучаемый объект не является самостоятельно метаболизирующей системой (молекулы ферментов, вирусы, споры и т. д.), кривые инактивации имеют вид классиче-

ских одноударных зависимостей, предсказываемых из теории мишеней [85, 88], число неповрежденных молекул или частиц может быть определено по формуле

$$N = N_0 \exp(-\alpha D), \quad (2.49)$$

где D — доза облучения; N_0 , N — число неповрежденных объектов соответственно до облучения и после него; α — нормировочный коэффициент.

Простую экспоненциальную зависимость «доза—эффект» можно видеть на рис. 2.23 *а, б* (инактивация вируса табачной мозаики и сухой рибонуклеазы). При облучении этого рода объектов существенное значение имеет лишь суммарная доза облучения, эффектов, связанных с облучением дробными порциями, не наблюдается.

Для отдельных живых клеток, а также для многоклеточных организмов кривые выживания после облучения имеют другой вид и представляют собой сигмоидные кривые с более или менее выраженным плечом (рис. 2.23 *в, г*). Сигмоидность кривых имеет место практически для любых целостных организмов независимо от их систематического положения, кроме того, наблюдается зависимость эффекта облучения от дробности получения дозы — облучение небольшими дозами с перерывами снижает повреждающее воздействие радиации. Все эти факты свидетельствуют о том, что у клетки (организма) как биологической самоподдерживающейся системы имеются механизмы репарации — восстановления повреждений. По-видимому, репарационная система не является специфичной по отношению к радиационному воздействию и активируется при действии любого повреждающего фактора [85]. В этом плане общие закономерности влияния ионизирующего излучения на экологические характеристики популяции могут быть применимы и к отклику популяции на другие вредные факторы (воздействия пестицидов, тяжелых металлов и др.).

Диаграммы выживания организмов после облучения (см. рис. 2.23 *в, г*) отражают интегральный отклик популяции. Для экологии сообществ важнейшее значение имеет также выявление зависимости от мощности облучения отдельных динамических характеристик популяции — скорости размножения, смертности и т. п. Подробное исследование изменений параметров популяции при разных мощностях дозы хронического облучения выполнено в работе Маршалла [240] для популяций дафний *Daphnia pulex*.

Удельная скорость естественного прироста популяций, представляющая собой разность между рождаемостью и смертностью, снижалась в опытах Маршалла приблизительно в квадратической зависимости от дозы (рис. 2.24 *а*). Независимый расчет коэффициентов рождаемости и смертности показал, что уменьшение прироста численности при увеличении мощности экспозиционной дозы практически полностью определялось изменениями в скорости рождаемости (рис. 2.24 *б*). При мощности дозы выше 55 Р/ч кривая

рождаемости имела перегиб и становилась вогнутой, близкой к одноударной кривой, смертность особей при этом быстро увеличивалась. Снижение плодовитости самок *Daphnia pulex* в опытах происходило в основном вследствие уменьшения количества отложенных яиц, а не вследствие гибели эмбрионов. Воздействие облучения на время жизни дафний было менее выраженным. В целом даже при сублетальных уровнях воздействия продолжительность жизни довольно мало зависела от интенсивности облучения, снижаясь лишь на несколько дней. Таким образом, наиболее чувствительной по отношению к стрессу в экспериментах [240]

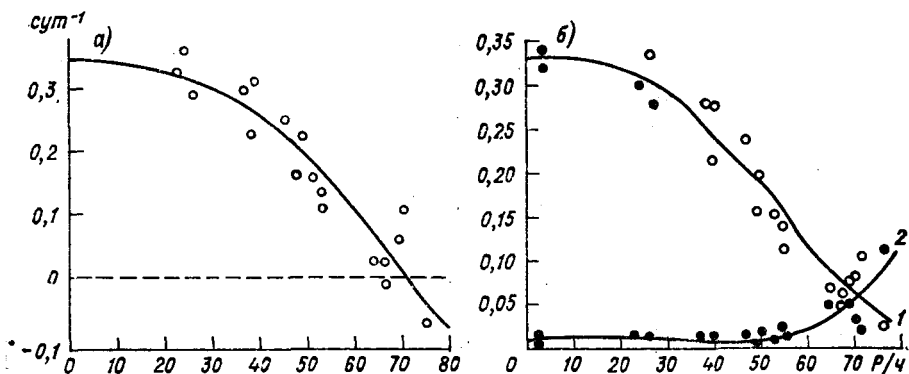


Рис. 2.24. Влияние непрерывного γ -излучения на популяцию рачка *Daphnia pulex*.

а — зависимость общей скорости естественного прироста от мощности экспозиционной дозы;
 б — зависимость рождаемости (1) и смертности (2) от мощности дозы излучения [240].

явилась скорость размножения, а не фактическая гибель особей. Это свойство популяций, по-видимому, следует считать общим для различных видов повреждающего воздействия.

Простейшая математическая зависимость коэффициента рождаемости β и коэффициента смертности ε от мощности дозы P_R может быть представлена формулами

$$\beta_R = \beta_0 - \alpha P_R^2,$$

$$\varepsilon = \text{const}$$

в диапазоне доз, где популяция способна поддерживать свое существование.

Моделирование зависимостей эколого-физиологических характеристик популяций от внешних физических и химических факторов среды, как видно из материалов настоящего параграфа, является достаточно сложной самостоятельной задачей и требует, как правило, проведения экспериментальных исследований.

2.8. Эффект группы в регуляции плотности популяции

Саморегуляция численности особей в популяции является частью общей проблемы функционирования биологических систем на разных уровнях организации.

Достаточно давно известно, что некоторые вещества, выделяемые организмами в окружающую среду, оказывают воздействие на особей как своего вида, так и других видов. Функции аутометаболитов, обычно представляющих собой продукты вторичного метаболизма (алкалоиды, флавоиды, терпеноиды, органические кислоты), весьма разнообразны и служат для отпугивания или

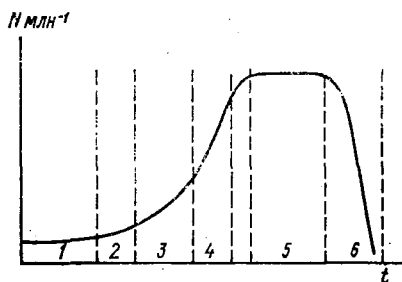


Рис. 2.25. S-образная кривая роста популяции микроорганизмов (N — плотность культуры) в непроточных условиях.

1 — лаг-фаза; 2 — фаза ускорения роста; 3 — экспоненциальная фаза; 4 — фаза замедления роста; 5 — стационарная фаза; 6 — фаза отмирания [110].

уничтожения врагов, химической коммуникации, поиска партнера для размножения и т. д.

В настоящем параграфе рассматривается лишь один из аспектов проблемы — саморегуляция численности внутри популяции в ограниченной среде обитания, в этом случае экзометаболиты играют роль фактора, зависящего от плотности популяции.

В СССР экспериментальные исследования внешнеметаболической регуляции в популяциях водных животных проводились С. С. Шварцем и его сотрудниками [153, 160]. С. С. Шварцем была сформулирована концепция метаболической регуляции популяционных процессов. Роль экзометаболитов в популяциях автотрофных организмов подробно изучена в работах [68, 126, 143, 146, 147].

Наиболее отчетливо характерные черты явления аутометаболической регуляции проявляются в культурах микроводорослей, выращиваемых на минеральных питательных средах в непроточных условиях.

Рост численности микроводорослей при засеве на новую минеральную среду описывается, как известно, S-образной кривой, которую условно разделяют на несколько участков (рис. 2.25): фазу покоя (лаг-фазу), фазу логарифмического роста (численность клеток возрастает в геометрической прогрессии), фазу старения (численность клеток не увеличивается и далее начинает снижаться).

В начальной стадии, лаг-фазе, в течение нескольких дней численность инокулированных клеток не возрастает, несмотря на обилие минеральных компонентов питания в среде. Распространенное объяснение этого явления состоит в том, что водоросли адаптируются, «привыкают» к новой среде обитания.

Обращают на себя внимание некоторые закономерности, определяющие продолжительность лаг-фазы [68]:

1) длительность лаг-фазы зависит от плотности первоначального засева, сокращается при увеличении количества инокулята и практически отсутствует при засеве большим числом клеток культуры (рис. 2.26);

2) лаг-фаза имеет место даже в том случае, когда водоросли пересеваются на ту же по минеральному составу среду, на которой они ранее длительное время культивировались;

3) в течение лаг-фазы и в начале логарифмической стадии роста экскреция органи-

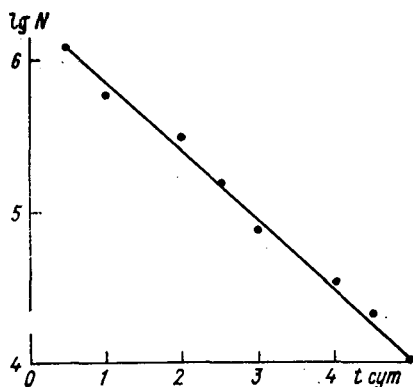


Рис. 2.26. Связь длительности лаг-фазы t и исходной плотности засева N (культура зеленой водоросли *Scenedesmus obliquus* [68]).

ческих метаболитов клетками водорослей в 3—5 раз выше, чем в период интенсивного роста;

4) рост водорослей на питательных средах, приготовленных на природной воде, содержащей растворенные органические вещества (РОВ), как правило, происходит более интенсивно, чем на искусственных средах, в состав которых входят лишь минеральные компоненты питания.

Перечисленные особенности лаг-фазы свидетельствуют о том, что на этой стадии водоросли не столько «привыкают» к среде, сколько изменяют ее, выделяя органические вещества. При этом длительность лаг-фазы обусловлена временем достижения оптимальной концентрации метаболитов в культуральной среде. Определенная концентрация метаболитов в среде оказывается регулирующим фактором, необходимым для начала размножения клеток и обуславливающим положительный знак функции отклика в системе обратной связи. Для проверки этой гипотезы было выполнено несколько простых экспериментов. Объектом исследования служили водоросли, принадлежащие к разным систематическим группам — зеленая водоросль *Scenedesmus obliquus* и синезеленая водоросль *Anabaena variabilis* [68, 126]. Клетки культивировали в сосудах (350 мл) при освещении люминесцентными лампами света при продолжительности светового дня восемь ча-

сов, непрерывном барботировании воздухом и температуре $26 \pm 1^\circ\text{C}$. Культуру *S. obliquus* выращивали на минеральной среде № 9, *A. variabilis* — на среде № 6 [126]. Для получения метаболитов плотную культуру микроводорослей, находящуюся на экспоненциальной стадии роста, центрифугировали, а затем помещали на двое суток в дистиллированную воду при сохранении освещения и барботажа. Фильтрат, содержащий метаболиты, получали фильтрованием суспензии клеток через мембранные фильтры (0,46 мкм), концентрацию экзометаболитов в среде опреде-

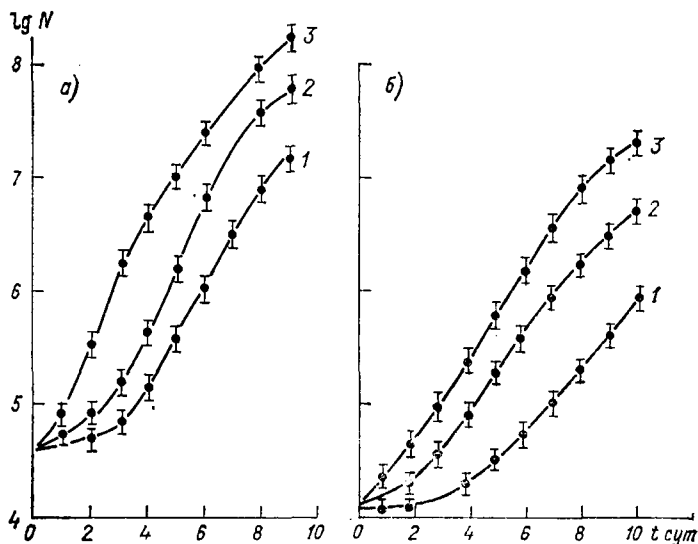


Рис. 2.27. Зависимость скорости роста культур микроводорослей от концентрации экзометаболитов в среде.

a — сине-зеленая водоросль *Anabaena variabilis*; *b* — зеленая водоросль *Scenedesmus obliquus*; 1 — контрольная культура; 2, 3 — опытные культуры (варианты 4, 5 совпадают с кривой 3); N — число клеток в 1 мл [68, 126].

ляли по содержанию органического углерода. Во всех экспериментах для более четкого проявления лаг-фазы начальный засев делали достаточно низким (10 тыс. кл/мл для *Scenedesmus* и 50 тыс. кл/мл для *Anabaena*), численность клеток контролировали прямым счетом под микроскопом.

В первом опыте проверяли предположение о зависимости длительности лаг-фазы от концентрации экзометаболитов в среде обитания. К культуре клеток водоросли, пересеянной на свежую минеральную среду, добавляли фильтрат в количестве 12,5; 25; 50; 75 % общего объема среды. Минеральные соли вносили с таким расчетом, чтобы в каждом опыте их содержание соответствовало составу стандартной среды. К контрольной культуре фильтрат не добавляли. Результаты наблюдений за динамикой роста контрольной и опытных культур представлены на рис. 2.27. Продолжитель-

ность лаг-фазы для контрольной культуры составила 3—5 дней, а при добавлении к среде возрастающих количеств фильтрата ее период постепенно сокращается вплоть до полного исчезновения. Концентрация фильтрата выше некоторого критического значения уже не вызывала дополнительного эффекта, поэтому кривые роста для вариантов № 3—5 (25—75 % метаболитов) практически сливались.

Таким образом, для начала активного роста клеток необходима определенная концентрация экзометаболитов в среде. Следовательно, если к минеральной среде перед засевом клеток добавить оптимальное количество фильтрата, то лаг-фаза должна будет отсутствовать независимо от начального засева. Действи-

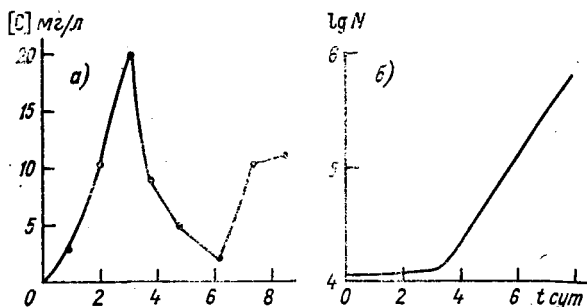


Рис. 2.28. Динамика выделения экзометаболитов в среду культурой водоросли *Scenedesmus obliquus*.

а — концентрация экзометаболитов в пересчете на углерод; б — концентрация клеток в среде [68].

тельно, когда в каждом последующем сосуде делали засев в два раза больший, чем в предыдущем (10; 20; 40; 80; ... 1280 тыс. кл/мл), и добавляли фильтрат в оптимальной для роста концентрации (25 %), клетки начинали дружно размножаться на следующий день, в то время как в контрольных вариантах наблюдалась лаг-фаза, длительность которой росла по мере снижения посевного титра (см. рис. 2.27). Динамика выделения экзометаболитов (по органическому углероду) в минеральную среду в начальной стадии развития культуры представлена на рис. 2.28 а. В первые дни происходит интенсивное выделение органических веществ в среду, в то время как размножение клеток не наблюдается (рис. 2.28 б). После достижения определенной концентрации экзометаболитов (15—20 мг/л в пересчете на углерод) начинается рост культуры. Именно эта концентрация оказалась достаточной для снятия лаг-фазы в первой серии экспериментов. Начиная с этого момента содержание РОВ в среде быстро, примерно в течение суток, падает, а затем постепенно возрастает. Наблюдаемый эффект связан, по-видимому, с проявлением диауксии в питании клеток в начальный период роста. В конце экспоненциальной и в последующих стадиях роста проявляется угне-

тающее действие повышенной концентрации экзометаболитов и продуктов их распада. Если в этот период искусственно уменьшить суммарную концентрацию РОВ в среде без уменьшения плотности суспензии, то должен наблюдаться дополнительный рост культуры по сравнению с контрольной. Эффективное подтверждение дает опыт М. И. Таутс, выполненный на микроводоросли хлорелла [143]. Культуру хлореллы выращивали до сверхплотной концентрации (800 млн кл/мл), параллельно определяли динамику концентрации РОВ в среде. После выхода культуры на плато и

прекращения размножения клеток добавление минеральных компонентов питания не оказало положительного эффекта. В то же время уменьшение концентрации РОВ в среде (путем центрифугирования и замены части среды на свежую) привело к возобновлению роста культуры (рис. 2.29). Характерно, что

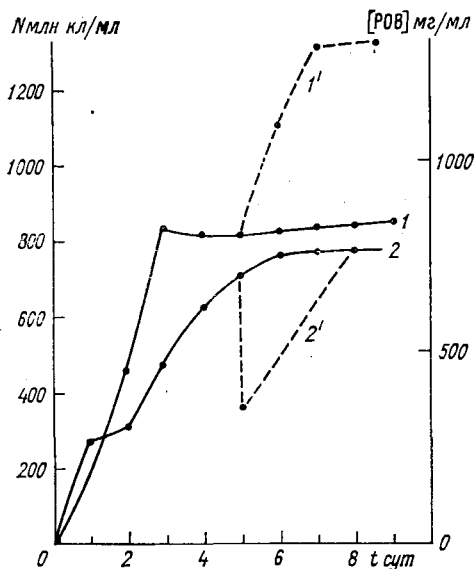


Рис. 2.29. Опыт М. И. Таутс [143]. Кривые роста культуры *Chlorella sp.* и концентрации экзометаболитов в среде.

1 — плотность (N) контрольной культуры, 2 — концентрация растворенного органического вещества (РОВ), 1', 2' — те же показатели при искусственном снижении концентрации растворенной органики в среде.

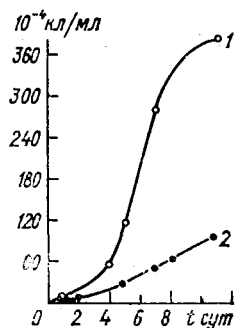
(рис. 2.29). Характерно, что размножение клеток продолжалось до тех пор, пока концентрация РОВ в суспензии не достигла вновь прежнего, контрольного уровня.

Качественный состав экзометаболитов, выделяемых автотрофами в окружающую среду, разнообразен и до сих пор недостаточно изучен, среди них обнаруживают углеводы, аминокислоты, липиды, органические кислоты, пептиды и другие вещества. Роль некоторых метаболитов весьма специфична, таковы, например, селективные хелаторы (сидерофоры, ионофоры), являющиеся переносчиками некоторых металлов, особенно малорастворимых, в клетки растений. Органические хелаторы нередко являются строго видоспецифичными и дают комплексы с металлами, доступные для данного вида, но не потребляемые другими видами организмов. Так, сине-зеленая водоросль *Anabaena flos-aquae*, вызывающая «цветение» воды, выделяет метаболиты, связывающие ионы железа в гидроксаматные комплексы, недоступные для других водорослей, фактически обедняя водную среду доступной

формой металла [261]. Эта способность дает определенные экологические преимущества и позволяет оказывать конкурентное воздействие на рост других видов; пример такого действия метаболитов *Anabaena flos-aquae* на рост зеленой водоросли *Scenedesmus basiliensis* показан на рис. 2.30. Добавление гидроксамата в культуру *Scenedesmus* вызывало угнетение роста, признаки дефицита железа, его потребление в расчете на одну клетку снижалось до 20 % контрольного. Добавление избытка железа в опытную культуру восстанавливало нормальный рост (т. е. сам хелатирующий агент не являлся токсичным) и не влияло на рост в контрольной культуре. Дополнительные исследования показали,

Рис. 2.30. Влияние гидроксаматного хелатора из культуральной среды сине-зеленой водоросли *Anabaena flos-aquae* на рост зеленой водоросли *Scenedesmus basiliensis* [261].

Хелатор выделен путем хроматографии на сефадексе с использованием ^{55}Fe в качестве радиоактивной метки; 1 — контроль, 2 — в среду добавлено 400 мкг/л хелатора.



что *Scenedesmus* также выделяет малые пептиды — переносчики железа, однако они не могут конкурировать с более совершенной гидроксаматной системой *Anabaena*.

Простейшая модель проявления эффекта «группы» при низкой плотности популяции (на примере культуры микроводоросли) может быть описана следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= \frac{\mu_m S}{K_s + S} \frac{P_s}{K_p + P_s} M - \delta M - \varepsilon M, \\ \frac{dP_s}{dt} &= \delta M - \lambda P_s, \\ \frac{dS}{dt} &= - \frac{\mu_m S}{K_s + S} \frac{P_s}{K_p + P_s} M, \\ \frac{dP_d}{dt} &= \lambda P_s + \varepsilon M, \end{aligned} \quad (2.51)$$

где M — концентрация биомассы, S — концентрация потенциально лимитирующего элемента питания в среде, P_s — концентрация экзометаболитов в среде, P_d — концентрация продуктов распада активной фракции экзометаболитов.

При построении модели предполагается, что скорость выделения экзометаболитов пропорциональна биомассе популяции, размножение же организмов невозможно без наличия некоторой концентрации метаболитов в среде; продукты распада метаболитов

P_d постепенно накапливаются и в дальнейшем начинают препятствовать росту культуры. Нетрудно видеть, что уравнения (2.51) действительно описывают задержку роста (лаг-фазу), длительность которой зависит от начальной численности популяции; в средней стадии роста уравнения (2.51) переходят в обычные уравнения роста типа (2.13).

Учитывая, что в течение лаг-фазы изменения биомассы M сравнительно невелики, уравнение для концентрации экзометаболитов P_3 в среде можно проинтегрировать:

$$P_3 = \delta M t \quad (2.52)$$

(в начальный момент времени $P_3 = 0$).

Подставляя выражение (2.52) в уравнение для биомассы M и считая в первом приближении, что биоген S находится в избытке, получим

$$\frac{dM}{dt} = M \left[\mu_m \frac{P_3}{K_3 + P_3} - \delta - \varepsilon \right], \quad (2.53)$$

откуда можно получить оценку продолжительности лаг-фазы T (периода, в течение которого биомасса популяции не возрастает):

$$T = \frac{(\delta + \varepsilon) K_3}{\delta M(0) [\mu_m - (\varepsilon + \delta)]}. \quad (2.54)$$

Обратная зависимость длительности лаг-фазы от величины начальной плотности популяции четко подтверждается экспериментально (см. рис. 2.26).

Модель «эффекта группы» (2.51), несомненно, является достаточно примитивной, поскольку не описывает причинный механизм

Таблица 2.3

Динамика роста (длина тела, мм) личинок лягушки *Rana arvalis* [26]

Номер кладки	Дата измерения							
	16 V	20 V	27 V	3 VI	10 VI	17 VI	24 VI	1 VII
Нормальная плотность *								
1	6,1	7,9	11,4	13,5	15,1	14,5	—	—
2	6,9	9,1	12,0	14,1	16,1	16,5	—	—
3	6,9	9,1	11,8	13,5	14,8	15,2	—	—
Повышенная плотность **								
4	6,0 (10)	7,7 (10)	9,2 (9)	9,5 (9)	9,4 (7)	10,9 (3)	13,5 (2)	14,3 (2)
5	5,5 (10)	7,4 (9)	9,7 (9)	9,4 (9)	9,8 (5)	11,3 (2)	12,8 (1)	14,2 (1)
6	6,8 (10)	8,1 (10)	9,2 (9)	10,5 (9)	11,7 (8)	12,7 (2)	13,9 (2)	—

* Все животные закончили развитие.

** В скобках указано число живых особей.

выделения метаболитов и их взаимодействия с минеральными компонентами питания, однако построение более точной модели затруднено недостатком экспериментальных данных о структуре и функциях экзометаболитов.

Важнейшая роль экзометаболитов в развитии личинок насекомых, земноводных и водных организмов была показана в работах [153, 160]. В качестве примера можно использовать результаты, полученные в работе [26] при изучении личинок остромордой лягушки *Rana arvalis*. В табл. 2.3 приведены результаты на-

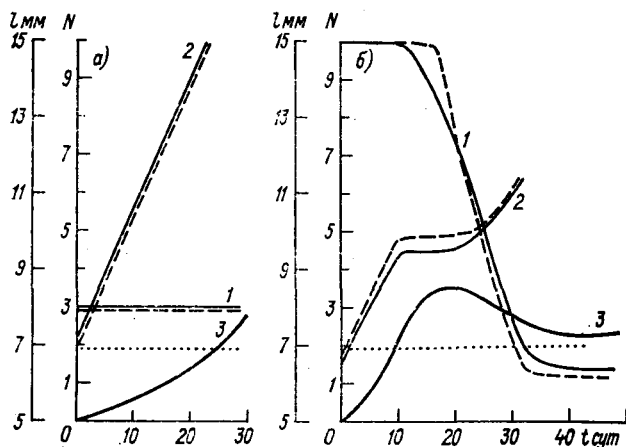


Рис. 2.31. Развитие личинок лягушки *Rana arvalis* при разной плотности посадки.

а — низкая плотность (3 экз. на 3 л воды); б — высокая плотность (10 экз. на 3 л воды); 1 — число (N) живых особей; 2 — средняя длина (L) личинок; 3 — концентрация метаболитов в среде (усл. ед.); сплошные кривые — эксперимент, штриховые — модель, пунктирные прямые — пороговая концентрация метаболитов [26].

блюдений за скоростью роста личинок лягушки при нормальной плотности посадки (три личинки на 3 л воды) и повышенной плотности (10 личинок на 3 л воды); усредненные значения по числу живых особей, длин личинок, а также концентрации метаболитов в среде приведены на рис. 2.31.

При низкой плотности посадки личинок концентрация метаболитов превышает пороговое значение только в момент окончания периода личиночного развития. При этом наблюдается почти 100 %-ная выживаемость особей и постепенное увеличение их размеров (см. рис. 2.31 а). При повышенной плотности популяции происходит быстрое увеличение концентрации метаболитов, рост животных останавливается, большая часть особей погибает и новое возобновление роста наступает, когда концентрация метаболитов снизится до уровня, соответствующего низкой плотности посадки (см. рис. 2.31 б).

Имитационная модель метаболической регуляции популяции личинок лягушки *Rana arvalis* построена в работе [26]. Выделение экзометаболитов предполагалось пропорциональным весу особей, учитывался также распад метаболитов. Динамика концентрации метаболитов P описывалась, таким образом, уравнением

$$\frac{dP}{dt} = k_1 Nm - \lambda P, \quad (2.55)$$

где N — число особей, m — их средний вес, λ — постоянная распада метаболитов. Экспериментально показано, что ингибирующее действие метаболитов начинает проявляться только в случае увеличения их концентрации выше некоторого порогового значения R . Смертность части животных и снижение скорости роста при этом пропорциональны запороговой концентрации метаболитов

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= -k_2 N f(P - R), \\ \frac{dl}{dt} &= C - k_3 f(P - R), \end{aligned} \quad (2.56)$$

$$f(P - R) = \begin{cases} (P - R) & \text{при } P > R, \\ 0 & \text{при } P \leq R, \end{cases}$$

где l — средняя длина личинок; k_1 , k_2 , k_3 , C — постоянные. Связь между длиной и массой личинок определялась экспериментальным соотношением $m = 0,22l^3$. При соответствующем подборе коэффициентов модель (2.55) — (2.56) достаточно хорошо описывает экспериментальные данные как при низкой, так и при высокой начальной плотности популяции (см. рис. 2.31).

Химические взаимодействия в биологических сообществах, как внутривидовые, так и межвидовые, как видно даже из немногих перечисленных примеров, играют важнейшую роль в адаптации организмов к ресурсам среды, изменяют конкурентные возможности видов, синхронизируют отклик всей популяции на внешние условия, способствуют выживанию популяции как единого целого, создают пространственную организацию экосистем. Экспериментальное и теоретическое изучение химических взаимодействий может коренным образом преобразовать способы управления ростом и развитием важных видов организмов, подавления вредителей, формирования искусственных замкнутых экосистем и т. д.

Глава 3

КОНКУРЕНТНЫЕ ОТНОШЕНИЯ В СООБЩЕСТВАХ ОРГАНИЗМОВ ОДНОГО ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Конкуренция между организмами одного трофического уровня, сходными по типу питания, включает в себя несколько видов взаимодействий: конкуренцию за пищевые ресурсы, за обеспеченность оптимальными физическими условиями обитания (пространство, освещенность и т. д.), взаимодействия на уровне метаболитов. Наиболее разработанными в теоретическом и экспериментальном плане являются модели конкуренции за лимитирующие ресурсы питания в сообществах гетеротрофных микроорганизмов и микроводорослей. Такая ориентация исследований была исторически обусловлена потребностями микробиологической промышленности, проблемами борьбы с «цветением» загрязненных водоемов и попытками создания замкнутых систем жизнеобеспечения для космических полетов.

3.1. Принцип конкурентного исключения Вольтера—Гаузе

Простейшая конкурентная ситуация возникает в случае, когда n популяций различных видов организмов конкурируют за один общий для всех лимитирующий ресурс питания.

Пусть в хемостате со скоростью протока D , n видов микроорганизмов с биомассами M_i конкурируют за один лимитирующий компонент питания. Уравнения динамики системы в этом случае имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dM_i}{dt} &= -DM_i + \frac{\mu_{mi}SM_i}{K_i + S}, \\ \frac{dS}{dt} &= D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_{mi}SM_i}{K_i + S} \end{aligned} \quad (3.1)$$

$(i = 1, 2, \dots, n),$

где все обозначения имеют тот же смысл, что и в (2.16).

Вследствие эффекта аутостабилизации остаточная концентрация субстрата S на выходе системы в стационарном состоянии не зависит от концентрации лимитирующего компонента питания на входе. Нетрудно показать, что конкурентным доминантом в такой системе может стать (при постоянных значениях коэффициентов) только один вид, а именно вид, создающий наименьшую остаточную концентрацию лимитирующего субстрата в среде. Действительно, пусть j -й вид имеет минимальное равновесное значение остаточной концентрации S_j , т. е.

$$\bar{S}_j = DK_j/(\mu_{mj} - D) = \min_{i=1, n} \{DK_i/(\mu_{mi} - D)\}. \quad (3.2)$$

Подставляя значение \bar{S}_j в уравнения для биомасс

$$\frac{dM_i}{dt} = -DM_i + \mu_{mi}\bar{S}_j M_i / (K_i + \bar{S}_j), \quad (3.3)$$

получим, что для j -го вида $dM_j/dt=0$, т. е. популяция находится в равновесии. Для всех остальных популяций выполняются неравенства ($i \neq j$)

$$\frac{dM_i}{dt} = \frac{M_i(\mu_{mi} - D)}{K_i - \bar{S}_j} \left(\bar{S}_j - \frac{DK_i}{\mu_{mi} - D} \right) < 0, \quad (3.4)$$

что соответствует экспоненциальному снижению биомасс до нуля.

Таким образом, n видов, конкурирующих за один общий лимитирующий ресурс, не могут сосуществовать, и один из видов вытесняет все остальные. Конкурентным доминантом становится вид, способный существовать при наименьшем содержании ресурса в среде. N видов, конкурирующих за разные ресурсы, могут сосуществовать только в случае, когда каждый вид лимитируется своим ресурсом.

Перечисленные выводы составляют содержание принципа «конкурентного исключения», или так называемой теоремы Вольтера—Гаузе, по именам ученых, получивших теоретическое и экспериментальное доказательства этого явления [45—48].

Первые модели конкуренции видов были предложены в 1925 г. А. Лотка [231, 232] и в 1926 г. независимо В. Вольтера [45, 323]. Модели были основаны на логистических уравнениях роста, взаимное влияние видов предполагалось пропорциональным их численности. Так, конкуренция двух видов A и B с численностями N_A и N_B описывалась уравнениями

$$\begin{aligned} \frac{dN_A}{dt} &= b_1 N_A \frac{K_1 - N_A - \alpha_{BA} N_B}{K_1}, \\ \frac{dN_B}{dt} &= b_2 N_B \frac{K_2 - N_B - \alpha_{AB} N_A}{K_2}, \quad \alpha_{AB} = \frac{1}{\alpha_{BA}}, \end{aligned} \quad (3.5)$$

где b_1, b_2, K_1, K_2 — коэффициенты логистического роста; α_{AB}, α_{BA} — коэффициенты взаимного влияния видов.

Как видно из (3.5), первоначально в уравнениях конкуренции не содержалось в явном виде представление о самом объекте конкуренции — ресурсе питания. Сравнение с современной записью аналогичной модели для замкнутой системы с лимитированием субстратом S дает уравнения (без учета насыщения)

$$\begin{aligned} \frac{dN_A}{dt} &= N_A (-\varepsilon_1 + \beta_1 S), \\ \frac{dN_B}{dt} &= N_B (-\varepsilon_2 + \beta_2 S), \\ S &= M_\Sigma - N_A - N_B, \\ M_\Sigma &= \text{const}, \end{aligned} \quad (3.6)$$

откуда видно, что системы (3.5) и (3.6) совпадают по форме при

$$\alpha_{AB} = \alpha_{BA} = 1.$$

Если α_{AB} и α_{BA} не равны 1, то между видами существуют дополнительно какие-либо непищевые конкурентные отношения, как правило, на уровне метаболитных взаимодействий.

При наличии только пищевой конкуренции, вычитая в (3.5) одно уравнение из другого и интегрируя, получим доказательство Вольтерра теоремы о конкурентном исключении:

$$\frac{N_A^{(K_1/b_1)}}{N_B^{(K_2/b_2)}} \sim e^{(K_1 - K_2)t}. \quad (3.7)$$

Если $K_1 < K_2$, то в системе вымирает вид N_A , при $K_1 > K_2$ — вид N_B .

В общем случае при произвольных α_{AB} , α_{BA} возможно несколько вариантов поведения системы (3.5), которые удобно рассмотреть на фазовой плоскости (N_A , N_B). Если изоклины нулевого роста популяций ($dN_A/dt=0$; $dN_B/dt=0$) не пересекаются, то выживает только один вид: при $\alpha_{BA} < K_1/K_2$, $\alpha_{AB} > K_2/K_1$ — вид N_A ; при $\alpha_{BA} > K_1/K_2$; $\alpha_{AB} < K_2/K_1$ — вид N_B (рис. 3.1 а, б). В случае пересечения изоклин точка пересечения может быть неустойчивой, выживает один из видов в зависимости от начальных условий (рис. 3.1 в, $\alpha_{BA} > K_1/K_2$; $\alpha_{AB} > K_2/K_1$), если же точка пересечения изоклин устойчива ($\alpha_{BA} < K_1/K_2$; $\alpha_{AB} < K_2/K_1$), то оба вида сосуществуют (рис. 3.1 г).

В 1930-е годы, вскоре после опубликования работ В. Вольтерра, советский биолог Г. Ф. Гаузе осуществил экспериментальную проверку теоремы о конкурентном исключении. Работы Г. Ф. Гаузе являются одним из немногих классических примеров строгой экспериментальной проверки математической теории в биологии.

Г. Ф. Гаузе выращивал популяции двух близкородственных видов реснитчатых инфузорий *Paramecium aurelia* и *Paramecium caudatum*. Культуры помещались в пробирки с солевой средой Остергаута, пищей для инфузорий служили бактерии *Bacillus pyocyaneus*, которые ежедневно в определенных количествах добавлялись в каждую пробирку (в солевой среде бактерии не размножались). Перед добавлением пищи среда обновлялась без изъятия инфузорий. Ежедневно производился подсчет численности популяций (объем проб составлял 10 % объема среды, после счета пробы отбрасывались). Каждый эксперимент проводился в 10 повторностях [46].

Первым этапом экспериментов Гаузе было получение логистических кривых свободного роста каждой культуры в отдельности и вычисление коэффициентов b и K . Результаты этих опытов представлены на рис. 3.2 а, б. На следующем этапе выращивалась смешанная культура из двух видов инфузорий с одинаковой на-

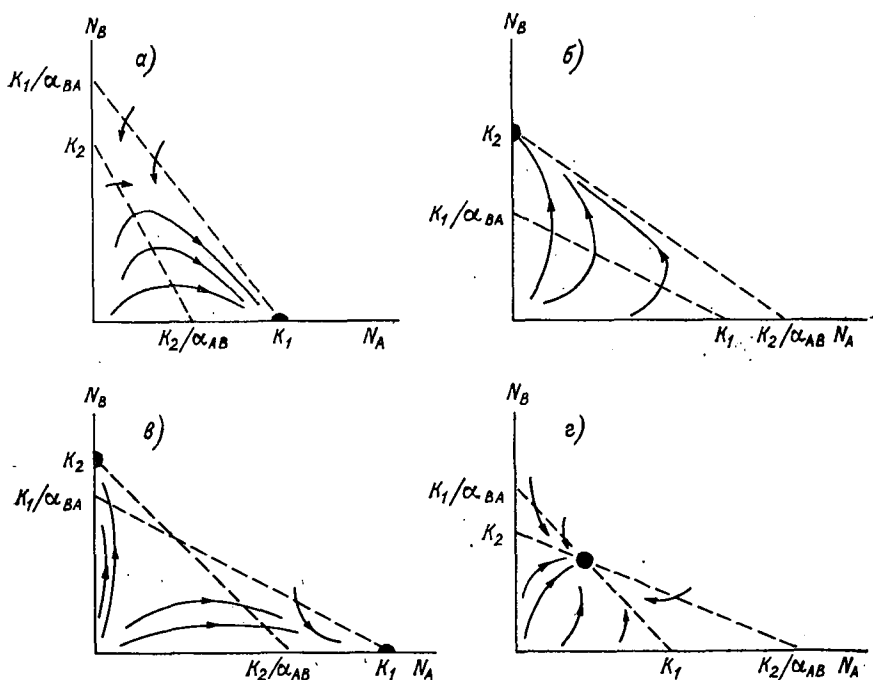


Рис. 3.1. Варианты расположения изоклин и траектории на фазовой плоскости (N_A, N_B) для системы (3.5) из двух конкурирующих популяций.

а) $\alpha_{BA} < K_1/K_2$; $\alpha_{AB} > K_2/K_1$ (выживает вид N_A); б) $\alpha_{BA} > K_1/K_2$; $\alpha_{AB} < K_2/K_1$ (выживает вид N_B); в) $\alpha_{BA} > K_1/K_2$; $\alpha_{AB} > K_2/K_1$ (выживает один из видов в зависимости от начальных условий); г) $\alpha_{BA} < K_1/K_2$; $\alpha_{AB} < K_2/K_1$ (оба вида сосуществуют) [194, 195].

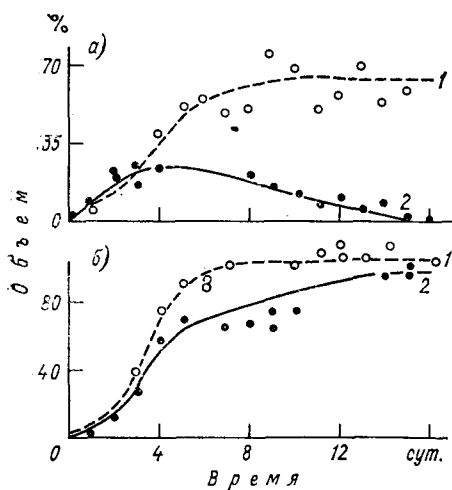


Рис. 3.2. Эксперименты Г. Ф. Гаузе с культурами простейших *Paramecium caudatum* (а) и *Paramecium aurelia* (б).

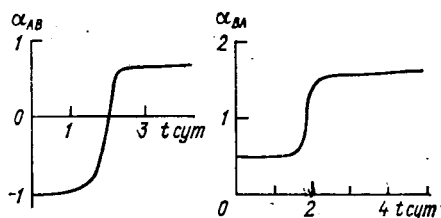
1 — логистические кривые свободного роста изолированных культур; 2 — результаты их совместного выращивания (*P. aurelia* вытесняет *P. caudatum*). По [46].

чальной численностью (по 20 экз. каждого вида на 1 пробирку). Гаузе наблюдал конкурентное вытеснение вида *Paramecium caudatum* видом *Paramecium aurelia*, динамика процесса вытеснения показана на рис. 3.2.

Вычисление коэффициентов конкуренции по экспериментальным данным показало, что величины α_{AB} и α_{BA} не остаются постоянными, динамика их изменений во времени схематически изображена на рис. 3.3. В первые два дня опытов важное значение имела не конкуренция за пищу, а взаимодействия на уровне метаболитов. Присутствие *P. aurelia* увеличивало скорость роста *P. caudatum* по сравнению с контрольным опытом ($\alpha_{AB} < 0$), а *P. caudatum*, в свою очередь, оказывал слабое угнетающее воздействие на *P. aurelia* ($\alpha_{BA} \approx 0,5$). В последующие дни коэффи-

Рис. 3.3. Схематическое изображение динамики коэффициентов конкуренции [см. уравнения (3.5)] при совместном выращивании *P. caudatum* и *P. aurelia* (по данным Г. Ф. Гаузе [46]).

α_{AB} — коэффициент влияния *P. aurelia* на *P. caudatum*; α_{BA} — коэффициент обратного влияния.



циенты конкуренции становились пропорциональными количеству потребленной пищи ($\alpha_{AB} = 0,6$; $\alpha_{BA} = 1,5$). В плотных культурах при повышенной концентрации метаболитов более чувствительный *P. caudatum* испытывает угнетающее влияние *P. aurelia*, что дополнительно способствует вытеснению этого вида из смешанной культуры. Специальные опыты с выращиванием смешанных культур в кондиционированной среде (с низким содержанием метаболитов) показали, что в этом случае на начальном этапе роста *P. caudatum* не отстает, а даже опережает *P. aurelia*.

Итоги своих экспериментов Г. Ф. Гаузе сформулировал в виде правила конкурентного исключения: «... Два вида, конкурирующие за ограниченные ресурсы, могут сосуществовать, только если они подавляют рост конкурирующего вида меньше, чем свой собственный рост» [194].

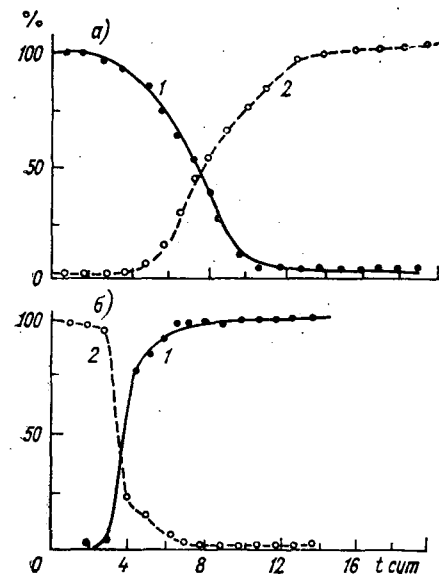
Эксперименты Гаузе были повторены в 1969 г. американским ученым Вандермеером с более широким набором видов [320]. Обширные исследования конкуренции между двумя видами жуков — мучными хрущачами *Tribolium castaneum* и *Tribolium confusum* выполнил Парк [276, 277]. При введении смешанной культуры на просеянной муке один из видов (*T. castaneum* при $t > 29^\circ\text{C}$ и *T. confusum* при $t < 29^\circ\text{C}$), исчезал примерно через год, а популяция другого достигала плотности, какую он имел обычно в чистой культуре. Аналогичные эксперименты были проведены Кромби, изучавшим конкуренцию, между жуками *Ory-*

zeophilus surinamensis (суринамский мукоед) и *Tribolium confusum* (малый мучной хрущак) [185]. В однородной среде (мука мелкого помола) конкурентным доминантом оказывался мучной хрущак *T. confusum*; при наличии убежищ для куколок суринамского мукоеда в виде кусков стеклянной трубки или зерен пшеницы, защищавших от поедания хрущак, оба вида сосуществовали. Эйала [166, 167] исследовал конкуренцию у близкородственных видов плодовой мушки *Drosophila* (*D. pseudo-obscura* и *D. serrata*). При выращивании смешанных популяций мух методом субкультуры (с периодическим переводом взрослых мух на свежий субстрат) были получены следующие результаты: при температурах ниже 19°C *D. pseudo-obscura* вытесняла *D. serrata*; при температурах выше 25°C результат конкуренции был обратным; при температуре 23,5°C оба вида могли сосуществовать неопределенно долго.

Перечисленные эксперименты по конкуренции, а также ряд других (с мышами, растениями и т. д. [33, 226, 325]) в целом

Рис. 3.4. Конкуренция между водорослями *Thalassiosira pseudonana* (1) и *Phaeodactylum tricornerutum* (2) за аммонийный азот (NH_4) при различных температурах.

а) $T = 20^\circ\text{C}$; б) 25°C [199].



дают хорошее экспериментальное подтверждение принципа конкурентного исключения, хотя выявили ряд факторов непитцевого происхождения, которые могут влиять на исход конкуренции.

Возвращаясь к формулам (3.2), нетрудно видеть, что конкурентные возможности вида определяются его эколого-физиологическими характеристиками ϵ , K , μ_{\max} . Эти параметры не являются строго фиксированными величинами и зависят от освещенности, температуры и других факторов. При разных условиях среды результаты конкуренции двух видов за один компонент питания могут оказаться прямо противоположными, как это и произошло в опытах Кромби и Эйалы; один из экспериментов с микроводорослями представлен на рис. 3.4: в системе из двух видов *Phaeodactylum tricornerutum*, *Thalassiosira pseudonana*, конкурирующих за аммонийный азот, разные виды доминируют в зависимости от температуры [199].

3.2. Модели конкуренции за незаменимые компоненты питания

В настоящем параграфе будут рассмотрены математические модели конкуренции между организмами одного трофического уровня в предположении жесткого переключения с одного лимитирующего фактора на другой.

3.2.1. Модели Л-систем

Общий методический подход к исследованию моделей биоценологических систем с лимитирующими факторами, так называемых Л-систем, был разработан в 1960-е годы И. А. Полетаевым [51, 115, 116]. Модели биоценозов рассматриваются И. А. Полетаевым как химические системы, в которых процессы протекают в строго фиксированных стехиометрических пропорциях. Общая интенсивность процесса определяется при этом составляющими, которые являются наиболее дефицитными. При разных состояниях процессов в дефиците могут оказаться то одни, то другие ресурсы, что приводит к переключению закономерностей, управляющих системой. При составлении математической модели системы оказывается, что строение основных уравнений изменяется в зависимости от значений переменных. Для описания переключений процессов в биосистемах И. А. Полетаевым использовался принцип минимума Либиха.

Характерным свойством моделей Л-систем является разбиение фазового пространства состояний системы на области, внутри которых имеет место постоянство набора лимитирующих факторов. На границе двух соседних областей по крайней мере для одного из процессов лимитирующий фактор меняется.

Методический подход, предложенный И. А. Полетаевым, позволяет совместить в рамках одной модели широкий круг различных динамических режимов, что придает системе большую гибкость и разнообразие функционирования. Л-системы широко используются в математической экологии, специфика их построения и исследования будет продемонстрирована в следующих параграфах на примерах моделей конкуренции между видами одного и разных трофических уровней.

3.2.2. Конкуренция двух видов за два ресурса питания

Необходимость детального теоретического исследования моделей конкуренции была продиктована в первую очередь практическими задачами промышленной микробиологии, поскольку при выращивании в культиваторах ценных видов микроорганизмов, необходимых, например, для производства антибиотиков, нередко происходило массовое развитие посторонних видов, которые в ряде случаев полностью вытесняли исходную культуру или устойчиво сосуществовали с ней.

Простейшая модель конкуренции двух видов организмов за два взаимозаменяемых ресурса питания была подробно исследована в работах Н. С. Абросова [2, 3]. Динамика сообщества из двух популяций X_1 , X_2 , потребляющих взаимозаменяемые компоненты питания S_1 , S_2 в режиме непрерывного (хемостатного) культивирования, описывается системой уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dX_i}{dt} &= X_i(\mu_i - D), \quad i = 1, 2, \\ \frac{dS_j}{dt} &= D(S_j^0 - S_j) - \sum_i \frac{\mu_i X_i}{Y_{ij}}, \quad j = 1, 2, \end{aligned} \quad (3.8)$$

где скорость роста i -й популяции определяется концентрацией субстрата, дающего наименьшую скорость роста (первый вариант смены факторов лимитирования, см. п. 2.5):

$$\mu_i = \min_{j=1,2} \left\{ \frac{\mu_{mj} S_j}{K_{ij} + S_j} \right\},$$

или, используя кусочно-гладкую аппроксимацию формулы Моно:

$$\mu_i = \min \{ \mu_{mi}; \beta_{i1} S_1; \beta_{i2} S_2, \dots, \beta_{im} S_m \}, \quad (3.9)$$

где β_{ij} — коэффициент приспособленности i -го вида к j -му компоненту питания.

Варианты модели, аналогичные (3.8), рассматривались также рядом зарубежных авторов [306, 314, 315].

Исследование условий существования и устойчивости стационарных состояний модели (3.8) дало следующие основные результаты.

1. Если разделение ресурсов между видами невозможно (оба вида потребляют преимущественно один и тот же ресурс), то конкурентным доминантом в системе становится один вид (при любых S_1^0 , S_2^0), имеющий максимальный коэффициент роста β на лимитирующем ресурсе, т. е. выполняется принцип Гаузе.

2. Если виды потребляют преимущественно разные ресурсы, то исход конкуренции зависит от соотношения компонентов питания в поступающей на вход культиватора питательной среде. Плоскость (S_1^0, S_2^0) разбивается в этом случае на четыре области устойчивого равновесия: вымывания обоих видов из системы, доминирования вида X_1 или X_2 ; сосуществования обоих видов. Расположение областей на плоскости (S_1^0, S_2^0) показано на рис. 3.5. Область сосуществования видов X_1 и X_2 ограничена прямыми

$$\begin{aligned} S_2^0 &= \frac{Y_{11}}{Y_{12}} \left(S_1^0 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}}, \\ S_2^0 &= \frac{Y_{21}}{Y_{22}} \left(S_1^0 - \frac{D}{\beta_{21}} \right) + \frac{D}{\beta_{12}}. \end{aligned} \quad (3.10)$$

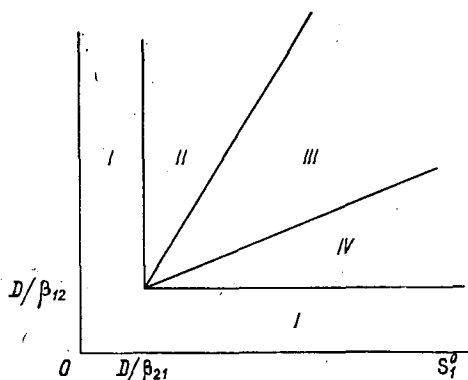
Таким образом, модель конкуренции (3.8) предсказывает су-

ществование только простых стационарных режимов — однокомпонентных и двухкомпонентных сообществ.

В. В. Алексеевым [9] была предложена модель конкуренции между микроводорослями в замкнутой экосистеме с описанием механизма лимитирования в точном соответствии с принципом Либиха (второй вариант описания смены лимитирования, см. п. 2.5). Модель была построена в предположении, что элементный химический состав организмов фиксирован и каждый вид потребляет биогены в пропорциях, соответствующих соотношению элементов в клетках водоросли. Например, i -я популяция водорос-

Рис. 3.5. Области устойчивых исходов конкуренции двух видов за два ресурса питания [модель (3.8)] на плоскости ресурсов (S_1^0, S_2^0) .

I — оба вида вымирают; II — доминирует вид X_1 ; III — оба вида сосуществуют; IV — доминирует вид X_2 .



лей потребляет компоненты питания S_j ($j=1, \dots, m$) в соотношении

$$\alpha_1^i : \alpha_2^i : \alpha_3^i \dots \alpha_m^i,$$

где α_k^i — содержание k -го элемента в клетках данного вида.

Смена лимитирования между i -м и l -м компонентами питания происходит при смене знака выражения

$$\frac{S_i(t)}{\alpha_i} - \frac{S_l(t)}{\alpha_l}. \quad (3.11)$$

Если выражение (3.11) положительно, то в экологическом минимуме оказывается элемент S_l , если отрицательно — S_i . Уравнения динамики биомасс в случае конкуренции двух видов микроводорослей за два незаменимых элемента питания S_1 и S_2 имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= -\varepsilon M + M\Phi_1(S_1, S_2), \\ \frac{dM'}{dt} &= -\varepsilon' M' + M'\Phi_2(S_1, S_2), \\ \Phi_1(S_1, S_2) &= \frac{\gamma_1 S_1}{K_1 + S_1} \frac{1 + \text{sign}(S_2/\alpha_2 - S_1/\alpha_1)}{2} + \\ &+ \frac{\gamma_2 S_2}{K_2 + S_2} \frac{1 + \text{sign}(S_1/\alpha_1 - S_2/\alpha_2)}{2}, \\ \Phi_2(S_1, S_2) &= \frac{\gamma_1' S_1}{K_1' + S_1} \frac{1 + \text{sign}(S_2/\alpha_2' - S_1/\alpha_1')}{2} + \end{aligned} \quad (3.12)$$

$$+ \frac{\gamma_2' S_2}{K_2' + S_2} \frac{1 + \text{sign}(S_1/\alpha_1' - S_2/\alpha_2')}{2},$$

где M — биомасса вида (на 1 объем воды); ε — коэффициенты естественной смертности; γ_1, γ_2 — максимальные скорости роста биомассы вида M при лимитировании биогенами S_1 и S_2 ; K_1, K_2 — константы полунасыщения для вида M при лимитировании биогенами S_1, S_2 ; обозначения со штрихом соответствуют величинам, характеризующим биомассу вида M' .

Первоначально рассмотрим модель конкуренции для системы с замкнутым круговоротом элементов питания. Условия сохранения общего запаса каждого из элементов имеют вид

$$\begin{aligned} \alpha_1 M + \alpha_1' M' + S_1 &= A_1, \\ \alpha_2 M + \alpha_2' M' + S_2 &= A_2, \end{aligned} \quad (3.13)$$

где A_1, A_2 — общие запасы первого и второго элементов питания в системе.

Прежде чем приступить к выкладкам, сделаем одно замечание относительно специфики модели (3.12) — (3.13). В модели предполагается, что смена лимитирующего биогена для всей популяции происходит мгновенно, это и отражает функция $\text{sign}(x)$. В любой момент времени выполняется принцип Либиха, и скорость роста определяется одним лимитирующим биогеном. Однако очевидно, что в реальных системах смена лимитирования совершается за некоторый промежуток времени, в течение которого принцип Либиха не выполняется ни для отдельных организмов, ни для популяции в целом. Поскольку адаптационные процессы, сопровождающие смену лимитирования, в модели не учитываются, для уравнений (3.12) — (3.13) характерно скачкообразное изменение скоростей роста биомасс при смене лимитирующего фактора.

Наше исследование стационарных исходов конкуренции в системе (3.12) — (3.13) будет заключаться в выделении набора областей, не содержащих переключений по лимитированию, и определении всех устойчивых стационарных точек, возможных в каждой такой области. Объединение результатов даст полную картину конкуренции в фитоценозе. В общем случае размеры областей устойчивости зависят от параметров A_1 и A_2 , характеризующих общие запасы биогенов в системе, а также от начальных значений биомасс $M(0), M'(0)$. Поэтому теоретический расчет будет сопровождаться иллюстрацией результатов на плоскости биогенов (A_1, A_2) и на фазовой плоскости (M, M') [24].

Упростим выражения, стоящие под знаком sign в (3.12), выразив S_1 и S_2 через M и M' с помощью уравнений (3.13). Получим

$$\begin{aligned} \text{sign}(S_2/\alpha_2 - S_1/\alpha_1) &\equiv \text{sign}(\alpha_1 S_2 - \alpha_2 S_1) \equiv \text{sign}(H_1 - \delta M'), \\ \text{sign}(S_2/\alpha_2' - S_1/\alpha_1') &\equiv \text{sign}(H_2 + \delta M), \end{aligned} \quad (3.14)$$

где через H_1 , H_2 , δ обозначены комбинации параметров

$$\begin{aligned} H_1 &= \alpha_1 A_2 - \alpha_2 A_1, \\ H_2 &= \alpha'_1 A_2 - \alpha'_2 A_1, \\ \delta &= \alpha_1 \alpha'_2 - \alpha_2 \alpha'_1. \end{aligned} \quad (3.15)$$

Для определенности будем считать, что δ — положительная величина, т. е.

$$\alpha_1/\alpha_2 > \alpha'_1/\alpha'_2. \quad (3.16)$$

Величины H_1 и H_2 зависят лишь от параметров A_1 , A_2 , что позволяет разбить положительный квадрат плоскости биогенов (A_1 , A_2) на три сектора с фиксированными знаками H_1 , H_2 , а именно: сектор I ($A_2 > A_1 \alpha'_2/\alpha'_1$), где $H_1 > 0$, $H_2 > 0$;

сектор II ($\alpha_2/\alpha_1 < A_2/A_1 < \alpha'_2/\alpha'_1$), где $H_1 > 0$, $H_2 < 0$;

сектор III ($A_2 < A_1 \alpha_2/\alpha_1$), где $H_1 < 0$, $H_2 < 0$.

Дальнейшее рассмотрение системы (3.12) — (3.13) будет проводиться по каждому сектору плоскости (A_1 , A_2) в отдельности.

В секторе I функция $\text{sign}(H_2 + \delta M)$ положительна независимо от величины M , поэтому всюду в секторе популяция M' лимитируется концентрацией биогена S_1 . Динамика популяции M' определяется уравнением

$$\frac{dM'}{dt} = -\varepsilon' M' + M' \gamma'_1 \frac{S_1}{K'_1 + S_1}. \quad (3.17)$$

Выражение $\text{sign}(H_1 - \delta M')$, определяющее динамику роста популяции M , может иметь разные знаки. Зависимость скорости роста вида M от начальной плотности популяции $M'(0)$ выражается следующим образом: при $M' < H_1/\delta$

$$\frac{dM}{dt} = -\varepsilon M + M \gamma_1 \frac{S_1}{K_1 + S_1}, \quad (3.18)$$

т. е. лимитирующим фактором является биоген S_1 ; при $M' > H_1/\delta$

$$\frac{dM}{dt} = -\varepsilon M + M \gamma_2 \frac{S_2}{K_2 + S_2}, \quad (3.19)$$

лимитирующим оказывается биоген S_2 .

Прямая $M' = H_1/\delta$ разбивает, таким образом, фазовую плоскость (M , M') на две области: в полосе, прилегающей к оси M' , динамика фитоценоза определяется уравнениями (3.17) и (3.18), на остальной части плоскости — уравнениями (3.17) и (3.19). Анализ устойчивости стационарных состояний (для малых отклонений) показал, что при $M' < H_1/\delta$ в фитоценозе нет устойчивых особых точек. Рассмотрение стационарных точек при $M' < H_1/\delta$ дает следующие результаты.

Нулевое состояние фитоценоза устойчиво при условии

$$A_1 < \min(\theta_1, \theta'_1),$$

$$\theta_1 = \frac{\varepsilon K_1}{\gamma_1 - \varepsilon}, \quad \theta'_1 = \frac{\varepsilon' K'_1}{\gamma'_1 - \varepsilon'}, \quad (3.20)$$

где θ_1, θ'_1 — минимальные концентрации биогена S_1 в среде, необходимые для существования соответственно видов M и M' .

Если общий запас биогена A_1 превышает критическое значение, определяемое (3.20), то устойчивым доминантом в системе становится вид, осуществляющий минимум из θ_1 и θ'_1 .

В итоге сектор I плоскости (A_1, A_2) разделяется прямой $A_1 = \min(\theta_1, \theta'_1)$ на «мертвую» зону и зону доминирования популяции, наиболее неприхотливой по отношению к биогену S_1 . Этот результат является вполне естественным, так как в секторе I, примыкающем к оси A_2 , биоген S_1 становится дефицитным для обеих популяций.

Совершенно аналогичные результаты получаются при рассмотрении сектора III, где лимитирующим является биоген S_2 .

Наибольший интерес представляет исследование конкуренции в среднем секторе II плоскости биогенов при $\alpha_2/\alpha_1 < A_2/A_1 < \alpha'_2/\alpha'_1$. Близкие по величине запасы обоих минеральных компонентов питания предполагают сложные конкурентные взаимоотношения между популяциями.

В секторе II знаки обеих сигнатур (3.14) могут меняться в зависимости от биомасс популяций M и M' .

Выпишем уравнения динамики фитоценоза для каждой из четырех возможных ситуаций.

При $M < |H_2|/\delta$; $M' < H_1/\delta$ имеем

$$\frac{dM}{dt} = M \left(-\varepsilon + \gamma_1 \frac{S_1}{K_1 + S_1} \right),$$

$$\frac{dM'}{dt} = M' \left(-\varepsilon' + \gamma'_2 \frac{S_2}{K_2 + S_2} \right); \quad (3.21)$$

при $M < |H_2|/\delta$; $M' > H_1/\delta$

$$\frac{dM}{dt} = M \left(-\varepsilon + \gamma_2 \frac{S_2}{K_2 + S_2} \right),$$

$$\frac{dM'}{dt} = M' \left(-\varepsilon' + \gamma'_2 \frac{S_2}{K'_2 + S_2} \right); \quad (3.22)$$

при $M > |H_2|/\delta$; $M' < H_1/\delta$

$$\frac{dM}{dt} = M \left(-\varepsilon + \gamma_1 \frac{S_1}{K_1 + S_1} \right),$$

$$\frac{dM'}{dt} = M' \left(-\varepsilon' + \gamma'_1 \frac{S_1}{K'_1 + S_1} \right); \quad (3.23)$$

при $M > |H_2|/\delta$; $M' > H_1/\delta$

$$\begin{aligned}\frac{dM}{dt} &= M \left(-\varepsilon + \gamma_2 \frac{S_2}{K_2 + S_2} \right), \\ \frac{dM'}{dt} &= M' \left(-\varepsilon' + \gamma_1' \frac{S_1}{K_1' + S_1} \right).\end{aligned}\quad (3.24)$$

Вариант динамики (3.21) описывает область лимитирования разными биогенами: популяции M — биогеном S_1 , популяции M' — биогеном S_2 . Эта конкурентная ситуация может иметь четыре исхода. Перечислим их.

Вымирание обеих популяций ($M = 0$, $M' = 0$)

Это состояние устойчиво, когда

$$A_1 < \theta_1; \quad A_2 < \theta_2', \quad (3.25)$$

где

$$\theta_2' = \frac{\varepsilon' K_2'}{\gamma_2' - \varepsilon'} \quad (3.26)$$

θ_2' — минимальная концентрация биогена S_2 , необходимая для выживания вида M' ; θ_1 определяется из (3.20)).

В дальнейшем местоположение точки (θ_1, θ_2') на плоскости запасов биогенов (A_1, A_2) будет для нас существенно, поэтому определим сразу условия ее нахождения в каждом из секторов I—III. Точка (θ_1, θ_2') принадлежит:

сектору I, если

$$\theta_1/\theta_2' < \alpha_1'/\alpha_2', \quad (3.27)$$

сектору II, если

$$\alpha_1'/\alpha_2' < \theta_1/\theta_2' < \alpha_1/\alpha_2, \quad (3.28)$$

сектору III, если

$$\theta_1/\theta_2' > \alpha_1/\alpha_2. \quad (3.29)$$

Доминирование вида M' ($M = 0$; $M' \neq 0$)

Плотность популяции и концентрации биогенов в этом случае устанавливаются на уровне

$$\begin{aligned}M' &= (A_2 - \theta_2')/\alpha_2', \\ M &= 0; \quad S_2 = \theta_2',\end{aligned}\quad (3.30)$$

$$S_1 = A_1 - (A_2 - \theta_2')\alpha_1'/\alpha_2'.$$

Этот исход является устойчивым при следующих ограничениях на параметры:

$$A_2 > \theta'_2, \quad (3.31)$$

$$A_2 > \frac{\alpha'_2}{\alpha_1} A_1 + \theta'_2 - \frac{\alpha'_2}{\alpha_1} \theta'_1, \quad (3.32)$$

$$A_2 > \frac{\alpha'_2}{\alpha_1} \left(A_1 - \frac{\alpha_1}{\alpha_2} \theta'_2 \right) + \theta'_2. \quad (3.33)$$

Выражения (3.32), (3.33) определяют на плоскости (A_1, A_2) прямые, параллельные верхнему лучу сектора II. Прямая (3.32) проходит через точку (θ_1, θ'_2) , прямая (3.33) — через точку пересечения ординаты $A_2 = \theta'_2$ с нижним лучом сектора II.

Нетрудно видеть, что область доминирования вида M' оказывается пустой, если точка (θ_1, θ'_2) принадлежит I сектору, и имеет вид полосы, примыкающей к верхнему лучу среднего сектора в остальных случаях.

Доминирование вида M ($M' = 0$; $M \neq 0$)

Стационарная плотность популяции M и концентрации биогенов определяются формулами

$$\begin{aligned} M &= (A_1 - \theta_1)/\alpha_1, \\ M' &= 0; \quad S_1 = \theta_1, \\ S_2 &= A_2 - (A_1 - \theta_1) \alpha_2/\alpha_1. \end{aligned} \quad (3.34)$$

Условия положительности и устойчивости данного стационара следующие:

$$A_1 > \theta_1, \quad (3.35)$$

$$A_2 < \frac{\alpha_2}{\alpha_1} (A_1 - \theta_1) + \theta'_2, \quad (3.36)$$

$$A_2 < \frac{\alpha_2}{\alpha_1} (A_1 - \theta_1) + \frac{\alpha'_2}{\alpha_1} \theta_1. \quad (3.37)$$

Прямые (3.36) и (3.37) параллельны нижнему лучу сектора II, проходят соответственно через точку (θ_1, θ'_2) и точку пересечения абсциссы $A_1 = \theta_1$ с верхним лучом. Область устойчивости пуста, если точка (θ_1, θ'_2) лежит в III секторе плоскости биогенов, и ограничена полосой, примыкающей к нижней границе среднего сектора в двух других случаях.

Существование видов M и M'

В установившемся режиме состояние фитоценоза описывается формулами

$$\begin{aligned} M &= [\alpha'_2 (A_1 - \theta_1) - \alpha'_1 (A_2 - \theta'_2)]/\delta, \\ M' &= [\alpha_1 (A_2 - \theta'_2) - \alpha_2 (A_1 - \theta_1)]/\delta, \\ S_1 &= \theta_1; \quad S_2 = \theta'_2. \end{aligned} \quad (3.38)$$

Стационарные плотности биомасс положительно определены между прямыми (3.32) и (3.36) с дополнительным условием (3.28). Состояние устойчиво с учетом (3.16) всюду в области существования. Таким образом, конкурирующие виды M и M' могут сосуществовать, если параметры A_1 и A_2 заданы внутри области, имеющей вид сектора с вершиной в точке (θ_1, θ'_2) и сторонами, параллельными лучам сектора II. Подчеркнем, кроме того, что два вида могут сосуществовать только в том случае, когда точка (θ_1, θ'_2) принадлежит среднему сектору плоскости биогенов.

Вариант динамики фитоценоза (3.24), так же, как и (3.21), описывающий лимитирование популяций разными биогенами, не имеет устойчивых состояний равновесия.

Вариант динамики (3.22), когда оба вида ограничены S_2 , имеет один стационар (доминирование популяции M'), совпадающий по значению с (3.30). Область устойчивости, однако, отличается от (3.31)—(3.33) и ограничена совместным выполнением неравенств

$$A_2 < \frac{\alpha_2'}{\alpha_1} \left(A_1 - \frac{\alpha_1}{\alpha_2} \theta'_2 \right) + \theta'_2, \quad (3.39)$$

$$\theta'_2 < \theta_2. \quad (3.40)$$

На плоскости (A_1, A_2) доминирование вида M' с плотностью популяции, превышающей величину H_1/δ (условие, при котором справедливы уравнения (3.22)), возможно в секторе с вершиной в точке $((\alpha_1/\alpha_2)\theta'_2; \theta'_2)$, нижним лучом совпадающим и верхним лучом параллельным соответствующим лучам сектора II. Следует отметить, что состояние устойчиво, если вид M' более неприхотлив по отношению к биогену S_2 , чем вид M , т. е. когда $\theta'_2 < \theta_2$.

Это требование естественно, так как оба вида конкурируют за S_2 .

Уравнения (3.23), характеризующие конкуренцию популяций за компонент питания S_1 , имеют одну равновесную точку — доминирование вида M . Плотность биомассы и концентрации биогенов определяются формулами (3.34). Положительность и устойчивость равновесия достигается при выполнении условия (3.35) и неравенств

$$A_2 > \frac{\alpha_2}{\alpha_1} (A_1 - \theta_1) + \frac{\alpha_2'}{\alpha_1} \theta_1, \quad (3.41)$$

$$\theta_1 < \theta'_1. \quad (3.42)$$

Область доминирования вида M с плотностью биомассы выше значения $|H_2|/\delta$ имеет вид сектора с вершиной в точке $(\theta_1; (\alpha'_2/\alpha'_1)\theta_1)$, у которого верхний луч совпадает, а нижний параллелен соответствующим лучам сектора II. В данном случае доминирующей оказывается популяция с наименьшей потребностью в биогенном элементе S_1 .

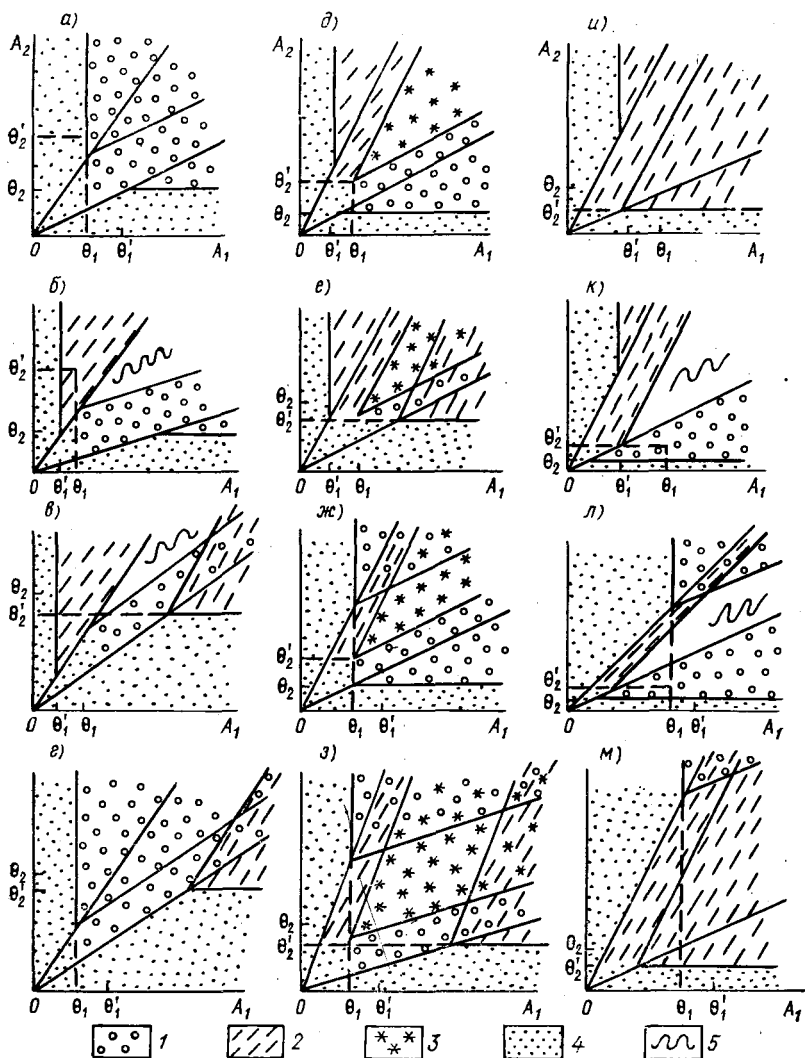


Рис. 3.6. Расположение областей устойчивых исходов конкуренции в двух-компонентном фитоценозе (3.12)—(3.13) на плоскости ресурсов (A_1 , A_2).

1 — доминирование вида M ; 2 — доминирование вида M' ; 3 — сосуществование видов; 4 — вымирание обоих видов; 5 — автоколебания; совмещенные обозначения — триггеры (исход конкуренции зависит от начальных условий).

Результаты теоретических расчетов представлены на рис. 3.6 в виде вариантов разбиения плоскости биогенов (A_1, A_2) на области устойчивых исходов конкуренции между водорослями. Всего возможно 12 различных способов заполнения плоскости биогенов, при этом выделяются три группы вариантов в зависимости от местоположения точки (θ_1, θ'_2) , т. е. от выполнения одного из неравенств (3.27) — (3.29). Рисунки 3.6 а—г относятся к случаю расположения точки (θ_1, θ'_2) в I секторе; рис. 3.6 д—з — точка (θ_1, θ'_2) во II секторе; рис. 3.6 и—м — точка (θ_1, θ'_2) в III секторе. Внутри каждой группы возможны 4 сочетания взаимного расположения точек θ_1 и θ'_1 на оси A_1 и точек θ_2, θ'_2 на оси A_2 . Напомним, что величины θ определяют приспособленность популяций к дефициту того или иного биогенного элемента.

Нетрудно видеть, что кроме простых вариантов (см. рис. 3.6 а, д, и), где области доминирования плотно прилегают друг к другу, существуют варианты, когда различные исходы накладываются, образуя двойные и даже тройные триггеры (области, где исход конкуренции зависит от начальных значений биомасс).

В ряде случаев между границами областей имеются разрывы, внутри которых отсутствуют какие-либо устойчивые равновесные состояния модели (3.12) — (3.13). Для замкнутой системы неустой-

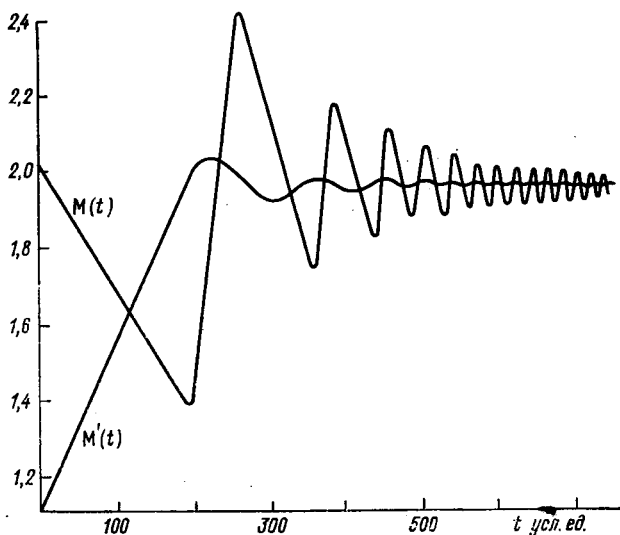


Рис. 3.7. Автоколебательный режим в двухкомпонентном фитоценозе со сложным лимитированием по питанию.

$$\varepsilon = \varepsilon' = 0,01; \alpha'_1 = \alpha_2 = 1/3; \alpha'_2 = \alpha_1 = 2/3; \gamma_1 = \gamma'_1 = \gamma_2 = \gamma'_2 = 0,11;$$

$$K_1 = 30; K_2 = 5; A_1 = 4; A_2 = 3; K'_1 = K'_2 = 10.$$

Параметры соответствуют области неустойчивости на рис. 3.6 к.

чивость стационарных решений означает возникновение колебаний биомасс. На рис. 3.7 показан режим автоколебаний биомасс водорослей в фитоценозе, полученный интегрированием уравнений (3.12), (3.13) на ЭВМ. Параметры, выбранные для расчета, соответствуют на плоскости (A_1, A_2) области неустойчивости на рис. 3.6к. Плотности биомасс колеблются с одинаковой частотой, причем фазы сдвинуты на $\frac{\pi}{2}$. В процессе установления частота менялась, что свидетельствует о приближении траекторий к предельному циклу.

Наличие триггерных ситуаций в фитоценозе становится понятным, если вспомнить, что системы уравнений (3.21) — (3.24) описывают одну и ту же модель (3.12) — (3.13) при разных начальных биомассах популяций. На рис. 3.8 изображены все возможные

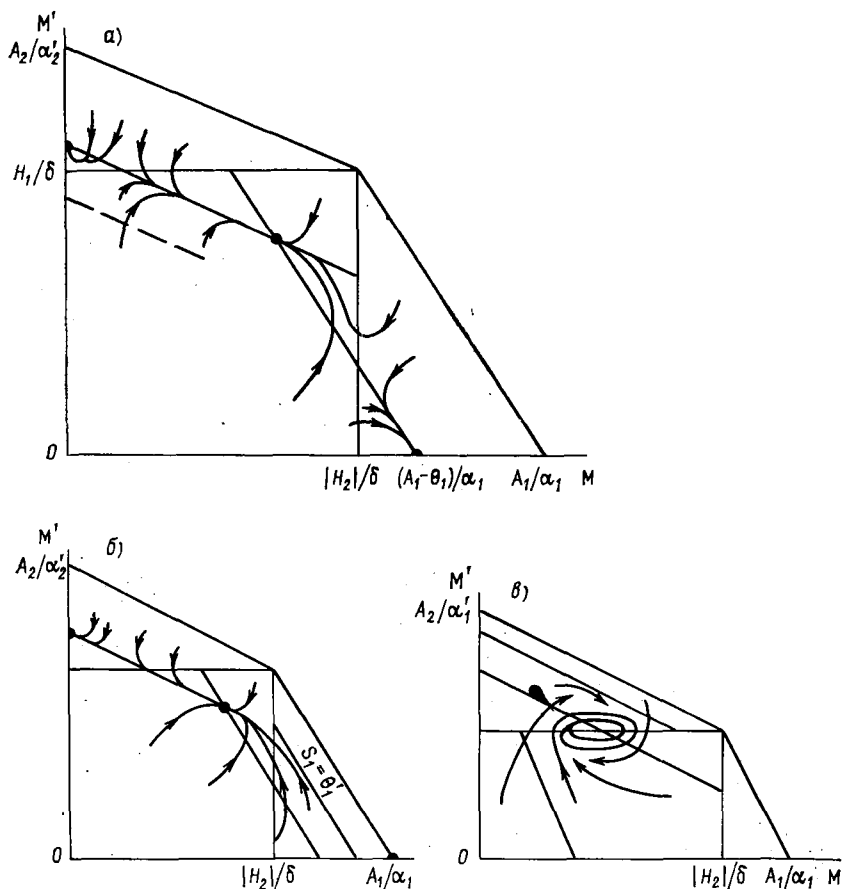


Рис. 3.8. Поведение траекторий биомасс видов на фазовой плоскости (M, M') .

а — тройной триггер; б — двойной триггер; в — режим автоколебаний.

триггерные режимы в системе, где исход конкуренции зависит от начальных условий.

Рассмотрим более подробно триггерные режимы в модели. Для этого изобразим поведение траекторий на фазовой плоскости (M, M') . Рассмотрим случай задания параметров A_1, A_2 в секторе II плоскости биогенов. Из уравнений сохранения масс (3.13) следует, что реально возможные значения биомасс ограничены на фазовой плоскости областью под прямыми

$$\alpha_1 M + \alpha_1' M' = A_1, \quad (3.43)$$

$$\alpha_2 M + \alpha_2' M' = A_2. \quad (3.44)$$

Условия (3.43), (3.44) определяют предельное увеличение биомасс M, M' , при которых концентрации биогенов в среде становятся равными нулю и дальнейшее развитие фитоценоза становится невозможным.

Учитывая дополнительно (3.16) и (3.18), получим, что область возможных значений биомасс имеет вид четырехугольника, прилегающего к осям координат. Вершины его на фазовой плоскости расположены в точках $(0, 0)$, $(0, A_2/\alpha_2')$, $(A_1/\alpha_1, 0)$, $(|H_2|/\delta, H_1/\delta)$, как показано на рис. 3.8. Все возможные стационарные точки находятся внутри четырехугольника, их положение определяется из (3.30), (3.34), (3.38). Динамика, описываемая уравнениями (3.22), справедлива в треугольной области выше линии $M' = H_1/\delta$, уравнения (3.23) — в области справа от линии $M = |H_2|/\delta$. В прямоугольной области вблизи начала координат поведение фитоценоза отражают уравнения (3.21).

Линии перемены знаков производных dM/dt и dM'/dt для уравнений (3.22) представляют собой две прямые, параллельные (3.44):

$$S_2 = 0_2; \quad S_2 = 0_2'. \quad (3.45)$$

Линии смены знака производных для уравнений (3.23) — это прямые, параллельные (3.43):

$$S_1 = 0_1; \quad S_2 = 0_1'. \quad (3.46)$$

В уравнениях (3.21) производные меняют знаки на прямых

$$S_1 = 0_1; \quad S_2 = 0_2'. \quad (3.47)$$

Скорость роста популяции положительна, если фазовая точка расположена ниже прямой минимума биогенов для данного вида, и отрицательна в обратном случае. Несколько фазовых траекторий, полученных на ЭВМ, изображены на рис. 3.8. Интересно, что траектории из начальной точки стремятся кратчайшим путем приблизиться к ближайшей прямой минимума биогенов в среде и далее движутся вдоль нее к стационарному значению. Специфический характер траекторий отражает явление аутостабилизации, т. е. выхода на минимум концентрации лимитирующего компо-

нента питания в среде задолго до установления равновесия в системе, независимо от начальных биомасс видов и начальной концентрации биогена в среде.

Нетрудно видеть (см. рис. 3.8), что каждая стационарная точка на фазовой плоскости может оказаться как устойчивой, так и неустойчивой в зависимости от взаимного расположения линий перемены знака (3.45) — (3.47). На рис. 3.8 а представлен случай, когда все три стационара устойчивы — тройной триггер; рис. 3.8 б — это двойной триггер; на рис. 3.8 в все равновесные точки неустойчивы, траектории выходят на предельный цикл.

Таким образом, выбирая нужное сочетание физиологических параметров на одном из вариантов рис. 3.8 и значения A_1 , A_2 , соответствующие требуемому исходу конкуренции, можно автоматически получить доминирование нужного вида водоросли. Для триггерных режимов начальные концентрации биомасс определяют по изображению на фазовой плоскости.

Полное исследование структуры конкурентных исходов даже в рассмотренном простом примере фитоценоза из двух видов с двумя лимитирующими компонентами питания показывает богатые возможности получения разнообразных режимов культивирования микроорганизмов и дает рекомендации для сознательного управления ростом и конкурентными отношениями в биоценозах одного трофического уровня.

3.2.3. Конкуренция в проточной системе

При исследовании модели конкуренции в фитоценозе для замкнутой системы рассматривались только установившиеся режимы, процессы перехода к равновесному состоянию во внимание не принимались. Для проточных систем, в отличие от замкнутых, сбалансированных по массе, характерны сложные и длительные переходные процессы, занимающие в ряде случаев десятки дней даже в специальных лабораторных условиях [259]. Эта особенность открытых систем приводит к существенным трудностям при создании искусственных экосистем и при прогнозировании изменений в естественных водоемах, связанных с антропогенным воздействием.

В настоящем параграфе мы установим соотношение между динамикой проточной и замкнутой по веществу систем на примере фитоценоза и проанализируем качественный характер переходных процессов в открытой экосистеме.

Запишем уравнения динамики фитоценоза (3.12) для проточной системы. Уравнения (3.12), описывающие динамику биомасс M и M' , остаются неизменными; для концентраций биогенных элементов S_1 и S_2 в среде имеем [25]

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= D(S_1^0 - S_1) - \alpha_1 M \Phi_1(S_1, S_2) - \alpha'_1 M' \Phi_2(S_1, S_2), \\ \frac{dS_2}{dt} &= D(S_2^0 - S_2) - \alpha_2 M \Phi_1(S_1, S_2) - \alpha'_2 M' \Phi_2(S_1, S_2). \end{aligned} \quad (3.48)$$

Систему (3.12), (3.48) можно частично проинтегрировать, выразив зависимости двух переменных, например S_1 и S_2 , от времени в явном виде [4, 25].

Исключая $\Phi_1(S_1, S_2)$ и $\Phi_2(S_1, S_2)$ из (3.12), (3.48) и делая замену переменных

$$\begin{aligned} Z_1 &= S_1 - S_1^0 + \alpha_1 M + \alpha_1' M', \\ Z_2 &= S_2 - S_2^0 + \alpha_2 M + \alpha_2' M', \end{aligned} \quad (3.49)$$

систему (3.48) можно свести к простейшим уравнениям

$$\frac{dZ_i}{dt} + DZ_i = 0, \quad i = 1, 2, \quad (3.50)$$

откуда $Z_i(t) = Z_i(0) \exp(-Dt)$.

Возвращаясь к исходным переменным, получим для $S_1(t)$, $S_2(t)$ выражения

$$\begin{aligned} S_1(t) &= S_1^0 - \alpha_1 M - \alpha_1' M' + Z_1(0) \exp(-Dt), \\ S_2(t) &= S_2^0 - \alpha_2 M - \alpha_2' M' + Z_2(0) \exp(-Dt), \end{aligned} \quad (3.51)$$

где

$$\begin{aligned} Z_1(0) &= S_1(0) - S_1^0 - \alpha_1 M(0) + \alpha_1' M'(0), \\ Z_2(0) &= S_2(0) - S_2^0 + \alpha_2 M(0) + \alpha_2' M'(0). \end{aligned} \quad (3.52)$$

Следует отметить, что начальные концентрации биогенов в среде $S_1(0)$, $S_2(0)$ могут значительно отличаться от концентраций S_1^0 , S_2^0 в поступающей с протоком питательной среде. Такие ситуации возникают при смене питательных сред в процессе культивирования.

С учетом (3.51) можно упростить выражения, стоящие под знаком sign , а именно:

$$\text{sign}\left(\frac{S_2}{\alpha_2} - \frac{S_1}{\alpha_1}\right) \equiv \text{sign}\{H_1 - \delta M' + [\alpha_1 Z_2(0) - \alpha_2 Z_1(0)] \exp(-Dt)\}, \quad (3.53)$$

$$\text{sign}\left(\frac{S_2}{\alpha_2} - \frac{S_1}{\alpha_1}\right) \equiv \text{sign}\{H_2 + \delta M - [\alpha_1' Z_2(0) - \alpha_2' Z_1(0)] \exp(-Dt)\},$$

где H_1 , H_2 , δ имеют смысл, аналогичный (3.15), где $S_1^0 = A_1$, $S_2^0 = A_2$.

Легко видеть, что, за исключением экспоненциально затухающего члена, выражения (3.53) совпадают с выражениями, стоящими под знаком sign в замкнутой системе (3.14). Таким образом, проточная система имеет те же стационарные состояния, что и замкнутая система с запасами биогенных элементов S_1^0 и S_2^0 . Очевидно, однако, что за время перехода к равновесному состоянию знаки сигнатур (3.53) могут неоднократно меняться, т. е.

будут происходить смены лимитирующих факторов для каждой популяции, не характерные для замкнутой системы.

Для того чтобы понять закономерности смены факторов лимитирования в переходном процессе, обратимся снова к формулам (3.51). Поскольку общие запасы биогенов A_1 и A_2 в экосистеме можно выразить как

$$\begin{aligned} A_1 &= S_1 + \alpha_1 M + \alpha'_1 M', \\ A_2 &= S_2 + \alpha_2 M + \alpha'_2 M', \end{aligned} \quad (3.54)$$

уравнения (3.51) приобретают вид

$$\begin{aligned} A_1(t) &= S_1^0 + Z_1(0) \exp(-Dt), \\ A_2(t) &= S_2^0 + Z_2(0) \exp(-Dt), \end{aligned} \quad (3.55)$$

следовательно, установление равновесия в проточной системе сводится к изменению экосистемы таким образом, что содержание каждого из биогенов становится равным его поступлению.

Изобразим переходной процесс на плоскости биогенов (A_1, A_2). Исключая из (3.55) время, получим, что в течение перехода к равновесию проточная система на плоскости (A_1, A_2) движется вдоль отрезка прямой

$$A_2 = \frac{Z_2(0)}{Z_1(0)} (A_1 - S_1^0) + S_2^0 \quad (3.56)$$

в направлении от начальной точки с координатами ($S_1(0); S_2(0)$) к точке с координатами (S_1^0, S_2^0).

Как видно из рис. 3.6, плоскость (A_1, A_2) для системы конкурирующих водорослей представляет собой мозаичную совокупность областей существования различных устойчивых стационарных состояний. Во время переходного процесса система, двигаясь вдоль отрезка прямой (3.56), попадает последовательно в зоны различного конкурентного доминирования, причем из рис. 3.6 можно определить, какие именно состояния будет проходить система.

В пределах каждой зоны доминирования знаки сигнатур не меняются, и система стремится перейти в соответствующее устойчивое стационарное состояние. Поскольку скорость установления локального равновесия в проточной системе пропорциональна $\exp[-D + \gamma S / (K + S)]t$, а запасы биогенных элементов изменяются как $\exp(-Dt)$, приближенно можно считать, что при прохождении каждой зоны устойчивости, биомассы популяций и концентрации биогенов в среде выходят на соответствующие стационарные значения. Сами же численные значения стационаров медленно «ползут» вслед за изменением параметров A_1, A_2 до тех пор, пока точка ($A_1(t); A_2(t)$) не войдет в другую зону устойчивости.

На рис. 3.9 представлены переходные процессы в проточных экосистемах, параметры которых соответствуют различным вариантам заполнения плоскости (A_1, A_2) областями конкурентного

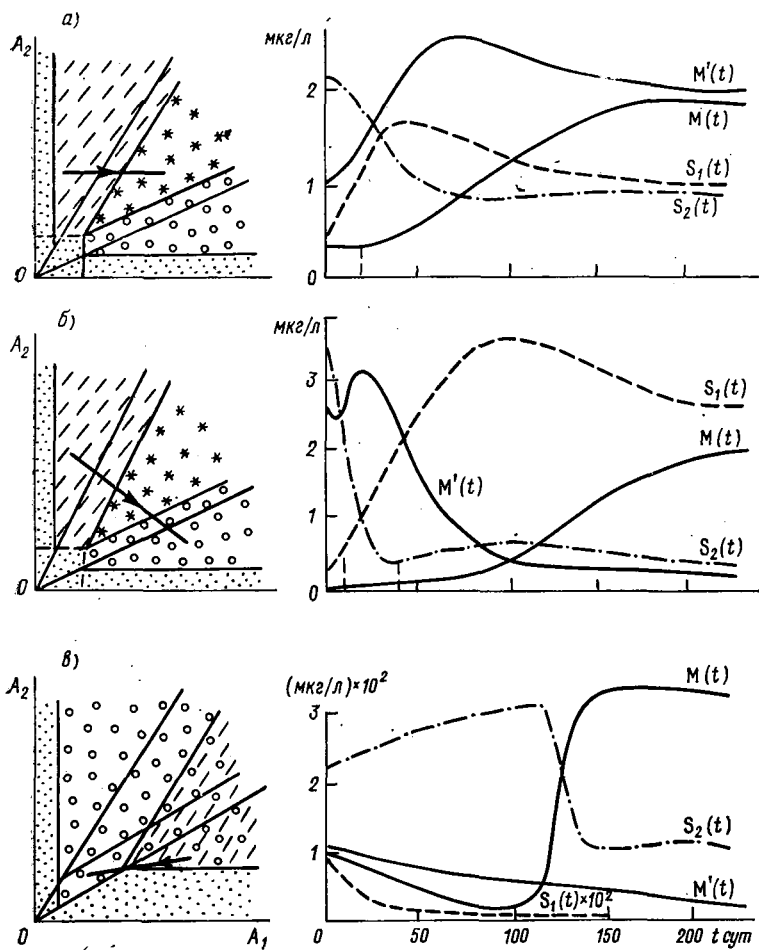
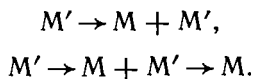


Рис. 3.9. Примеры переходных процессов в проточном фитоценозе (3.12), (3.48).

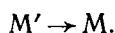
Слева — изображение переходного процесса на плоскости биогенных элементов; справа — временная динамика процесса: *a* — переход системы от доминирования вида M' к устойчивому сосуществованию двух видов; коэффициенты модели: $\gamma_1 = \gamma_2 = 0,15$, $\gamma'_1 = \gamma'_2 = 0,25$ сут⁻¹, $K_1 = 2$, $K_2 = 0,6$, $K'_1 = 2$, $K'_2 = 4$ (мкг/л), $\alpha_2/\alpha'_1 = 2$, $A_1(0) = 1$, $A_2(0) = 3$, $S_1^0 = 3$, $S_2^0 = 3$ (мкг/л), $\alpha_2/\alpha_1 = 0,5$, $D = 0,05$ сут⁻¹; *б* — тройной переход $M' \rightarrow M + M' \rightarrow M$; начальные условия: $A_1(0) = 1$, $A_2(0) = 5,5$, $S_1^0 = 4$, $S_2^0 = 1$; *в* — смена доминирования $M' \rightarrow M$; коэффициенты модели: $\gamma_1 = \gamma_2 = 20$, $\gamma'_1 = \gamma'_2 = 10$, $K_1 = 4$, $K_2 = 16$, $K'_1 = 4$, $K'_2 = 6$, $\alpha_2/\alpha_1 = 0,5$, $\alpha'_2/\alpha'_1 = 2$, $D = 0,05$.

доминирования. Начальные условия выбирались таким образом, чтобы за время установления равновесия система проходила возможно большее число областей доминирования. Для каждого из вариантов рис. 3.9 дается параллельное изображение переходного процесса на плоскости биогенов (A_1, A_2), а также результаты интегрирования системы (3.12), (3.48) на ЭВМ.

Смену доминирующих видов, изображенную на рис. 3.9а,б, можно схематически представить соответственно следующим образом:



На рис. 3.9в изображен процесс смены доминирующего вида без промежуточной стадии сосуществования популяций:



Из рис. 3.9 хорошо видно, что переходные процессы в проточных экосистемах могут быть весьма длительными, например, для водорослей со средними скоростями роста (диатомовые, см. рис. 3.9б) установление равновесия занимает в ряде случаев до 100 дней. По-видимому, в естественных водоемах равновесные состояния в экосистемах не успевают установиться за летний период, что подтверждает гипотезу Хатчинсона [149] о нестационарности процессов в природных водоемах.

3.2.4. Сравнение теории с результатами долговременных экспериментов по конкуренции

Экспериментальная проверка моделей фитопланктонных сообществ была выполнена в 1970-х годах в Мичиганском университете Д. Тилманом [314, 315]. Тилманом были проведены долговременные эксперименты по определению исходов конкуренции между пресноводными водорослями *Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana* при лимитировании двумя минеральными компонентами питания — фосфатами (PO_4^{3-}) и силикатами (SiO_3^{2-}). Конкуренцию изучали на полунепрерывных культурах вдоль градиента отношения кремний/фосфор, которое варьировали от 1000 до 1. Опыты проводились в стерильных условиях при постоянстве температуры и освещенности. Каждый опыт ставили для нескольких скоростей разбавления культур ($f=0,05; 0,15; 0,35; 0,5 \text{ сут}^{-1}$). Исходы 76 экспериментов по конкуренции между *A. formosa* и *C. meneghiniana* представлены на рис. 3.10,а. Граница между областью доминирования *A. formosa* и областью сосуществования двух видов имеет заметную кривизну как при высоких, так и при очень низких скоростях разбавления культур. Как показал Тилман [314, 315], модель конкуренции (3.8) (переключение лимити-

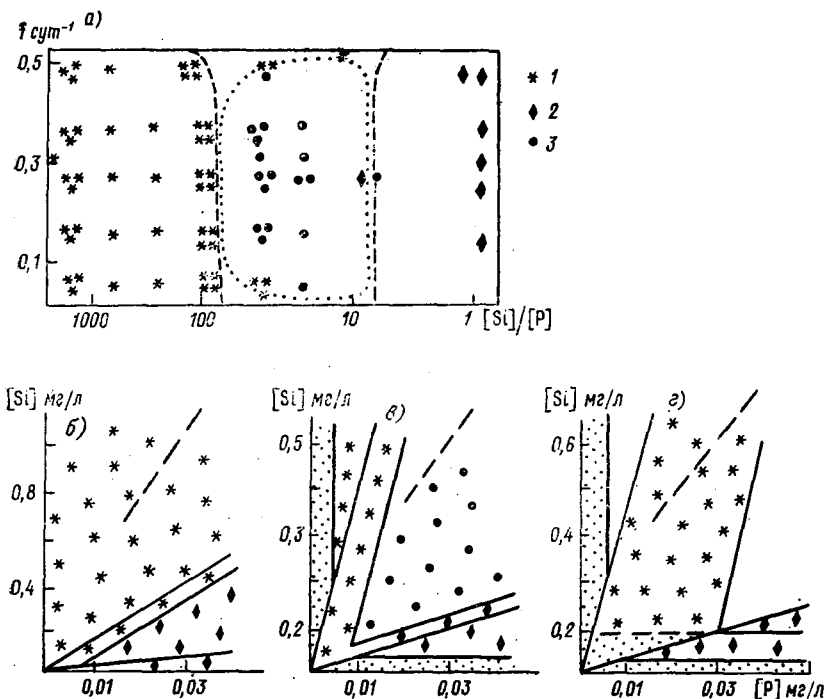


Рис. 3.10. Сравнение теоретических моделей с результатами экспериментов по конкуренции между диатомовыми водорослями *Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana* за фосфаты и силикаты (опыты Д. Тилмана [314]).

а — исходные 76 долговременных опытов по совместному выращиванию видов вдоль градиента отношения $[\text{Si}]/[\text{P}]$ при различных скоростях f разбавления культур: 1 — *Asterionella* доминант; 2 — *Cyclotella*-доминант; 3 — сосуществование видов; пунктирные кривые — границы зон доминирования по модели (3.12), (3.48); сплошные кривые — границы зон по модели Тилмана.

Теоретическое определение областей устойчивых исходов конкуренции при $[\text{Si}]/[\text{P}]=38$; б — низкая скорость протока ($f = 0,05$), доминирует *Asterionella*; в — средняя скорость протока ($f = 0,35$), виды сосуществуют; г — высокая скорость протока ($f = 0,5$), доминирует *Asterionella*.

рования по минимуму скорости роста) верно предсказывает лишь местоположение линий смены доминирования видов (штриховая кривая на рис. 3.10 а), но не описывает форму границ, их кривизну. Для сравнения с экспериментальными данными модели В. В. Алексеева (переключение лимитирования по соотношениям элементов) приведем в соответствие с опытом коэффициенты и обозначения модели.

В табл. 3.1 приведены значения физиологических параметров исследуемых водорослей [315, 316] в обозначениях модели (3.12), (3.48). Из соотношения коэффициентов потребления $\alpha(\text{P})/\alpha(\text{Si})$ следует, что *Cyclotella* соответствует виду М, *Asterionella* соответствует виду М', биогенным элементом S_1 следует считать фосфор, биогеном S_2 — кремний. Непрерывную скорость

Таблица 3.1

Физиологические параметры роста микроводорослей при лимитировании фосфатом и силикатом [315]

Вид	Биоген	K мг/л	γ сут ⁻¹	1/ α кл.·(мг/л) ⁻¹
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	PO ₄	$7,75 \cdot 10^{-3}$	0,8	$7 \cdot 10^9$
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	SiO ₂	$40,32 \cdot 10^{-3}$	1,3	$8,9 \cdot 10^7$
<i>Asterionella formosa</i>	PO ₄	$0,62 \cdot 10^{-3}$	0,9	$8,9 \cdot 10^8$
<i>Asterionella formosa</i>	SiO ₂	$110 \cdot 10^{-3}$	1,1	$1,5 \cdot 10^8$

протока D в системе определяем через скорость периодического разбавления по формуле

$$D = \ln\left(\frac{1}{1-f}\right).$$

Концентрацию фосфора в поступающей питательной среде варьировали в ходе экспериментов от 0,0031 до 0,465 мг/л, концентрация кремния — от 2,8 до 0,252 мг/л.

По данным из табл. 3.1 для нескольких значений скорости разбавления f рассчитывались θ_i и θ'_i ($i=1, 2$) — минимальные концентрации биогенов, необходимые для выживания каждого из видов водорослей при фосфатом или силикатом лимитировании [см. формулы (3.20), (3.26)]. После этого были изображены распределения зон доминирования видов на плоскости биогенов ([Si], [P]) аналогично соответствующим вариантам рис. 3.6 при низкой ($f=0,05$ сут⁻¹), средней ($f=0,35$ сут⁻¹) и высокой ($f=0,5$ сут⁻¹) скоростях разбавления культур (рис. 3.10б, в, г).

Рассмотрим распределение зон конкуренции на рис. 3.10в. При заданной (средней) скорости разбавления имеется область сосуществования видов в интервале отношений $78,6 > [Si]/[P] > 5,5$. Границы области сосуществования видов в данном случае совпадают в обоих вариантах моделей конкуренции ($6 < [Si]/[P] < 80$) и соответствуют экспериментальным данным.

Распределение зон конкурентного доминирования при высоких скоростях разбавления ($f=0,5$ сут⁻¹) показано на рис. 3.10г. Сосуществование двух видов становится невозможным, при соотношении биогенов $[Si]/[P]=38$ доминирует вид *A. formosa*, т. е. граница доминирования вида искривляется в сторону меньших значений этого отношения.

На рис. 3.10б показаны области устойчивых исходов конкуренции при очень низкой скорости разбавления культур ($f=0,05$ сут⁻¹). В этом режиме, как отмечает Тилман, *Asterionella formosa*, лимитированная силикатом, может запасать в 80 раз больше фосфора, чем необходимо при данной скорости роста. Химический состав водоросли меняется, значение отношения $[Si]/[P]$ в клетках *Asterionella* снижается от $\alpha'_2/\alpha'_1=78,6$ до еди-

ницы. Как видно из рис. 3.10 б, область сосуществования видов отсутствует, для отношения биогенов $[Si]/[P]=38$ доминирует *A. formosa*. Таким образом, граница доминирования этой водоросли при низких скоростях разбавления смещена в сторону меньших отношений $[Si]/[P]$, что соответствует экспериментальным данным.

Граница между доминированием *Cyclotella* и сосуществованием двух видов в экспериментах Тилмана подробно не определялась, теоретическое расположение границы, согласно модели (3.12), (3.48) показано на рис. 3.10 а точечными линиями.

Из проведенного сравнения следует, что модель В. В. Алексеева (3.12), (3.48) достаточно хорошо согласуется с экспериментальными данными по конкуренции водорослей, правильно описывает как местоположение, так и форму границ областей устойчивых исходов конкуренции.

Глава 4

СИСТЕМЫ С ВЗАИМОДЕЙСТВИЯМИ ТИПА «ХИЩНИК—ЖЕРТВА»

4.1. Элементарная система «хищник—жертва»

Первые модели трофического взаимодействия были построены в работах В. Вольтерра [45]. Непосредственной предпосылкой создания модели явилась попытка теоретического объяснения обнаруженного зоологом Д'Анкона факта роста численности хищных рыб, наблюдавшегося после временного прекращения рыбного промысла в годы первой мировой войны [163]. В табл. 4.1 представлены данные о процентном содержании хищных видов рыб в уловах нескольких морских портов за период 1905—1923 гг. Из таблицы следует, что с 1915 по 1920 гг., когда вследствие войны интенсивность рыбной ловли снизилась, доля рыб-хищников возросла.

Таблица 4.1

Статистические данные об уловах хищных видов рыб (% общего улова) по Адриатическому морю за 1905—1923 гг. [45]

Порт	Год							
	1905	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Триест	—	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Фиуме	—	—	—	—	—	11,9	21,4	22,1
Венеция	21,8	—	—	—	—	—	—	—
	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923	
Триест	15,4	—	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2	
Фиуме	21,2	36,4	27,3	16	15,9	14,8	10,7	
Венеция	—	—	30,9	25,3	25,9	26,8	26,6	

Рассмотрим модель трофического взаимодействия по типу «хищник—жертва», построенную В. Вольтерра. Пусть имеется система, состоящая из двух видов, из которых один поедает другой. Пусть рост популяции жертвы при отсутствии хищника ничто не ограничивает. Тогда скорость увеличения численности жертв будет пропорциональна общей численности жертв. Естественно

также предположить, что скорость вымирания хищников в отсутствие жертв пропорциональна численности хищников. Когда обе популяции будут находиться вместе, то в первом приближении можно считать, что скорость поедания хищником жертв пропорциональна числу их встреч, т. е. произведению числа жертв $N_{ж}$ на число хищников N_x . Прирост численности хищников также пропорционален этой величине, но с меньшим коэффициентом. Таким образом, получаем систему уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dN_{ж}}{dt} &= \varepsilon_1 N_{ж} - \gamma_1 N_{ж} N_x, \\ \frac{dN_x}{dt} &= -\varepsilon_2 N_x + \gamma_2 N_x N_{ж}, \end{aligned} \quad (4.1)$$

где все коэффициенты положительные и постоянные.

Модель имеет равновесное решение

$$N_{ж} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}; \quad N_x = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}. \quad (4.2)$$

По модели (4.1) доля хищных рыб в уловах выражается формулой

$$\frac{N_x}{N_x + N_{ж}} = \frac{\varepsilon_1/\gamma_1}{(\varepsilon_1 + \varepsilon_2\gamma_1/\gamma_2)}. \quad (4.3)$$

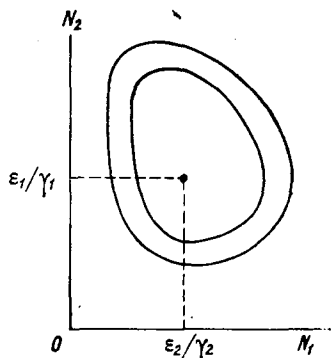


Рис. 4.1. Фазовый «портрет» классической вольтерровской системы «хищник—жертва».

При уменьшении смертности хищника ε_2 (при отсутствии промысла) доля хищников в уловах возрастает, что соответствует результатам статистического анализа уловов рыб, выполненного Д'Анкана [163].

Анализ устойчивости состояния равновесия по отношению к малым возмущениям показал, что особая точка (4.2) является «нейтрально» устойчивой (типа «центр»), т. е. любые отклонения от равновесия не затухают, но переводят систему в колебательный режим с амплитудой, зависящей от величины возмущения. Траектории системы на фазовой плоскости ($N_{ж}, N_x$) имеют вид замкнутых кривых, расположенных на различных расстояниях от точки равновесия (рис. 4.1).

Разделив первое уравнение (4.1) на второе, получим дифференциальное уравнение для кривой на фазовой плоскости ($N_{ж}, N_x$):

$$\frac{dN_{ж}}{dN_x} = \frac{N_{ж}}{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_{ж}} \frac{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_x}{N_x}. \quad (4.4)$$

Интегрируя это уравнение, получим

$$N_{ж}^{-\varepsilon_2} N_x^{-\varepsilon_1} e^{\gamma_2 N_{ж}} e^{\gamma_1 N_x} = C, \quad (4.5)$$

где C — постоянная интегрирования.

Несложно показать, что движение точки по фазовой плоскости будет происходить только в одну сторону. Для этого удобно сделать замену функций $N_{\text{ж}}$ и $N_{\text{х}}$, перенеся начало координат на плоскости ($N_{\text{ж}}, N_{\text{х}}$) в стационарную точку (4.2) и введя затем полярные координаты

$$N_{\text{ж}} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} (1 + \rho \cos \psi) > 0, \quad N_{\text{х}} = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} (1 + \rho \sin \psi) > 0. \quad (4.6)$$

Вместо системы (4.1) будем иметь

$$\begin{aligned} \frac{d\rho}{dt} \cos \psi - \frac{d\psi}{dt} (\sin \psi) \rho &= -\varepsilon_1 \rho \sin \psi - \varepsilon_1 \rho^2 \sin \psi \cos \psi, \\ \frac{d\rho}{dt} \sin \psi + \frac{d\psi}{dt} (\cos \psi) \rho &= \varepsilon_2 \rho \cos \psi + \varepsilon_2 \rho^2 \sin \psi \cos \psi. \end{aligned} \quad (4.7)$$

Умножив первое уравнение на $\sin \psi$, а второе — на $\cos \psi$ и сложив, получим

$$\frac{d\psi}{dt} = \varepsilon_2 \cos^2 \psi (1 + \rho \sin \psi) + \varepsilon_1 \sin^2 \psi (1 + \rho \cos \psi). \quad (4.8)$$

После аналогичных алгебраических преобразований получим уравнение для ρ :

$$\frac{d\rho}{dt} = \sin \psi (\cos \psi) \rho (\varepsilon_2 - \varepsilon_1) - \rho^2 \sin^2 \psi (\varepsilon_1 \cos \psi - \varepsilon_2 \sin \psi). \quad (4.9)$$

Величина $d\psi/dt$, как видно из (4.8), всегда больше нуля. Таким образом, $d\psi/dt$ не меняет знака, и вращение все время идет в одну сторону.

Интегрируя (4.9), находим период

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\psi}{\varepsilon_2 \cos^2 \psi (1 + \rho \sin \psi) + \varepsilon_1 \sin^2 \psi (1 + \rho \cos \psi)}. \quad (4.10)$$

Когда ρ мало, то уравнения (4.8) и (4.9) переходят в уравнения эллипса. Период обращения в этом случае равен

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\psi}{\varepsilon_2 \cos^2 \psi + \varepsilon_1 \sin^2 \psi} = \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}. \quad (4.11)$$

Таким образом, малые флюктуации изохронны.

Исходя из периодичности решений уравнений (4.1), можно получить некоторые следствия. Представим для этого (4.1) в виде

$$\begin{aligned} \frac{d \lg N_{\text{ж}}}{dt} &= \varepsilon_1 - \gamma_1 N_{\text{х}}, \\ \frac{d \lg N_{\text{х}}}{dt} &= -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_{\text{ж}} \end{aligned} \quad (4.12)$$

и проинтегрируем по периоду:

$$\begin{aligned} \lg N_{\text{ж}}|_{t_0}^{t_0+T} &= \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_0+T} N_x dt, \\ \lg N_x|_{t_0}^{t_0+T} &= -\varepsilon_2 T + \gamma_2 \int_{t_0}^{t_0+T} N_{\text{ж}} dt. \end{aligned} \quad (4.13)$$

Так как подстановки от $\lg N_{\text{ж}}$ и $\lg N_x$ в силу периодичности обращаются в нуль, средние по периоду оказываются равными стационарным состояниям:

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_x dt = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \quad \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_{\text{ж}} dt = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}. \quad (4.14)$$

Простейшие уравнения модели «хищник—жертва» (4.1) обла- дают рядом существенных недостатков. Так, в них предполагается неограниченность пищевых ресурсов для жертвы и неограничен- ный рост хищника, что противоречит экспериментальным данным. Кроме того, как видно из рис. 4.1, ни одна из фазовых кривых не выделена с точки зрения устойчивости. При наличии даже не- больших возмущающих воздействий траектория системы будет все дальше уходить от положения равновесия, амплитуда колеба- ний расти, и система достаточно быстро разрушится.

Несмотря на недостатки модели (4.1), представления о прин- ципиально колебательном характере динамики системы «хищник— жертва» получили широкое распространение в экологии. Взаимо- действиями «хищник—жертва» объясняли такие явления, как коле- бания численности хищных и мирных животных в промысловых зонах, колебания в популяциях рыб, насекомых и т. д. На самом деле колебания численности могут быть обусловлены и другими причинами.

Так, при рассмотрении организмов с выраженной возрастной структурой большое значение имеют эффекты запаздывания, кото- рые, как будет показано ниже, даже в отдельной популяции могут вызвать незатухающие колебания. Кроме того, в природных по- пуляциях нередко решающее значение имеют периодические изме- нения факторов внешней среды (температуры, влажности и т. д.).

Рассмотрим, какие режимы динамики могут возникнуть в мо- дели экосистемы со взаимодействием видов по типу «хищник— жертва» при учете среды обитания. Наиболее простой в матема- тическом отношении является система без запаздывания, резуль- таты моделирования которой можно, кроме того, сравнительно легко проверить экспериментально, используя сообщества микро- организмов. Усложнение модели (4.1) будем проводить последо- вательно с целью выяснения, к каким особенностям динамики приводит учет того или иного фактора.

Важнейшим фактором, который должен учитываться практи- чески во всех моделях, является ограниченность ресурсов питания

для популяций. Рассмотрим систему «хищник — жертва» в модели с замкнутым круговоротом лимитирующего элемента питания. Популяция жертвы $M_{ж}$ лимитирована в своем росте концентрацией элемента в среде, популяция хищника M_x — биомассой популяции жертвы $M_{ж}$. Если не учитывать эффектов, связанных с насыщением хищника и жертвы, получим систему уравнений [7, 11, 62]

$$\begin{aligned}\frac{dM_{ж}}{dt} &= M_{ж}(-\varepsilon_{ж} + \beta S - \gamma M_x), \\ \frac{dM_x}{dt} &= (-\varepsilon_x + \tilde{\gamma} M_{ж}) M_x, \\ M_{ж} + M_x + S &= M_{\Sigma},\end{aligned}\quad (4.15)$$

где $\varepsilon_{ж}$, ε_x — коэффициенты смертности жертвы и хищника соответственно; γ , $\tilde{\gamma}$ — коэффициенты соответственно потребления и усвоения жертвы хищником; β — коэффициент роста жертвы; M_{Σ} — общий запас лимитирующего элемента питания в системе.

Система уравнений (4.15) имеет несколько стационарных состояний. Исследование существования (положительности) стационарных значений переменных, а также условий устойчивости по отношению к малым отклонениям от равновесия дает следующие результаты.

Стационарное состояние с нулевыми биомассами жертвы и хищника ($\bar{M}_{ж} = 0$, $\bar{M}_x = 0$, $\bar{S} = M_{\Sigma}$) существует при любых значениях $M_{\Sigma} > 0$, но устойчиво только при $M_{\Sigma} < M_{Iкр}$, где $M_{Iкр} = \varepsilon_{ж}/\beta$. Действительно, рассматривая линеаризованную систему уравнений для малых отклонений ξ_i переменных от положения равновесия

$$\begin{aligned}\xi_1 &= M_{ж} - \bar{M}_{ж}, \\ \xi_2 &= M_x - \bar{M}_x,\end{aligned}\quad (4.16)$$

имеем

$$\begin{aligned}\frac{d\xi_1}{dt} &= \xi_1(-\varepsilon_{ж} + \beta \bar{S}), \\ \frac{d\xi_2}{dt} &= \xi_2(-\varepsilon_x).\end{aligned}\quad (4.17)$$

Решение этой системы $\xi_i = \sum_k C_{ik} e^{\lambda_k t}$ зависит от знаков характеристических чисел λ , которые можно найти, приравняв нулю определитель

$$\begin{vmatrix} (-\varepsilon_{ж} + \beta M_{\Sigma}) - \lambda & 0 \\ 0 & -\varepsilon_x - \lambda \end{vmatrix} = 0.\quad (4.18)$$

Отсюда $\lambda_1 = -\varepsilon_x$, $\lambda_2 = -\varepsilon_{ж} + \beta M_{\Sigma}$. Поскольку $\lambda_2 < 0$ при $M_{\Sigma} < \varepsilon_{ж}/\beta$, в этой области значений параметра M_{Σ} малые отклонения ξ_i от положения равновесия экспоненциально затухают (осо-

бая точка типа «устойчивый узел»). При $M_{\Sigma} > \epsilon_{ж}/\beta$ состояние равновесия становится неустойчивым.

Рассмотрим также второе состояние равновесия — выживает только жертва $M_{ж}$:

$$\begin{aligned}\bar{M}_{ж} &= M_{\Sigma} - M_{1\text{кр}}, \\ \bar{M}_x &= 0, \\ \bar{S} &= M_{1\text{кр}}\end{aligned}\quad (4.19)$$

и получим, что условие положительности стационарного значения биомассы жертвы выполняется при $M_{\Sigma} > M_{1\text{кр}}$. Анализ устойчивости этой точки равновесия дает следующие выражения для характеристических чисел λ :

$$\lambda_1 = -\epsilon_x + \tilde{\gamma}\bar{M}_{ж}; \quad \lambda_2 = -\bar{M}_{ж}\beta. \quad (4.20)$$

При $M_{1\text{кр}} < M_{\Sigma} < M_{2\text{кр}}$, где $M_{2\text{кр}} = M_{1\text{кр}} + \epsilon_x/\tilde{\gamma}$, все λ являются отрицательными действительными числами и особая точка устойчива (устойчивый «узел»). При $M_{\Sigma} > M_{2\text{кр}}$ особая точка становится неустойчивой с экспоненциальным разбеганием траекторий.

Третье состояние равновесия соответствует существованию полной системы с хищником и жертвой:

$$\begin{aligned}\bar{M}_{ж} &= \epsilon_x/\tilde{\gamma}, \\ \bar{M}_x &= (M_{\Sigma} - M_{2\text{кр}})/(1 + \gamma/\beta), \\ \bar{S} &= \frac{M_{\Sigma} - M_{2\text{кр}} + \epsilon_1(1 + \beta/\gamma)/\beta}{1 + \beta/\gamma}.\end{aligned}\quad (4.21)$$

Это состояние существует при $M_{\Sigma} > M_{2\text{кр}}$ и устойчиво всюду в области существования. Действительно, в данной области характеристическое уравнение имеет вид

$$\lambda^2 + \beta\bar{M}_{ж}\lambda + \tilde{\gamma}(\beta + \gamma)\bar{M}_{ж}\bar{M}_x = 0, \quad (4.22)$$

откуда следует, что все $\text{Re } \lambda < 0$.

Суммируя результаты математического анализа, нетрудно видеть, что ведущим параметром в «развитии» системы от нежизнеспособной к максимально наполненной видами является общий запас лимитирующего компонента питания M_{Σ} . Отметим, что в модели «хищник — жертва» без учета фактора насыщения незаходящих колебаний не обнаруживается.

При возрастании величины M_{Σ} с какого-то момента, очевидно, начнет сказываться эффект насыщения организмов по питанию. С учетом фактора насыщения уравнения (4.15) принимают вид [8, 10, 11]

$$\begin{aligned}\frac{dM_{ж}}{dt} &= -\epsilon_{ж}M_{ж} + \beta \frac{M_{ж}S}{K_{ж} + S} - \gamma \frac{M_{ж}M_x}{K_x + M_{ж}}, \\ \frac{dM_x}{dt} &= -\epsilon_x M_x + \tilde{\gamma} \frac{M_x M_{ж}}{K_x + M_{ж}}, \\ M_{ж} + M_x + S &= M_{\Sigma}.\end{aligned}\quad (4.23)$$

Здесь все коэффициенты считаются постоянными.

Показано, что в общем случае для (4.23) возможны следующие режимы (рис. 4.2). Разрушение всей системы происходит при недостаточном количестве субстрата:

$$\begin{aligned} \bar{M}_ж = 0, \quad \bar{M}_х = 0, \\ \bar{S} = M_\Sigma \end{aligned} \quad (4.24)$$

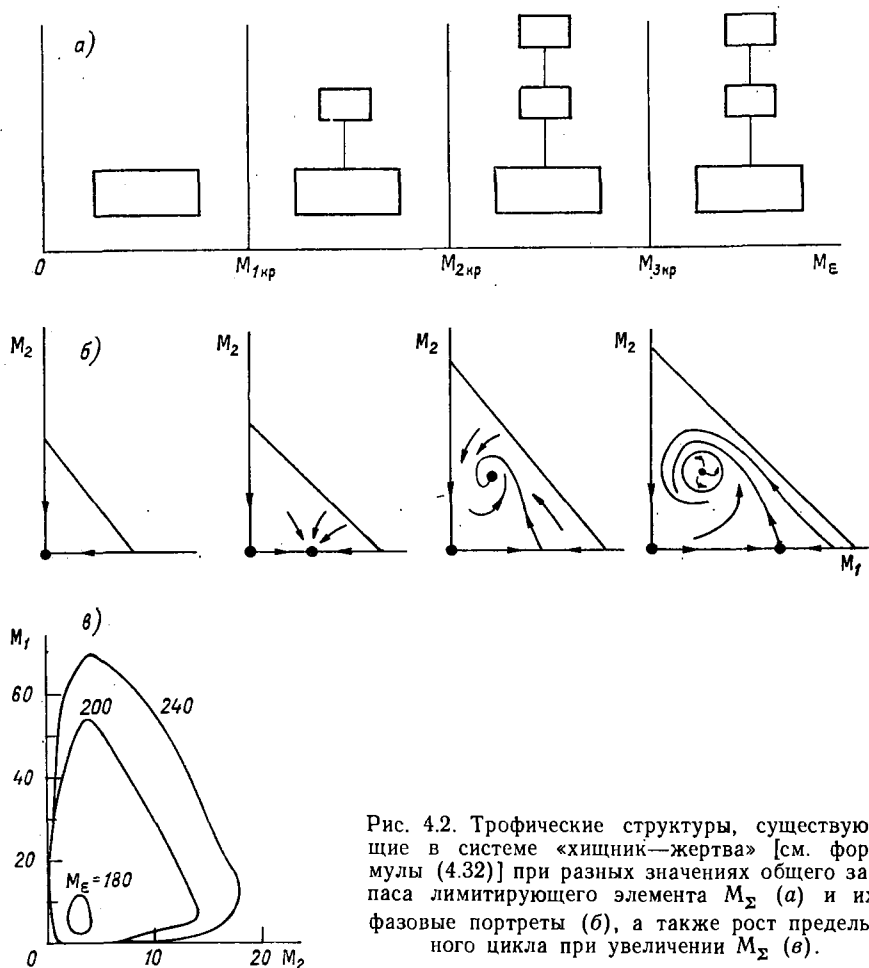


Рис. 4.2. Трофические структуры, существующие в системе «хищник—жертва» [см. формулы (4.32)] при разных значениях общего запаса лимитирующего элемента M_Σ (а) и их фазовые портреты (б), а также рост предельного цикла при увеличении M_Σ (в).

при $M_\Sigma < M_{1кр}$, где $M_{1кр} = \varepsilon_ж K_ж / (\beta - \varepsilon_ж)$.

Существование только одной популяции жертв, если количество жертв недостаточно для поддержания популяции хищника:

$$\begin{aligned} \bar{M}_ж = M_\Sigma - M_{1кр}, \quad \bar{S} = M_{1кр}, \\ \bar{M}_х = 0. \end{aligned} \quad (4.25)$$

Этот стационар существует при $M_{\Sigma} > M_{1кр}$ и устойчив (особая точка «узел») при $M_{\Sigma} < M_{2кр}$, где $M_{2кр} = M_{1кр} + \frac{\varepsilon_x K_x}{\bar{\gamma} - \varepsilon_x}$. Аналогичен стационарному решению (4.19) в системе без насыщения.

Существование полной системы «хищник — жертва». Стационарные значения биомассы выражаются формулами

$$\begin{aligned}\bar{M}_j &= \varepsilon_x K_x / (\bar{\gamma} - \varepsilon_x), \\ \bar{M}_x &= \frac{A}{2} - \sqrt{\frac{A^2}{4} - B} \\ \bar{S} &= M_{\Sigma} - \bar{M}_j - \bar{M}_x,\end{aligned}\quad (4.26)$$

где

$$\begin{aligned}A &= (M_{\Sigma} - \bar{M}_j - \bar{M}_x) + (\beta - \varepsilon_j) \frac{\bar{M}_j \bar{\gamma}}{\varepsilon_j \bar{\gamma}}, \\ B &= \frac{\bar{M}_j \bar{\gamma}}{\varepsilon_x \bar{\gamma}} [(M_{\Sigma} - M_j) / (\beta - \varepsilon_j) - \varepsilon_j K_j].\end{aligned}$$

Стационарные значения положительны и определяются единственным образом при $M_{\Sigma} > M_{2кр}$. Анализ устойчивости по отношению к малым отклонениям дает следующее характеристическое уравнение для определения λ :

$$\begin{aligned}\lambda^2 + \lambda M_j \left\{ \frac{\beta K_j}{(\bar{S} + K_j)^2} - \frac{\bar{\gamma} \bar{M}_x}{(K_x + \bar{M}_j)^2} \right\} + \\ + \frac{\bar{M}_j \bar{M}_x \bar{\gamma} K_x}{(K_x + \bar{M}_j)^2} \left[\frac{\beta K_j}{(K_j + \bar{S})^2} + \frac{\bar{\gamma}}{K_x + \bar{M}_j} \right] = 0.\end{aligned}\quad (4.27)$$

Уравнение (4.27) имеет отрицательные $\text{Re } \lambda$ при условии положительности коэффициента при первой степени λ , т. е.

$$\frac{\beta K_j}{(\bar{S} + K_j)^2} > \frac{\bar{\gamma} \bar{M}_x}{(K_x + \bar{M}_j)^2}.\quad (4.28)$$

Поскольку \bar{M}_x , \bar{S} изменяются пропорционально M_{Σ} , очевидно, что при возрастании M_{Σ} , начиная с некоторого $M_{3кр}$, неравенство (4.28) нарушается. На фазовой плоскости (M_j, M_x) при этом появляется предельный цикл, возникают незатухающие колебания. С ростом M_{Σ} предельный цикл растет и подходит в конце концов достаточно близко к осям координат, что соответствует разрушению системы.

Экспериментальные работы по изучению систем «хищник — жертва» были предприняты Г. Ф. Гаузе сразу после появления в печати первых работ В. Вольтерра [48, 194]. Эксперименты проводились на искусственных экосистемах с использованием изолированных и смешанных культур микроорганизмов. Первые опыты были выполнены с парамецией *Paramecium caudatum* и хищным простейшим *Didinium nasutum*. В пробирки с 0,5 см³ овсяной среды без осадка, пригодной для развития парамеций,

вносили пять особей *P. caudatum*, а через два дня — три хищника *Didinium*. После внесения хищника к парамециям число последних начинало убывать, хищники интенсивно размножались, поедали всех парамеций, после чего погибали сами. Этот опыт был повторен много раз, причем иногда в объемах в несколько литров, где были сотни тысяч парамеций, хищник вносился в разные моменты роста популяций, однако всегда получался тот же результат. Вариант опыта на минеральной солевой среде Остергаута, в которую вносились неразмножающиеся бактерии *Balillus puoseyaneus* в качестве пищи для парамеций (с ежедневной сме-

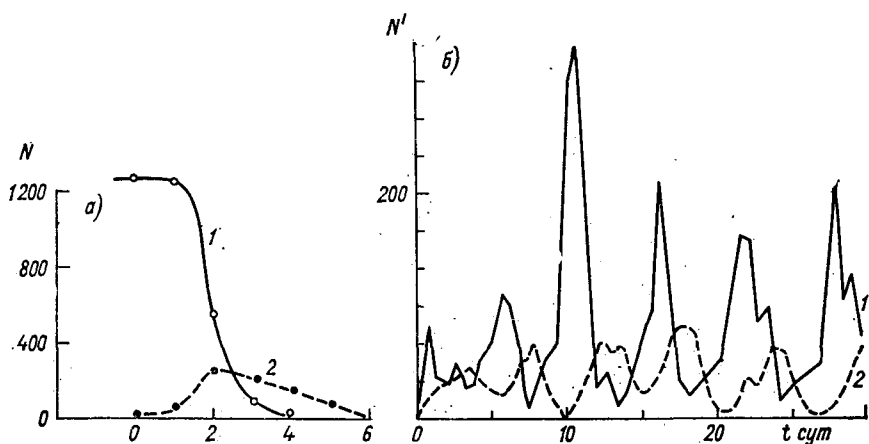


Рис. 4.3. Экспериментальная динамика сосуществования простейших — хищника *Didinium nasutum* (2) и жертвы *Paramecium* (1).

а — опыт Г. Ф. Фаузе [47]; б — опыт Лакинбилла [233]; N — число особей в 5 см³; N' — плотность популяции, мл⁻¹.

ной среды и бактерий), по-прежнему закончился вымиранием жертвы и хищника (рис. 4.3а). Колебания в системе удалось получить только искусственным путем в результате частой иммиграции дополнительных особей хищников и жертв. Гаузе был сделан вывод о том, что «... в исследованном нами случае периодические колебания численностей хищников и жертв не являются свойством самого процесса взаимодействия между ними, как предполагали математики, а, по-видимому, возникают в результате постоянных вмешательств извне в развитие этих взаимодействий. В естественных условиях природа периодических колебаний может быть весьма сложной (убежище для жертв, сохранение хищника путем инцистирования, иммиграция и эмиграция, колебания факторов среды и т. д.)».

В последующие годы предпринимались неоднократные попытки получить незатухающие колебания в системах «хищник — жертва». Так, Лакинбиллом были повторены опыты Гаузе с теми же видами простейших [233]. В целом их результаты совпали

с выводами Гаузе. Совместное существование хищника и жертвы удалось продлить путем добавления к среде метилцеллюлозы, среда при этом становилась вязкой и оба реснитчатых начинали плавать медленнее, что предохраняло жертву от полного выедания. Тем не менее в системе происходили колебания численности с возрастающей амплитудой, приводившие в конце концов к вымиранию хищника. Длительного существования системы в колебательном режиме удалось добиться, снизив вдвое содержание в культуре корма для жертвы (см. рис. 4.3 б). Более детальное рассмотрение процесса показало, что возникновение колебаний обусловлено не собственно пищевым взаимодействием, а эффектом запаздывания в размножении хищника *Didinium* относительно момента потребления пищи.

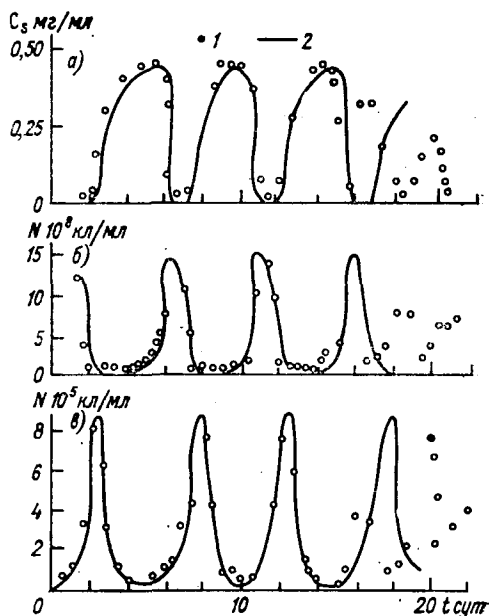


Рис. 4.4. Сравнение экспериментальных данных (1) о динамике системы глюкоза (а) — *Escherichia coli* (жертва) (б) — *Dictyostelium discoideum* (хищник) (в) и результатов теоретических расчетов по модели «хищник—жертва» с насыщением (2).

Проточное культивирование, время обновления среды — 16 ч, температура воды — 25 °С [285].

Наиболее удачной работой по системе «хищник—жертва», по-видимому, следует считать эксперименты, выполненные в университете Миннесоты и опубликованные в 1972—1973 гг. [211, 285]. Первая серия опытов была выполнена на модельном микрокосме, включающем в себя хищную амёбу *Dictyostelium discoideum* и бактерию *Escherichia coli*. *E. coli* выращивалась на минимальной питательной среде с глюкозой в качестве лимитирующего субстрата. В свою очередь *E. coli* служила лимитирующим источником питания для амёбы. Эксперименты проводились на протоке в емкостях на 50 и 100 мл. Было выполнено несколько вариантов опытов при разных температурах, скоростях протока и концентрациях глюкозы в поступающем питательном растворе. По модели с учетом фактора насыщения были подобраны скорости протока D и концентрации глюкозы, соответствующие колебательному режиму сосуществования видов. Осцилляции в системе действительно были получены (рис. 4.4), однако они продолжались не более 3—5 недель, после чего затухали. Амёбы концентрировались

на стенках хемостата вблизи поверхности воды и существовали на низком уровне численности, а *E. coli* возвращались на первоначальный уровень с высокой плотностью. Попытки реиницировать рост амёб на этой стадии не имели успеха.

Для анализа динамики системы была использована модель

$$\begin{aligned} \frac{dC_a}{dt} &= \frac{\mu_a C_b C_a}{K_b + C_b} - DC_a, \\ \frac{dC_b}{dt} &= \frac{\mu_b C_s C_b}{K_s + C_s} - a_b \frac{\mu_a C_b C_a}{K_b + C_b} - DC_b, \\ \frac{dC_s}{dt} &= -a_s \frac{\mu_b C_s C_b}{K_s + C_s} + D(C_s^0 - C_s), \end{aligned} \quad (4.29)$$

где C_a , C_b , C_s — концентрации амёб (хищники), бактерий (жертвы) и глюкозы (лимитирующего субстрата) соответственно; D — скорость протока; C_s^0 — концентрация глюкозы на входе хемостата; a_s — коэффициент потребления глюкозы бактериями; a_b — коэффициент потребления бактерий хищником; μ_a , μ_b и K_b , K_s — стандартные обозначения максимальных скоростей роста и констант полунасыщения соответственно.

Экспериментальные значения коэффициентов модели приведены в табл. 4.2. Сравнение модели и экспериментальных данных в первые недели опыта дает хорошее количественное соответствие (см. рис. 4.4). Слабо выраженная нерегулярность в экспериментальных колебаниях связана, по

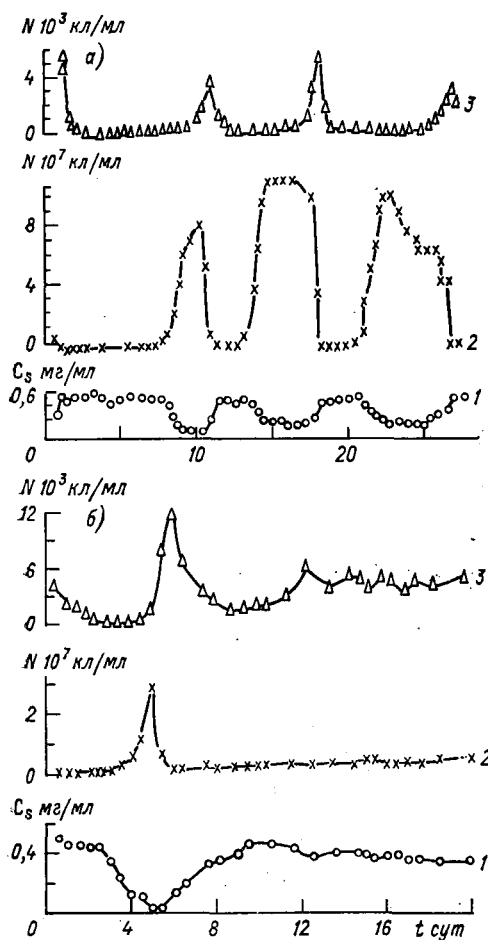


Рис. 4.5. Экспериментальные исследования системы «хищник—жертва».

a — установившиеся колебания в трофической цепи: глюкоза (1) — *Azotobacter vinelandii* (жертва) (2) — *Tetrahymena pyriformis* (хищник) (3); время обновления среды — 5,9 ч; концентрация глюкозы в питательном растворе $S^0 = 0,48$ мг/л; b — затухающие колебания в той же системе при времени обновления среды 40 ч, $S^0 = 0,55$ мг/л [21].

Таблица 4.2
 Экспериментальные значения параметров роста для модели (4.29)
 (при температуре 25 °С) [285]

Организм	Максимальная скорость роста (μ)	Константа полунасыщения (K)	Стехиометрический коэффициент (α)
<i>D. discoideum</i>	0,24 ч ⁻¹	4·10 ⁸ бактерий/мл	1,4·10 ⁸ бактерий на амебу
<i>E. coli</i>	0,25 ч ⁻¹	5·10 ⁻⁴ мг/мл (глюкоза)	3,3·10 ⁻¹⁰ мг глюкозы на бактерию

мнению авторов, с возникновением лагфазы у бактерий в областях минимума концентраций.

В дальнейшем аналогичные эксперименты были выполнены с другим подбором видов: глюкоза — *Azotobacter vinelandii* (жертва) — *Tetrahymena pyriformis* (хищник) [211]. В этой системе при определенных скоростях протока наблюдались периодические колебания всех компонент. Колебания регистрировались в течение 30 сут без какой-либо тенденции к затуханию. При уменьшении скорости протока амплитуда колебаний снижалась, и при $1/D = 40$ ч колебания быстро затухали с установлением равновесия. Результаты этих экспериментов представлены на рис. 4.5. Теоретически при уменьшении скорости протока D в системе амплитуда колебаний должна была расти, а концентрация (остаточная) глюкозы уменьшаться, однако экспериментально наблюдалось обратное явление. Авторы пытались объяснить это несоответствие с помощью модификации основной модели, однако позже было показано, что эффект возникает за счет сильного пристеночного роста бактерий при малой скорости протока.

4.2. Влияние хищников на видовое разнообразие жертв при фиксированных пищевых связях

Один из важнейших вопросов, касающихся роли хищников в экосистемах — их влияние на видовое разнообразие жертв. Как было показано в гл. 3, в отсутствие хищников конкуренция между несколькими видами жертв за один ресурс заканчивается вытеснением всех видов, кроме одного, наиболее конкурентноспособного. В присутствии хищника, оказывающего трофическое «давление» на некоторые виды жертв, можно ожидать изменения конкурентных отношений [2, 29, 130].

Рассмотрим простейшую замкнутую систему, в которой могут присутствовать две жертвы M_1 и M_2 и один хищник M_x , поедающий M_1 ; схема трофических связей между видами представлена на рис. 4.6. В отсутствие хищника ($M_x = 0$) в системе выживает вид, создающий наименьшую остаточную концентрацию ресурса питания \bar{S} , где $\bar{S} = \min(\epsilon_1/\beta_1; \epsilon_2/\beta_2)$. Предположим, что конку-

рентное преимущество имеет вид M_1 , т. е. $\epsilon_1/\beta_1 < \epsilon_2/\beta_2$. Вид M_2 в этом случае вымирает, а биомасса вида M_1 достигает значения $\bar{M}_1 = M_\Sigma - \epsilon_1/\beta_1$. В присутствии хищника динамика системы описывается уравнениями (без учета насыщения)

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1(-\epsilon_1 + \beta_1 S - \gamma_{12} M_x), \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2(-\epsilon_2 + \beta S), \\ \frac{dM_x}{dt} &= M_x(-\epsilon_x + \gamma_{21} M_1), \quad M_1 + M_2 + M_x + S = M_\Sigma. \end{aligned} \quad (4.30)$$

Из уравнений (4.30) нетрудно видеть, что равновесная биомасса жертвы \bar{M}_1 теперь ограничена хищником на уровне ϵ_x/γ_{21} , вслед-

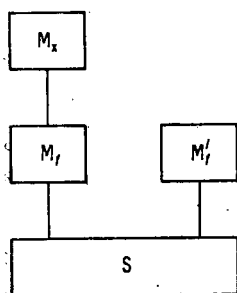


Рис. 4.6. Схема трофических взаимодействий в системе «хищник (M_x)—две жертвы (M_1, M'_1)» при специализированном питании хищника.

ствие чего концентрация S поднялась выше минимума, необходимого для существования второй жертвы M_2 . При условии, что стационарные значения переменных все положительны ($M_\Sigma > \epsilon_x/\gamma_{21} + (\epsilon_2/\beta)(1 + \beta_1/\gamma_{12}) - \epsilon_1/\gamma_{12}$), равновесное сосуществование жертв оказывается устойчивым. Можно показать, что присутствие в системе N специализированных хищников дает возможность сосуществования не более $(N + 1)$ видов жертв. Действительно, предположим, что в замкнутой экосистеме в равновесии существует N полных цепочек «хищник—жертва» и еще k свободных видов жертв:

$$\begin{aligned} \frac{dM_{\mathcal{J}i}}{dt} &= M_{\mathcal{J}i}(-\epsilon_{\mathcal{J}i} + \beta_i S - \gamma_{12i} M_{\mathcal{X}i}) \\ (i = 1, \dots, N; \quad j = N + 1, \dots, N + k), \\ \frac{dM_{\mathcal{X}i}}{dt} &= M_{\mathcal{X}i}(-\epsilon_{\mathcal{X}i} + \gamma_{21i} M_{\mathcal{J}i}), \\ \frac{dM_{\mathcal{J}j}}{dt} &= M_{\mathcal{J}j}(-\epsilon_{\mathcal{J}j} + \beta_j S), \\ \sum_{i=1}^{N+k} M_{\mathcal{J}i} + \sum_{i=1}^N M_{\mathcal{X}i} + S &= M_\Sigma. \end{aligned} \quad (4.31)$$

Нетрудно видеть, что система алгебраических уравнений для определения стационарного решения оказывается вырожденной при $k > 1$, поскольку из k уравнений для свободных видов жертв определяется только одна переменная S .

При описании экосистем нередко рассматривается смешанное питание хищников, причем предполагается, что хищник с постоянной интенсивностью потребляет два или несколько видов жертв.

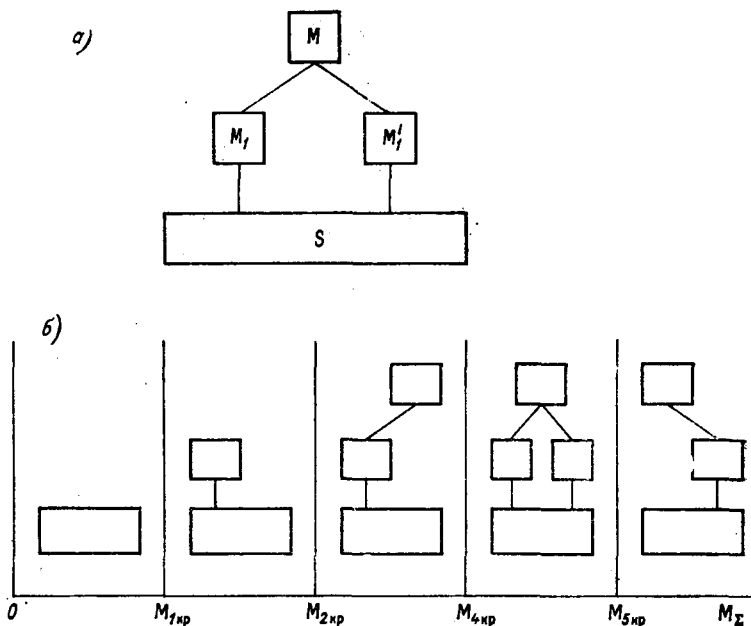


Рис. 4.7. Трофическая схема системы «хищник (M_x) — две жертвы (M_i)» при смешанном питании хищника (а) и устойчивые трофические структуры (б), реализуемые в системе при разных значениях общего запаса лимитирующего элемента.

Рассмотрение системы «хищник — две жертвы» со смешанным питанием хищника (рис. 4.7), описываемой уравнениями [13]

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1 (-\varepsilon_1 + \beta_1 S - \gamma M_x), \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2 (-\varepsilon_2 + \beta_2 S - h\gamma M_x), \\ \frac{dM_x}{dt} &= M_x (-\varepsilon_x + \tilde{\gamma} M_1 + h\tilde{\gamma} M_2), \end{aligned} \quad (4.32)$$

$$M_1 + M_2 + M_x + S = M_\Sigma$$

(h — коэффициент дискриминации хищником жертвы M_2), показывает, что в такой системе возможно достаточно большое разно-

образии равновесных состояний, однако равновесие, в котором биомассы всех трех видов отличны от нуля, существует и устойчиво только в ограниченной области параметров (см. рис. 4.7 б): $M_{4кр} < M_{\Sigma} < M_{5кр}$. Вне этой зоны устойчивое равновесие дости-

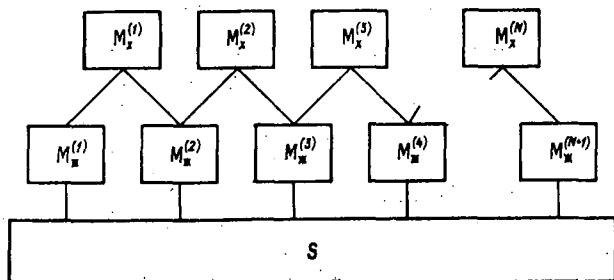


Рис. 4.8. Трофическая схема многовидовой экосистемы со смешанным питанием хищников.

гается только для одиночных цепочек «хищник—жертва». Анализ вариантов трофических структур типа «1 хищник— N жертв», « N хищников—1 жертва» показывает, что равновесия возможны только в варианте «1 хищник—две жертвы». В структурах со многими видами наибольшее видовое разнообразие жертв дает вариант, изображенный на рис. 4.8, т. е. N хищников могут под-

Таблица 4.3

Эффекты элиминации консументов в водных экосистемах [282, 283]

Удаленный вид	Способ элиминации	Виды-жертвы*	Последствия удаления консумента
<i>Enhydra</i> (морская выдра)	Уничтожение человеком	<i>Strongylocentrotus</i> (морской еж), рыбы, моллюски	Бурный рост популяции <i>Strongylocentrotus</i>
<i>Strongylocentrotus polyacanthus</i> (морской еж)	Выедание морской выдрой	<i>Laminaria</i> и другие крупные водоросли	Водоросли <i>Agrarum</i> и <i>Thalassiphylum</i> ранее присутствующие в сообществе, вытесняются <i>Laminaria</i>
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	<i>Pycnopodia</i> (морская звезда) и <i>Anthopleura</i> (анемон)	<i>Hedophyllum</i> (водоросль)	Коралловая водоросль <i>Lithothamnion</i> вытесняется <i>Hedophyllum</i>
<i>Stichaster</i> (морская звезда)	Экспериментальное удаление	76 % жертв составляет мидия <i>Perna</i>	Быстрое доминирование <i>Perna</i> ценой вытеснения других прикрепленных видов

держивать в равновесии не более $(N + 1)$ жертв даже при наличии смешанного питания. В природных системах, однако, отношение числа видов хищников и жертв значительно отличается от 1 [33].

Модели экосистем с фиксированными пищевыми связями оказываются весьма неустойчивыми к выпадению из системы отдельных видов. Так, например в системе, состоящей из N трофических цепочек «хищник—жертва», выпадение (в результате антропогенного или иного воздействия) одного вида хищника, сдер-

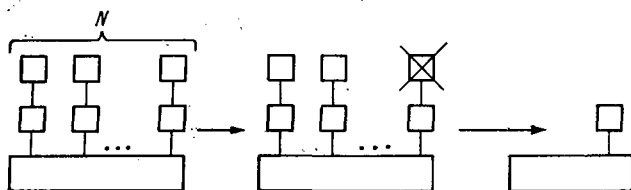


Рис. 4.9. Эффект выпадения одного вида из экосистемы с фиксированными пищевыми связями (N трофических цепочек типа «хищник—жертва»).

живавшего наиболее конкурентноспособный вид жертвы, приводит к бурному развитию этого вида жертвы, вытеснению других видов жертв, сопутствующему вымиранию хищников, лишенных пищи. В итоге в системе остается лишь один вид — наиболее конкурентноспособная жертва (рис. 4.9). Вымирание всех N цепочек, конечно, является только наиболее эффективным следствием выпадения одного вида. Если отношение ϵ/β для оставшейся без хищника жертвы имеет промежуточное значение по сравнению с другими видами, то вымирает соответственно только часть цепочек с наибольшими потребностями в питании у жертв.

Экспериментальные подтверждения снижения видового разнообразия жертв при изъятии из системы хищников представлены в табл. 4.3.

4.3. Модель экосистемы при гибкой пищевой стратегии хищников

Рассмотренные в предыдущем параграфе модели систем с фиксированными пищевыми связями не вполне адекватно описывают в ряде случаев особенности структурной организации реальных сообществ, в силу чего необходимо определенное совершенствование этих моделей. Сделать модели более «гибкими» можно, используя аналогию с моделью с переключениями, описанную в гл. 2, т. е. сделав предположение, что трофические связи организмов не являются строго фиксированными и при необходимости могут переключаться на другие виды пищи. Пока наиболее пред-

почтительный вид пищи находится в достаточном количестве, хищник специализируется только на нем, пренебрегая другими видами. Если предпочтительная пища исчезнет или количество ее резко сократится, консумент переключится на другой вид жертвы, а при нехватке питания может потреблять и несколько видов одновременно. Вопрос о роли переключений по питанию в поддержании видового разнообразия и стабильности экосистемы исследуем с помощью следующей простой модели [128].

Рассмотрим модельную экосистему, включающую в себя одну популяцию хищника M_x и две популяции жертв M_1 и M_2 , в свою очередь конкурирующих за один лимитирующий элемент питания S . Систему будем считать проточной (хемостат) со скоростью потока D . Предположим, что оптимальное питание хищника предусматривает переключение популяции на тот тип питания, который обеспечивает наивысшую удельную скорость роста. Система уравнений модели с переключениями имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dM_1}{dt} &= M_1(-D + \beta_1 S - \mu_{1x} M_x), \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2(-D + \beta_2 S - \mu_{2x} M_x),\end{aligned}\tag{4.33}$$

$$\frac{dM_x}{dt} = M_x(-D + \mu_x),$$

$$\frac{dS}{dt} = D(S^0 - S) - (\beta_1 M_1 + \beta_2 M_2) S + M_x(\mu_{1x} M_1 + \mu_{2x} M_2 - \mu_x),$$

где

$$\begin{aligned}\mu_x &= \max\{\tilde{\gamma}_1 M_1; \tilde{\gamma}_2 M_2; \tilde{\gamma}(M_1 + hM_2)\}, \\ \mu_{1x} &= \gamma_1; \mu_{2x} = 0 \quad \text{при } \mu_x = \tilde{\gamma}_1 M_1,\end{aligned}\tag{4.34}$$

$$\begin{aligned}\mu_{2x} &= \gamma_2; \mu_{1x} = 0 \quad \text{при } \mu_x = \tilde{\gamma}_2 M_2, \\ \mu_{1x} &= \gamma; \mu_{2x} = h\gamma \quad \text{при } \mu_x = \tilde{\gamma}(M_1 + hM_2).\end{aligned}$$

Здесь β_1, β_2 — коэффициенты роста при потреблении популяциями M_1 и M_2 лимитирующего элемента питания; $\gamma_1, \gamma_2, \gamma$ — коэффициенты потребления пищи хищником при разных типах питания; $\tilde{\gamma}_1, \tilde{\gamma}_2, \tilde{\gamma}$ — соответствующие коэффициенты усвоения пищи; h — коэффициент дискриминации жертвы M_2 .

В аналогичной модели с жесткой конструкцией пищевых связей хищника имеют место соотношения

$$\mu_{1x} = \gamma; \mu_{2x} = h\gamma; \mu_x = \tilde{\gamma}(M_1 + hM_2).\tag{4.35}$$

В зависимости от концентрации лимитирующего элемента S^0 , поступающего на вход системы, и значений экологических коэффициентов для модели были определены области устойчивого существования структур с различным числом видов. В системе

с фиксированными пищевыми связями (см. рис. 4.7б) все три вида существуют лишь в ограниченном диапазоне значений S^0 ($M_{4кр} < S^0 < M_{5кр}$), и при дальнейшем увеличении S^0 устанавливается либо равновесная обедненная структура «хищник—одна жертва», либо эта же структура находится в режиме автоколеба-

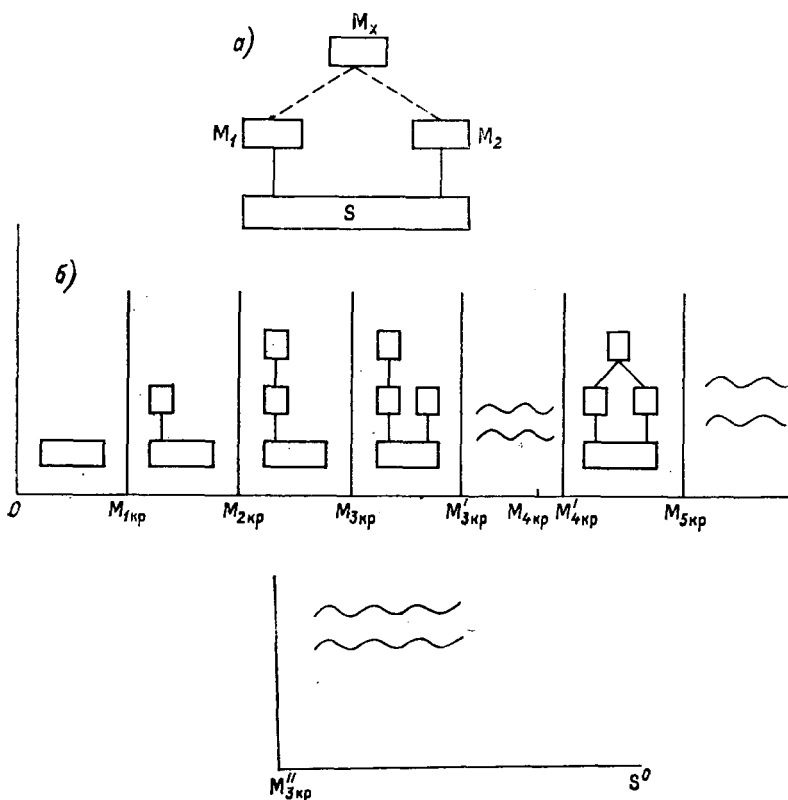


Рис. 4.10. Трофическая схема простейшей экосистемы с гибкой пищевой стратегией хищника M_x (а) и трофические структуры, реализуемые при разных M_Σ (б).

Волнистыми линиями отмечены области значений M_Σ , при которых устойчивые стационарные состояния отсутствуют.

ний (при учете насыщения хищника по пище). Один из видов жертв при этом обязательно вымирает. Следует отметить, что при соотношениях экологических коэффициентов, отличных от указанных на рис. 4.7, трехвидовая структура не реализуется ни при каких значениях S^0 .

Для модели с оптимальным питанием хищника (рис. 4.10) существование переключений по питанию не увеличивает число областей устойчивых стационарных состояний и формально при-

Таблица 4.4

Биомассы видов и концентрации лимитирующего элемента питания при расчете по двум моделям [128]

Варианты моделей	M_1	M_2	M_x	S
Система с фиксированными пищевыми связями хищника (4.33), (4.35)	0	5,555	71,111	117,3379
Система с оптимальным питанием хищника (4.33)—(4.34)	$1,02 \pm 0,02$	$3,23 \pm 0,02$	$68,3315 \pm 0,0005$	$127,4019 \pm 0,0005$

Примечание. При расчетах использовались следующие значения коэффициентов: $D = 0,05$; $\beta_1 = 0,05$; $\beta_2 = 0,03$; $\gamma = 0,1$; $\tilde{\gamma} = 0,02$; $\gamma_1 = 0,2$; $\tilde{\gamma}_1 = 0,04$; $\gamma_2 = 0,18$; $\tilde{\gamma}_2 = 0,015$; $h = 0,45$; $S^0 = 200$.

водит к возникновению обширных зон неустойчивости. Исследование динамики экосистемы в зоне неустойчивости при больших S^0 ($S^0 > M_{5кр}$) проводилось на ЭВМ. Численные расчеты выявили значительное отличие поведения системы с оптимальным питанием хищника от системы без переключений. В системе с пе-

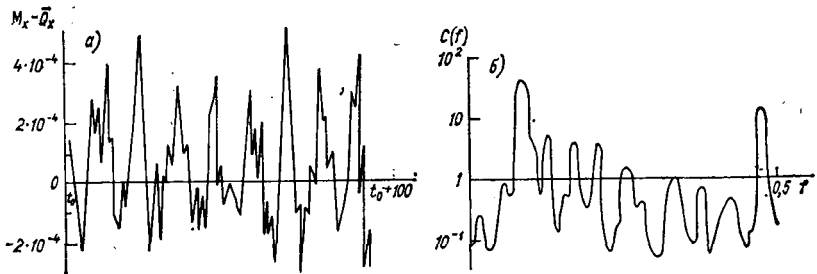


Рис. 4.11. Динамика отклонения биомассы хищника M_x от среднего значения $\bar{Q} = 68,3315$ (а) и ее сглаженный спектр $C(f)$ (б) согласно расчету по модели (4.33)—(4.34).

Значения коэффициентов модели: $\beta_1 = 0,05$; $\beta_2 = 0,03$; $\gamma = 0,1$; $\tilde{\gamma} = 0,02$; $\gamma_1 = 0,02$; $\tilde{\gamma}_1 = 0,04$; $\gamma_2 = 0,18$; $\tilde{\gamma}_2 = 0,015$; $h = 0,45$; $S^0 = 200$; $D = 0,05$; $t = 800$.

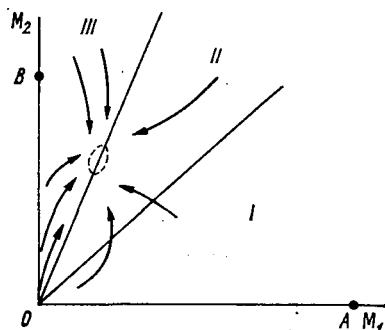
реключениями пищевых связей хищника видовое разнообразие при $S^0 > M_{5кр}$ остается максимальным, причем устанавливается «псевдоравновесное состояние» с очень малыми вариациями биомасс около некоторых средних значений. Значения биомасс видов и их вариации, полученные при численных расчетах по двум типам моделей, приведены в табл. 4.4. При сильном увеличении масштаба динамика отклонений биомассы хищника от среднего значения \bar{Q}_x представлена на рис. 4.11а. Как видно из рисунка, амплитуда отклонений хаотических колебаний от среднего уровня

не превышает $5 \cdot 10^{-4}$ при значении $\bar{Q}_x = 68,3315$, т. е. величина \bar{Q}_x практически остается постоянной. Стохастичность процесса подтверждается спектром, приведенным на рис. 4.11 б. Как известно, спектры периодических процессов являются линейчатыми, отражая наличие одной или нескольких частот колебаний. Случайные процессы, не содержащие строго периодических составляющих, имеют сплошные спектры, сплошным является и спектр на рис. 4.11 б. Режим квазистохастических колебаний с очень малой амплитудой оказался преобладающим во всей исследованной области неустойчивости.

Таким образом, в системе с гибкой пищевой стратегией хищника реализуется максимальное видовое разнообразие с одновре-

Рис. 4.12. Схематическое изображение поведения модельной экосистемы (4.33) — (4.34) в проекции на плоскость жертв (M_1, M_2).

Область аттрактора показана штриховой линией.



менным поддержанием биомасс всех видов практически на постоянном уровне, несмотря на отсутствие устойчивой особой точки. Исследуем более подробно причину возникновения этого своеобразного режима. Если рассмотреть процесс в проекции на фазовую плоскость жертв (M_1, M_2), то можно выделить три сектора с различным типом питания: в секторе I (рис. 4.12) хищник питается только жертвой M_1 , в секторе III — только жертвой M_2 , в секторе II — потребляет оба вида жертв. В области неустойчивости при больших S^0 ($S^0 > M_{5кр}$) тип питания, соответствующий сектору III, имеет устойчивую особую точку, но она расположена в секторе I (точка A на рис. 4.12), а тип питания в секторе II имеет устойчивую особую точку B , также расположенную в другом секторе. Аналогично тип питания в секторе I имеет устойчивую особую точку в секторе III. Очевидно, что находясь в любом из секторов I—III, траектория системы стремится выйти из него и приблизиться к своей устойчивой равновесной точке, однако после перехода границы сектора, устойчивой становится уже другая особая точка, поэтому траектория поворачивает и направляется к новому положению равновесия, снова пересекает границу, поворачивает и т. д. В результате траектория системы постоянно находится вблизи границы смены типа питания. При этом, в силу отсутствия разрывов первой производной для биомассы хищника, биомасса устанавливается наиболее близкой к равновесному значению, т. е. $dM_x/dt \approx 0$. Совместное выполне-

ние условий расположения на границе смены типа питания (4.34) и $dM_x/dt = 0$ определяют положение точки «псевдоравновесия» на фазовой плоскости (M_1, M_2):

$$\tilde{\gamma}_2 M_2 = \tilde{\gamma} (M_1 + hM_2) = D. \quad (4.36)$$

Для определения остальных координат точки «псевдоравновесия» необходимо использование дополнительных условий. Первым условием является закон сохранения вещества в длительно существующей проточной системе (количества вещества, входящие и выходящие из системы в единицу времени, равны) [4, 26]. Отсюда

$$M_1 + M_2 + M_x + S = S^0. \quad (4.37)$$

В качестве второго условия использовалось экспериментально наблюдавшееся в ходе численных расчетов приближенное равновесие по концентрации в среде лимитирующего элемента питания

$$dS/dt \approx 0. \quad (4.38)$$

Приближенное расположение центра «псевдоравновесия» можно определить по формулам (4.36)—(4.38). Однако, поскольку производные биомасс жертв dM_1/dt и dM_2/dt в этой точке значительно отличаются от нуля, траектории системы не задерживаются в центре псевдоравновесия, совершая блуждания в его окрестности. Режимы «псевдоравновесий» могут быть весьма распространены в природных сообществах, позволяя поддерживать высокое видовое разнообразие, а также устойчивость сообществ к выпадению отдельных видов из системы. При наличии организмов, способных к трофическим переключениям, любые колебания в экосистеме сглаживаются — взрывы численности отдельных видов быстро гасятся за счет усиленного выедания, малочисленные же популяции перестают выедаться, что способствует их восстановлению [33, 122]. Естественно, что виды-заменители, способные переключиться на другую пищу, при повреждениях с большей вероятностью находятся в зрелых экосистемах с большим числом видов, чем в малых биоценозах. В этом смысле большие сообщества являются и более устойчивыми к изменениям различных факторов среды, обладая большим запасом адаптационных возможностей.

Глава 5

РАЗВИТИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ

5.1. Общие закономерности развития экосистем. Понятие о сукцессии

В предыдущих главах были рассмотрены простейшие модельные экологические системы, состоящие из популяций 1—2 видов. Однако в природных условиях потенциальными членами экосистемы могут быть представители тысяч различных видов. При анализе образования новой экосистемы возникает целый комплекс вопросов, в частности: каким образом из нескольких возможных претендентов отбираются вполне определенные виды; как образуется трофическая структура экосистемы; каково число видов, насыщающих данное местообитание; чем характеризуется равновесие в сообществе и каким путем оно достигается?

В настоящее время теоретическая и экспериментальная проработка проблем, связанных с формированием экосистем, далеко не завершена, ряд моделей, описанных в данной главе, являются оригинальными.

Понять закономерности образования биологических сообществ помогают наблюдения за искусственно сформированными экосистемами, а также за природными сообществами, тем или иным образом выведенными из состояния равновесия. Любые новые местообитания: распаханное поле, лужа, оставшаяся после сильного дождя, новый пруд или водохранилище, участок леса, выгоревший во время пожара, привлекают к себе множество видов, стремящихся использовать появившиеся ресурсы. Вслед за первыми колонистами появляются другие. Участвующие в процессе заселения виды сами изменяют среду своего обитания, затеняя поверхность, изменяя влажность почвы, качество воды и создавая таким образом иные микроклиматические условия. Эти изменения нередко влекут за собой гибель тех видов, которые их вызывают, и делают среду более подходящей для других организмов. Таким образом, развитие экосистем, чаще называемое экологической сукцессией, представляет собой закономерный, упорядоченный процесс, происходящий в результате изменения физической среды под действием сообщества. Этот процесс характеризуется изменениями во времени видовой структуры, трофических связей и продуктивности отдельных видов. Завершением развития (климаксом) является зрелая экосистема, в которой видовой состав и отношения между видами становятся стабильными [105].

Одно из первых экспериментальных исследований смены видов в ходе сукцессии было описано Вудреффом (*Woodreff*) в 1912 г. на примере развития простейших в сенном настое (рис. 5.1). Вудрефф [327] детально проследил, как в ходе сукцессии вслед за многочисленными жгутиковыми появляются реснитчатые рода *Colpoda*, а затем парамеции. Их сменяют брюхореснитчатые инфузории рода *Stylonychia*, амёбы (*Amoeba*) и сувойки (*Vorticella*).

Примером сукцессии может также служить процесс зарастания озера. Первоначально озеро глубоко, прозрачно, продуктивность его низка. Постепенно озерная котловина начинает заполняться

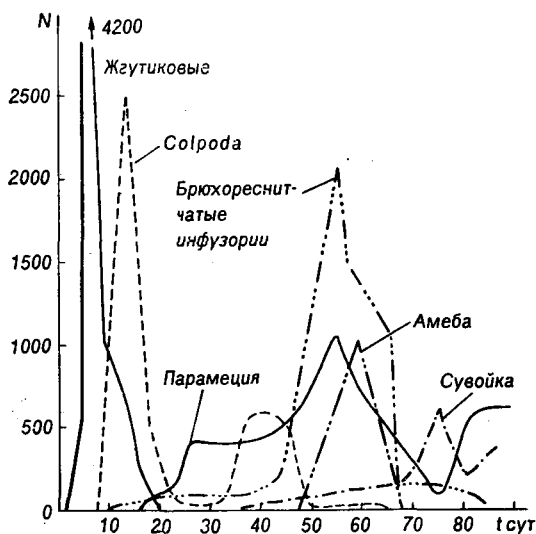


Рис. 5.1. Сукцессия простейших в настое сена. По Вудреффу [327].

падающими на дно останками растений и животных, у берегов развиваются высшие водные растения. В результате накопления биогенных элементов продуктивность озера повышается и процесс зарастания ускоряется. По прошествии достаточно длительного времени озеро превращается сначала в болото, затем в луг и, наконец, на его месте вырастает лес [142]. Для наземных экосистем типичная сукцессия наблюдается при зарастании вырубленного участка леса: освободившееся местообитание зарастает однолетними, а затем многолетними травами, позже кустарником, затем светлюбивыми видами деревьев, в тени которых подрастают тенелюбивые породы деревьев, нередко завершающие сукцессию.

Общие биоэнергетические закономерности протекания сукцессий наиболее четко прослеживаются при заселении пустого местообитания. Начальные стадии сукцессии носят автотрофный харак-

тер с преобладанием растений, продукция которых в отсутствие конкуренции преобладает над дыханием. На этой стадии в местообитании начинают удерживаться и накапливаться биогенные элементы в составе живой и отмершей биомассы организмов. Биомасса живого вещества в системе растет. Однако процесс быстрого накопления живого вещества в данном местообитании через некоторое время ограничивается скоростью поступления химических элементов из окружающей среды, недостатком пространства, важную роль начинает играть конкуренция между видами. Ограниченность ресурсов дает преимущество консументам, потребляющим уже накопленное органическое вещество — травоядным и детритофагам. На этой стадии создается круговорот веществ, так

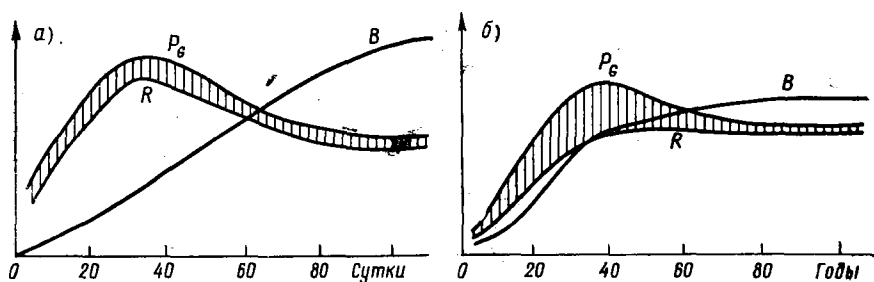


Рис. 5.2. Сравнительная картина сукцессии во времени биологических систем различной степени сложности.

а — сукцессия леса [220], б — сукцессия лабораторного микрокосма; B — биомасса, P_G — продукция, R — дыхание [182].

как после переработки консументами и редуцентами биогенные элементы вновь становятся доступными для растений. На рис. 5.2 показано общее течение 100-дневной сукцессии в экспериментальной лабораторной микроэкосистеме, засеянной пробами из различных местообитаний. В течение первых 40 дней этого типичного эксперимента с микрокосмом дневная чистая продукция P (суммарный синтез органического вещества) превосходит дыхание R и в системе накапливается биомасса B . После начального периода «цветения» скорости обоих процессов снижаются и к 60—80 дню становятся приблизительно равными. По мере приближения к стационарному состоянию отношение B/P возрастает от 20 до 100. В климаксом сообществе автотрофный и гетеротрофный метаболизм становятся сбалансированными [182]. Для сравнения на рис. 5.2 б показана динамика тех же параметров для гипотетической модели 100-летней сукцессии леса по данным работы [220]; качественный характер процесса сукцессии в микрокосме и лесном сообществе оказывается совершенно однотипным, несмотря на различия во времени достижения равновесия. Указанное явление позволяет на простых модельных системах микроорганизмов выяснять многие свойства экосистем. Тем не менее существует проблема возможности применения полученных

таким образом представлений к долгоживущим естественным системам. И здесь, по-видимому, единственным методом исследования остается наблюдение в природе в совокупности с математическим моделированием процессов.

5.2. Периодические (сезонные) сукцессии

В природе наиболее заметны сезонные сукцессии — ежегодные последовательности развития типичных для данной местности видов растений, насекомых, животных. Так, для средней полосы СССР цветение вербы приурочено к марту — апрелю, черемухи и сирени — к маю — июню, липы — к июлю и т. д. В естественных условиях сезонные сукцессии вызываются периодическими изменениями физических факторов окружающей среды — в первую очередь изменениями длины светового дня, средней освещенности, температуры воздуха и воды, влажности почвы и т. д. Все эти факторы действуют на экосистему как вынуждающие силы, вызывая в определенные периоды года ее расцвет или упадок.

Действие климатических факторов на экосистему нетрудно продемонстрировать на примере динамики развития фитопланктона (микроскопических водорослей) в водоеме.

Уравнение роста концентрации фитопланктона в водоеме можно записать аналогично (2.14):

$$\frac{dM}{dt} = M [-\varepsilon(T)^0 + \beta(I, L_I, T)S], \quad (5.1)$$

где коэффициент прироста β зависит от температуры воды T , освещенности I , длины светового дня L_I ; коэффициент смертности ε при отсутствии выедания зависит в основном от температуры. Зависимость β от T и I с учетом формул (2.47), (2.48) можно выразить следующим образом:

$$\beta(I, L_I, T) = I_{\text{сред}} L_{I\text{сред}} \exp(0,065T).$$

Условия освещения Солнцем поверхности Земли и длину светового дня на широте φ в разное время года можно вычислить аналитическим путем [139, 150]. Как показано в работе [139], в приближенных расчетах удобно использовать аппроксимации периодическими и степенными функциями

$$\begin{aligned} E_G &= A_0 + A_1 \sin(t + \gamma_1) + A_2 \sin(2t + \gamma_2), \\ L_I &= 12 + (9,14 + 4,03\varphi + 0,105\varphi^2 - 3,39 \cdot 10^{-3}\varphi^3 + \\ &\quad + 6,06 \cdot 10^{-5}\varphi^4) 10^{-2} \cdot \sin(t + \gamma_L), \end{aligned}$$

где E_G — полная радиация, поступающая на единицу земной поверхности, Дж/см²·сут; φ — географическая широта; t — время (сут) с начала года; A_0, A_1, A_2 — коэффициенты, зависящие от широты (для $\varphi = 60^\circ$ $A_0 = 1099$; $A_1 = 863$; $A_2 = 17$; $\gamma_1 = 279$;

$\gamma_2 = 121$); L_I — длина светового дня, ч; $\gamma_L = 280$ для северного полушария и $\gamma_L = 100$ для южного.

Типичные кривые суммарной радиации и длины светового дня на разных широтах представлены на рис. 5.3 а, б. Годовой ход температуры поверхностных вод для большинства водоемов средних широт имеет вид одnogорбой кривой с более широким и высоким максимумом в южных районах (рис. 5.3 в). Существуют методики

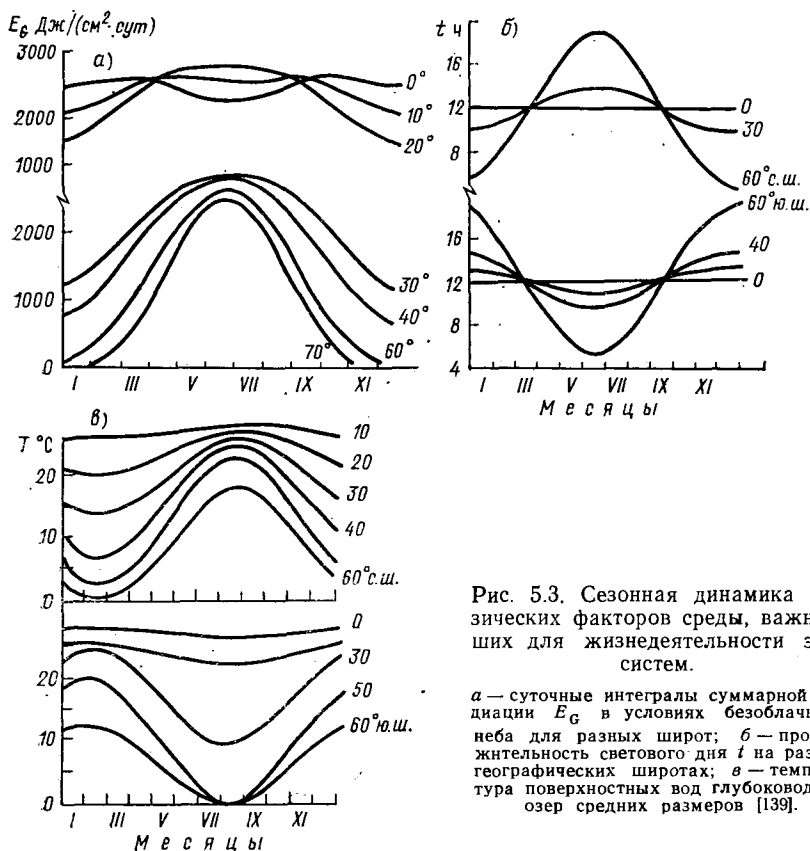


Рис. 5.3. Сезонная динамика физических факторов среды, важнейших для жизнедеятельности экосистем.

а — суточные интегралы суммарной радиации E_G в условиях безоблачного неба для разных широт; б — продолжительность светового дня t на разных географических широтах; в — температура поверхностных вод глубоководных озер средних размеров [139].

теоретического расчета температур поверхностных и глубинных вод водоемов с разным географическим расположением [139].

В качестве вынуждающей силы, управляющей развитием фитопланктона, выступает также содержание в воде лимитирующего биогенного элемента S, в большинстве естественных водоемов таким элементом является фосфор. Поскольку цикл фосфора относится к категории осадочных циклов, периодическое восстановление запасов фосфора в воде происходит в основном за счет сезонных перемешиваний вод и вымывания фосфора из донных отложений. По типу перемешивания (в терминологии Д. Хатчинсона)

водоемы делятся на несколько категорий [149]. Для умеренных широт наиболее характерен димектический тип, когда интенсивное перемешивание вод происходит два раза в год — весной и осенью, вследствие неравномерности прогрева и остывания верхних и глубинных слоев воды. Полярные озера, а также многие тропические водоемы относятся к типу мономиктических с перемешиванием вод один раз в год, причем в полярных озерах циркуляция происходит летом при температурах ниже 4°C , в тропических — зимой при температурах выше 4°C .

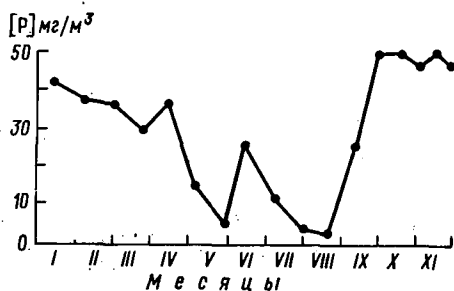


Рис. 5.4. Сезонная динамика концентрации фосфатов в поверхностных водах типичного водоема средних широт (водохранилище Слапи [139]).

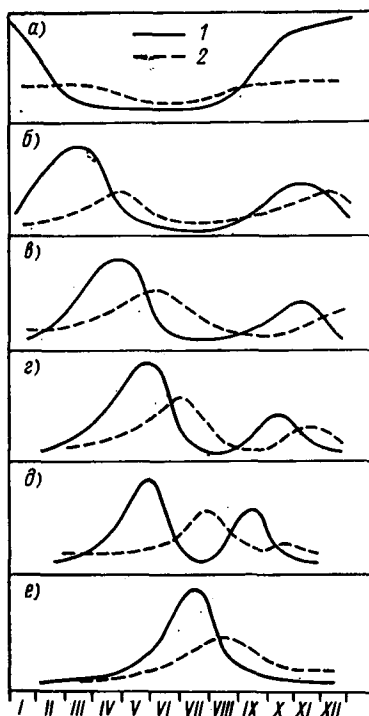


Рис. 5.5. Циклы количественного развития океанического планктона на разных широтах.

a — тропические моря; *б* — теплые моря; *в* — умеренные английские воды; *г* — норвежское побережье; *д* — полярные воды (Мурман); *е* — высокоарктические; 1 — фитопланктон; 2 — зоопланктон [35].

Динамика концентрации фосфора в воде для типичного водоема средних широт представлена на рис. 5.4. После осеннего перемешивания вод в течение зимнего периода и ранней весны концентрация фосфора в воде наиболее высока. С началом прогрева вод связано и начало бурного развития фитопланктона. Потребление фосфора планктоном, а также установление устойчивой стратификации вод, при которой перемешивание глубинных и поверхностных слоев прекращается, приводит к быстрому обеднению фосфором верхних слоев воды и препятствует росту водорослей. Несмотря на то, что в середине лета температура воды самая высокая, летняя концентрация фитопланктона обычно невелика, пока в конце лета не произойдет перемешивания вод и обогащения их биогенными элементами (в результате штормов, дождей,

обычной осенней циркуляции вод). После перемешивания вод при установлении теплой солнечной погоды развивается второй пик вегетации микроводорослей, иногда превышающий весенний уровень.

Исходя из простейшего уравнения роста фитопланктона (5.1) и знания динамики вынуждающих факторов среды, нетрудно предсказать, что при движении с севера на юг в северном полушарии весенние пики «цветения» наступают раньше, а осенние — позже в соответствии со смещениями кривых температуры и сроков циркуляции вод. Этот вывод подтверждается данными многочис-

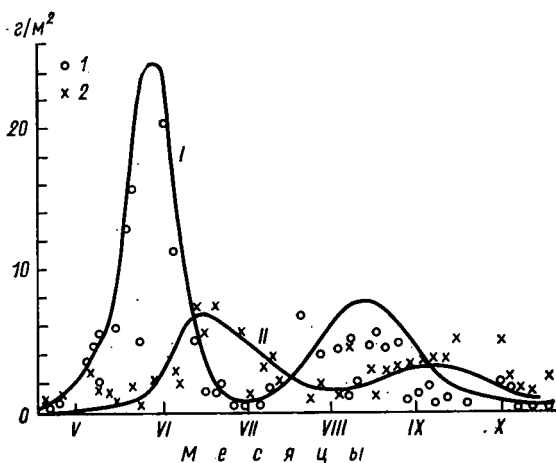


Рис. 5.6. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (I) и зоопланктона (II) в пелагиали Белого моря.

I — натурные данные для фитопланктона; 2 — для зоопланктона [19].

ленных наблюдений и обобщен в сводке В. Г. Богорова, представленной на рис. 5.5.

Развитие зоопланктона в водоеме представляет собой ведомый процесс типа «хищник — жертва» и наблюдается вслед за пиками развития микроводорослей при условии достаточно высокой температуры воды. В качестве примера на рис. 5.6 даны результаты натурных наблюдений за динамикой планктона в поверхностных водах Белого моря [19].

Рисунок 5.5 отражает общую схему сезонной динамики фитопланктона в водоемах разных широт. При более детальном рассмотрении процессов следует учитывать, что в разные периоды вегетационного сезона в сообществе планктона преимущественное развитие получают разные виды как фито-, так и зоопланктона, последовательно сменяющие друг друга. В норме для каждого водоема характерен свой набор видов и своя четко определенная последовательность их вегетации в течение сезона, повторяю-

щаяся из года в год, своеобразные «часы сукцессии». Примером детального анализа естественного хода «часов сукцессии» могут служить материалы В. Н. Рябовой по динамике отдельных групп зоопланктона в прибрежной части Финского залива Балтийского моря [84] (рис. 5.7). Из большого количества данных на рис. 5.7 показана смена видов в пределах только одной систематической группы зоопланктона, а именно в группе ветвистоусых раков

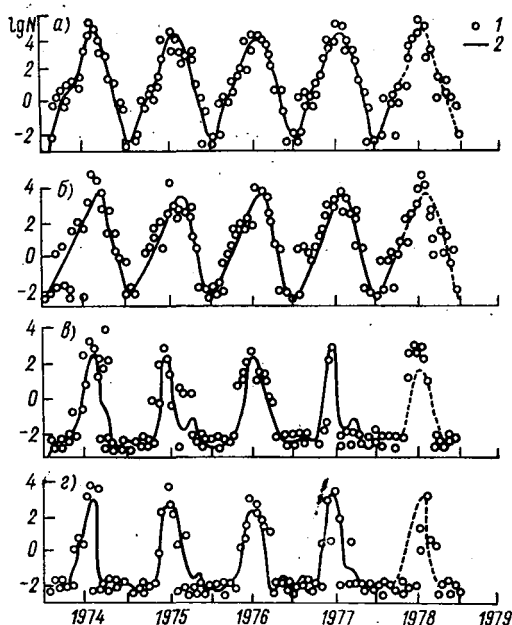


Рис. 5.7. Динамика численности массовых видов ветвистоусых рачков *Cladocera* в прибрежных водах восточной части Финского залива в 1974—1978 гг.

а — общая численность; б — *Bosmina coregoni maritima*; в — *Evadna nordmanii*; г — *Podon polyphemoides*; 1 — данные наблюдений; 2 — результаты расчетов по модели Фурье [84]; N — численность, m^{-3} .

(*Cladocera*). Не менее сложные замещения видов наблюдаются и во всех остальных группах видов.

Характерная для конкретного водоема смена видов в сезонной сукцессии складывается постепенно в течение многих лет в ходе конкурентных отношений между популяциями и вытеснения каждого вида в тот сезон, где данный вид имеет наибольшие преимущества для развития. Деятельность человека нередко нарушает биогенный, температурный или гидрологический режим водоемов. Естественно, что эти изменения сказываются на общей продуктивности экосистемы, сроках и интенсивности «цветения» отдельных видов, возникает так называемая антропогенная сукцессия во-

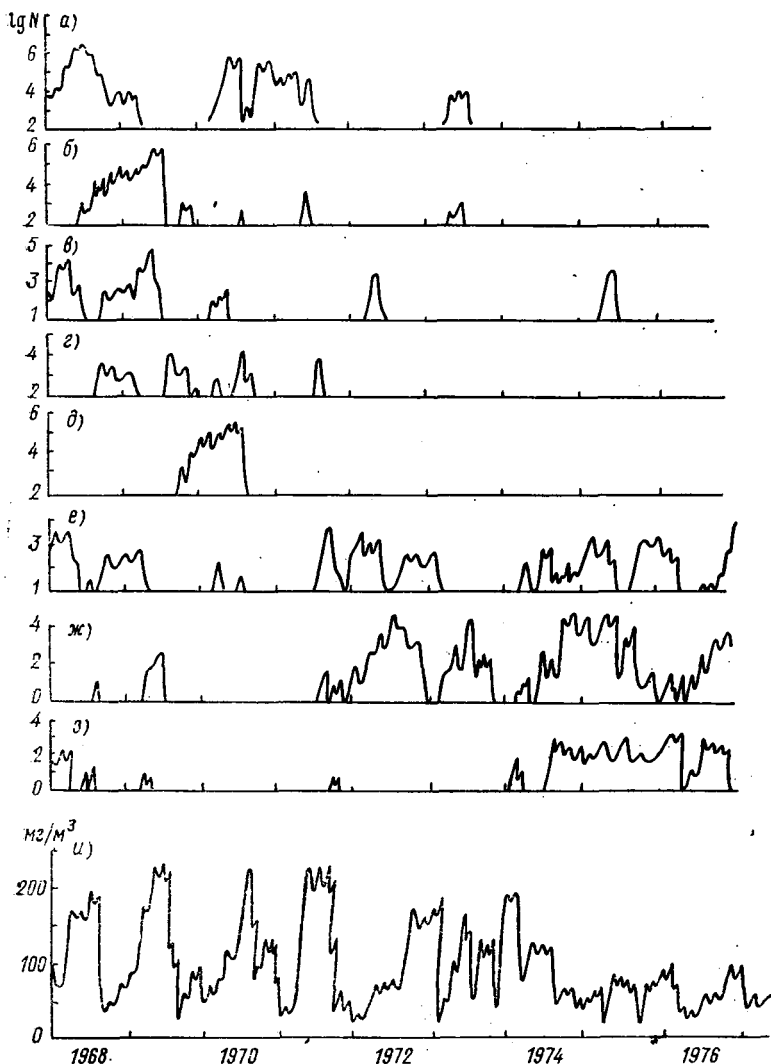


Рис. 5.8. Сукцессия массовых видов фитопланктона (бухта Лох-Ливен, Шотландия) в 1968—1976 гг. при уменьшении антропогенного поступления фосфатов в водоем [169].

a — *Synechococcus nov. sp.*; *б* — *Oscillatoria redekei*; *в* — *Diatoma elongatum*; *г* — *Microcystium pusillum*; *д* — *Steiniella sp. (cf. graevenitzii)*; *е* — *Asterionella formosa*; *ж* — *Anabaena flos-aquae*; *з* — *Melosira ambigua*; *и* — общая биомасса фитопланктона (концентрация хлорофилла «а»); *N* — плотность фитопланктона, кл/(нить) мл.

доема. Первым и наиболее тонким показателем начавшихся перестроек в экосистеме являются нарушения в «часах сукцессии» — в сроках и интенсивности развития отдельных видов, появление и массовое развитие ранее не характерных или редко встречающихся видов организмов. Изучение антропогенных сукцессий требует тщательных многолетних наблюдений, одним из немногочис-

ленных примеров такого рода исследований могут служить работы Бейли-Ваттса, наблюдавшего сукцессию в водоеме, вызванную изменением поступления фосфора [169]. Результаты наблюдений (1968—1976 гг.) за динамикой массовых видов планктонных водорослей в озере Лох-Ливен (Шотландия) приведены на рис. 5.8. В 1968—1972 гг. содержание фосфора в водоеме было высоким $[(1,2 \dots 1,6) \cdot 10^{-2} \text{ г/л}]$ за счет поступления отходов от расположенной вблизи ткацкой фабрики. В связи со строительством на фабрике очистных сооружений в последующие годы поступление фосфатов в водоем постепенно снижалось, достигнув уровня $0,6 \cdot 10^{-2} \text{ г/л}$ в 1976 г. В верхней части рис. 5.8 представлена динамика массовых видов в эвтрофном водоеме (1968—1972 гг.), ниже — виды, наиболее обычные при умеренной фосфатной нагрузке на водоем. Прослеживается постепенное замещение видов на фоне ежегодной сезонной сукцессии, общая структура водорослевого сообщества при снижении биогенной нагрузки претерпевает значительные изменения. Внизу рисунка показана динамика общей массы водорослей за период 1968—1976 гг.; легко видеть, что уменьшение поступления фосфатов привело к пропорциональному снижению общей биомассы водорослей, кроме того, сильно изменился видовой состав сообщества. Описанные изменения в биологическом сообществе достаточно типичны и наблюдаются при антропогенном воздействии как в водных, так и в наземных системах.

5.3. Многолетние сукцессии в биологических сообществах

Хорошо известно, что природные экосистемы являются достаточно устойчивыми по отношению к кратковременным флюктуациям факторов среды. Однако даже небольшие систематические изменения внешних условий обитания, происходящие в течение длительного времени (подогрев, повышенное поступление биогенов), вызывают постепенную перестройку всей структуры сообщества [33, 105].

Математическое моделирование многолетних сукцессий представляет большой теоретический интерес, позволяя проанализировать механизмы формирования трофических цепочек и их взаимодействия в сложном биологическом сообществе.

5.3.1. Модель олиготрофно-эвтрофной сукцессии в водоеме

В настоящем параграфе будет рассмотрена математическая модель начальной стадии сукцессии в водном биоценозе, вызванной постепенным увеличением запаса лимитирующего биогенного элемента в системе. Накопление биогенов может происходить либо естественным путем за счет биоассимиляции питательных

веществ поколениями организмов с последующим возвращением их в водную среду, либо вызывается деятельностью человека, например, в случае поступления биогенов (фосфаты, нитраты) в водоем со сточными водами предприятий.

Процесс перестройки природного сообщества при биогенной сукцессии очень сложен. Ниже будет исследована простейшая модель сукцессии, описывающая изменение видового состава биоценоза в зависимости от общего запаса лимитирующего биогенного элемента в системе.

Рассмотрим модельный биоценоз, состоящий из двух конкурирующих трофических цепочек «продукент — консумент I порядка — консумент II порядка» [62]. Считаем, что консументы строго специализированы по питанию. Схема

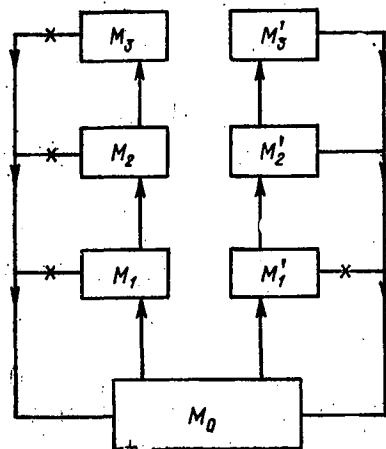


Рис. 5.9. Трофическая схема замкнутой экосистемы со специализированными по питанию консументами.

пищевых связей между видами изображена на рис. 5.9. Предполагая, что экосистема лимитируется одним биогенным элементом и замкнута по нему, получим следующую систему уравнений (без учета явлений насыщения) [62, 118]:

$$\begin{aligned}
 \frac{dM_1}{dt} &= M_1 (-\varepsilon_1 + \beta S - \gamma_{12}M_2), \\
 \frac{dM_2}{dt} &= M_2 (-\varepsilon_2 + \gamma_{21}M_1 - \gamma_{23}M_3), \\
 \frac{dM_3}{dt} &= M_3 (-\varepsilon_3 + \gamma_{32}M_2), \\
 \frac{dM'_1}{dt} &= M'_1 (-\varepsilon'_1 + \beta' S - \gamma'_{12}M'_2), \\
 \frac{dM'_2}{dt} &= M'_2 (-\varepsilon'_2 + \gamma'_{21}M'_1 - \gamma'_{23}M'_3), \\
 \frac{dM'_3}{dt} &= M'_3 (-\varepsilon'_3 + \gamma'_{32}M'_2), \\
 \sum_{i=1}^3 (M_i + M'_i) + S &= M_\Sigma,
 \end{aligned}
 \tag{5.2}$$

где M_1, M_1' — биомассы двух видов продуцентов; M_2, M_2' — биомассы консументов I порядка; M_3, M_3' — биомассы консументов II порядка (все биомассы выражены в единицах лимитирующего биогенного элемента); M_Σ — общий запас лимитирующего элемента в системе; S — концентрация его в среде; $\varepsilon_i, \varepsilon_i'$ — скорости распадных процессов; β, β' — коэффициенты фотосинтеза; $\gamma_{12}, \gamma_{12}', \gamma_{23}, \gamma_{23}'$ — коэффициенты потребления; $\gamma_{21}, \gamma_{21}', \gamma_{32}, \gamma_{32}'$ — коэффициенты усвоения пищи консументами. Очевидно, что между коэффициентами системы имеют место неравенства

$$\gamma_{21} < \gamma_{12}; \quad \gamma_{21}' < \gamma_{12}', \quad (5.3)$$

$$\gamma_{32} < \gamma_{23}; \quad \gamma_{32}' < \gamma_{23}',$$

поскольку прирост биомассы популяции не может превышать количества съеденной пищи.

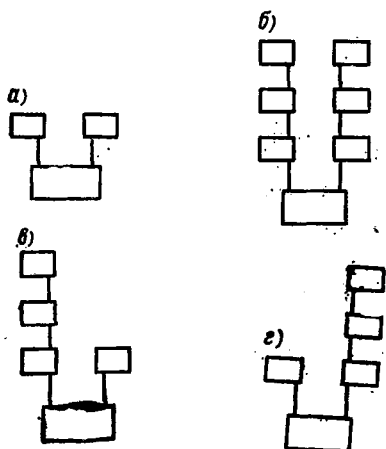


Рис. 5.10. Трофические структуры, устойчивое существование которых в системе (5.2) невозможно.

Рассмотрим, какие стационарные состояния возможны в системе (5.2) при различных значениях запаса биогенного элемента M_Σ (биологический смысл имеют только положительные значения биомасс видов и коэффициентов модели). Устойчивость будет исследоваться по отношению к малым отклонениям от стационарных значений биомасс:

$$\mu_j^{(1)} = \bar{M}_j - M_j; \quad \mu_j^{(2)} = \bar{M}_j' - M_j'$$

В общем виде уравнения для отклонений $\mu_j^{(i)}$ имеют вид [60]

$$\frac{d\mu_j^{(i)}}{dt} = \sum_{k=1}^3 \left(\frac{\partial \dot{M}_j^{(i)}}{\partial M_k} + \frac{\partial \dot{M}_j^{(i)'}}{\partial M_k'} \right) \quad (j = 1, 3; \quad i = 1, 2). \quad (5.4)$$

Решение системы (5.4) имеет вид $\mu_j^{(i)} = \sum_{k=1}^3 C_{jk}^{(i)} \exp(\lambda_k t)$, где λ_k — корни характеристического уравнения. Стационарное состояние системы (5.2) асимптотически устойчиво при условии $\text{Re} \lambda < 0$.

Нетрудно видеть, что экосистема, описанная уравнениями (5.2), может иметь 12 стационарных состояний. Трофические структуры и стационарные значения переменных приведены

в табл. 5.1 (для симметричных структур указана только одна из двух возможных).

Четыре трофические структуры, представленные на рис. 5.10, в стационарном состоянии не существуют, так как системы алгебраических уравнений для этих стационаров оказываются вырожденными. Невозможность сосуществования двух продуцентов, конкурирующих за один компонент питания (рис. 5.10 а), отражает выполнение в системе принципа Гаузе. Невозможность стационарных структур, показанных на рис. 5.10 б, в, г, по-видимому, свидетельствует о том, что стабилизирующее влияние, которое обычно оказывает присутствие в экосистеме растительного консумента, в определенной степени нейтрализуется наличием хищника II порядка.

Рассмотрим, какие трофические структуры оказываются устойчивыми в системе (5.2) при медленном увеличении параметра M_{Σ} — общего запаса лимитирующего биогенного элемента.

Структура 1. Содержание биогенного элемента в среде может быть слишком малым, чтобы обеспечить устойчивое существование даже одной популяции продуцентов. Единственно возможным в этом случае является состояние с нулевыми значениями биомасс видов. При исследовании на устойчивость корни характеристического уравнения системы (5.4) получаем в виде

$$\lambda_1 = \beta M_{\Sigma} - \varepsilon_1; \quad \lambda_2 = \beta' M_{\Sigma} - \varepsilon_1'; \quad \lambda_3^{(1)} = -\varepsilon_3^{(1)}; \quad \lambda_2' = -\varepsilon_2'; \quad \lambda_3' = -\varepsilon_3',$$

откуда следует, что нулевое состояние устойчиво в интервале значений параметра M_{Σ}

$$0 \leq M_{\Sigma} < M_{1кр}, \quad (5.5)$$

где $M_{1кр} = \min(\varepsilon_1/\beta; \varepsilon_1'/\beta')$.

Выражения ε_1/β и ε_1'/β' имеют смысл минимальных концентраций лимитирующего биогенного элемента в среде, необходимых для существования изолированных популяций продуцентов M_1 и M_1' .

Будем считать для определенности, что

$$\varepsilon_1/\beta < \varepsilon_1'/\beta', \quad (5.6)$$

т. е. наиболее неприхотливым по отношению к дефициту биогенного элемента S является продуцент M_1 .

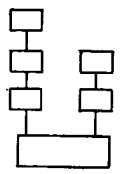
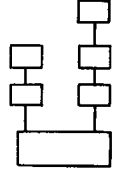
Структура 2. При значениях M_{Σ} , больших $M_{1кр}$, становится возможным существование в системе популяции фотосинтезирующих растений вида M_1 . Структура 2 оказывается положительно определенной и устойчивой при выполнении неравенства (5.6) на отношения ε/β в интервале значений параметра M_{Σ}

$$M_{1кр} < M_{\Sigma} < M_{2кр} \quad (5.7)$$

(значение $M_{2кр}$ приведено в табл. 5.1).

**Стационарные состояния шестивидовой экосистемы (5.2)
со специализированными консументами I и II порядков**

№ пп.	Графическое изображение стационарного состояния	Стационарные значения биомасс	Концентрация лимитирующего компонента питания в среде
1		$\bar{M}_i = \bar{M}'_i = 0$	$\bar{S} = M_{\Sigma}$
2		$\bar{M}_1 = M_{\Sigma} - M_{1 \text{ кр}}, \bar{M}'_i = 0, \\ \bar{M}_2 = \bar{M}_3 = 0$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon_1}{\beta}$
3		$\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}}, \bar{M}_2 = \frac{M_{\Sigma} - M_{2 \text{ кр}}}{1 + \gamma_{12}/\beta}, \\ \bar{M}'_3 = \bar{M}_3 = 0, M'_1 = M'_2 = 0$	$\bar{S} = \frac{M_{\Sigma} - M_{2 \text{ кр}} + \varepsilon_1 \left(\frac{1}{\beta} + \frac{1}{\gamma_{12}} \right)}{1 + \beta/\gamma_{12}}$
4		$\bar{M}_1 = \frac{M_{\Sigma} - M'_{3 \text{ кр}} + \varepsilon_2 (1/\gamma_{21} + 1/\gamma_{23})}{1 + \gamma_{21}/\gamma_{23}}, \\ \bar{M}_2 = \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}}, \bar{M}_3 = \frac{M_{\Sigma} - M'_{3 \text{ кр}}}{1 + \gamma_{23}/\gamma_{21}}, \\ \bar{M}'_i = 0$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}} \frac{\gamma_{12}}{\beta}$
5		$\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}}, \bar{M}_2 = \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right), \\ \bar{M}'_1 = M_{\Sigma} - M_{3 \text{ кр}}, \\ \bar{M}_3 = \bar{M}'_2 = \bar{M}'_3 = 0$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'}$
6		$\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}}, \bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}}, \\ \bar{M}_3 = \bar{M}'_3 = 0, \\ \bar{M}'_2 = \frac{M_{\Sigma} - M_{4 \text{ кр}}}{1 + \gamma'_{12}/\beta + \beta\gamma'_{12}/\beta'\gamma_{12}}, \\ \bar{M}_2 = \frac{\beta'\gamma'_{12}}{\beta'\gamma_{12}} M'_2 + \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right)$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\gamma'_{12}}{\beta'} \bar{M}'_2$

№ пп.	Графическое изображение стационарного состояния	Стационарные значения биомасс	Концентрация лимитирующего компонента питания в среде
7		$\bar{M}_1 = \frac{M_{\Sigma} - M_{5 \text{ кр}} + \varepsilon_2 / (\gamma_{21} + \gamma_{23})}{1 + \gamma_{23} / \gamma_{21}},$ $\bar{M}_2 = \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}}, \quad \bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}},$ $\bar{M}_3 = \frac{M_{\Sigma} - M_{5 \text{ кр}}}{1 + \gamma_{23} / \gamma_{21}}$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\gamma_{12}}{\beta} \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}}$
8		$\bar{M}'_1 = \frac{M_{\Sigma} - M'_{5 \text{ кр}} + \varepsilon'_2 / (\gamma'_{21} + \gamma'_{23})}{1 + \gamma'_{23} / \gamma'_{21}},$ $\bar{M}'_2 = \frac{\varepsilon'_3}{\gamma'_{32}}, \quad \bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}},$ $\bar{M}'_3 = \frac{M_{\Sigma} - M'_{5 \text{ кр}}}{1 + \gamma'_{23} / \gamma'_{21}}$	$\bar{S} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\gamma'_{12} \varepsilon'_3}{\beta' \gamma'_{32}}$

Примечание. $M_{1 \text{ кр}} = \min\left(\frac{\varepsilon_1}{\beta}; \frac{\varepsilon'_1}{\beta'}\right) = \frac{\varepsilon_1}{\beta}$,

$$M_{2 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}},$$

$$M_{3 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right),$$

$$M'_{3 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}} \left(1 + \frac{\gamma_{12}}{\beta} \right),$$

$$M_{4 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \frac{\varepsilon'_2}{\gamma'_{21}} + \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right),$$

$$M_{5 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \frac{\varepsilon'_2}{\gamma'_{21}} + \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\beta'}{\gamma'_{12}} \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta} - \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} \right) + \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}} \left(1 + \frac{\gamma_{12}}{\beta} + \frac{\beta' \gamma'_{12}}{\beta \gamma'_{12}} \right),$$

$$M'_{5 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \frac{\varepsilon'_2}{\gamma'_{21}} + \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) + \frac{\varepsilon'_3}{\gamma'_{32}} \left(1 + \frac{\gamma'_{12}}{\beta'} + \frac{\beta \gamma'_{12}}{\beta' \gamma'_{12}} \right).$$

Альтернативное стационарное состояние, когда в системе присутствует только второй вид продуцентов M_1' , при выбранном знаке неравенства (5.6) оказывается всегда неустойчивым.

Таким образом, неравенство (5.6) на коэффициенты ε/β определяет, какая из двух конкурирующих трофических цепочек получит преимущественное развитие, в частности, при выбранном соотношении коэффициентов первой развивается левая пищевая цепь.

Структура 3. При увеличении запаса лимитирующего биогена в системе выше $M_{2кр}$ структура 2 становится неустойчивой и появляется структура 3. Это стационарное состояние положительно определено при $M_{\Sigma} > M_{2кр}$. Корни характеристического уравнения системы (5.4) имеют вид

$$\lambda_1 = -\varepsilon_3 + \gamma_{32}\bar{M}_2; \lambda_2 = -\varepsilon_1' + \beta'\bar{S}, \quad (5.8)$$

$$\lambda_3 = -\varepsilon_2'; \lambda_4 = -\varepsilon_3,$$

а $\lambda_{5,6}$ определяются из квадратного уравнения

$$\lambda^2 + \beta\bar{M}_1\lambda + \gamma_{21}(\beta + \gamma_{12})\bar{M}_1\bar{M}_2 = 0 \quad (5.9)$$

и всегда имеют $\text{Re } \lambda < 0$.

Все корни (5.8) имеют отрицательные $\text{Re } \lambda$, т. е. состояние 3 устойчиво, если

$$M_{2кр} < M_{\Sigma} < \min(M_{3кр}, M'_{3кр}). \quad (5.10)$$

Легко видеть, что $M_{3кр} < M'_{3кр}$ при выполнении следующего неравенства для коэффициентов модели:

$$\frac{\varepsilon_1'}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} < \frac{\varepsilon_3}{\gamma_{32}} \frac{\gamma_{12}}{\beta}. \quad (5.11)$$

Как будет видно из дальнейшего изложения, неравенство (5.11) будет определять характер развития трофической структуры экосистемы при дальнейшем увеличении параметра M_{Σ} .

Биологический смысл неравенства (5.11) следующий. Разность $(\varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta)$ количественно характеризует конкурентное преимущество, которое имеет продуцент M_1 в отсутствие консументов. Величина $(\varepsilon_3/\gamma_{32})(\gamma_{12}/\beta)$ отражает «давление» цепочки консументов $M_2 - M_3$ на продуцент M_1 , ослабляющее конкурентные возможности этого вида. Если «давление» консументов достаточно велико, в систему может заселиться второй вид продуцентов M_1' , в противном случае вид M_1 остается конкурентным доминантом даже при наличии выедания консументами.

Прежде чем перейти к дальнейшему рассмотрению модели отметим, что стационарное состояние, симметричное структуре 3, т. е. $M_1' - M_2'$, при выполнении неравенства (5.11) всегда неустойчиво.

Структура 4. Рассмотрим стационарное состояние, в котором «левая» трофическая цепь, состоящая из видов M_1, M_2, M_3 , полностью вытесняет представителей второй трофической цепи. Это стационарное состояние существует при $M_{\Sigma} > M'_{3кр}$. Характеристическое уравнение системы (5.4) в этом случае имеет корни

$$\lambda_1 = -\varepsilon_1 + \beta' S, \quad \lambda_2 = -\varepsilon_2, \quad (5.12)$$

$$\lambda_3 = -\varepsilon_3,$$

три других корня удовлетворяют уравнению

$$a_0 \lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0, \quad (5.13)$$

где

$$a_0 = 1, \quad a_1 = \beta \bar{M}_1, \quad a_2 = \gamma_{23} \gamma_{32} \bar{M}_2 \bar{M}_3 + \gamma_{21} (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_1 \bar{M}_2, \\ a_3 = \bar{M}_1 \bar{M}_2 \bar{M}_3 \beta \gamma_{32} (\gamma_{21} + \gamma_{23}).$$

Условие устойчивости Раussa—Гурвица [60] для уравнения (5.13) сводится к неравенству

$$\gamma_{12} \gamma_{23} - \gamma_{21} \gamma_{32} > 0, \quad (5.14)$$

которое всегда выполняется [см. (5.3)].

Поэтому состояние 4 устойчиво при единственном условии $\text{Re } \lambda_1 < 0$, которое выполняется, если выполнено неравенство (5.11).

Таким образом, существование цепочки видов $M_1 - M_2 - M_3$ при условии (5.11) оказывается устойчивым всюду начиная с $M_{\Sigma} = M'_{3кр}$. Этот вариант сукцессии системы представлен на рис. 5.11 а.

Структура 5. Положительно определена при $M_{\Sigma} > M_{3кр}$. Три корня характеристического уравнения имеют вид

$$\lambda_1 = -\varepsilon_3 + \gamma_{32} \bar{M}_2, \quad \lambda_2 = -\varepsilon_2' + \gamma_{21}' \bar{M}_1', \quad (5.15)$$

$$\lambda_3 = -\varepsilon_3',$$

а три других корня удовлетворяют кубическому уравнению

$$a_0 \lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0, \quad (5.16)$$

где

$$a_0 = 1, \quad a_1 = \beta \bar{M}_1 + \beta' \bar{M}_1', \quad a_2 = (\beta + \gamma_{12}) \gamma_{21}' \bar{M}_1 \bar{M}_2, \\ a_3 = \bar{M}_1 \bar{M}_2 \bar{M}_1' \beta' \gamma_{12} \gamma_{21},$$

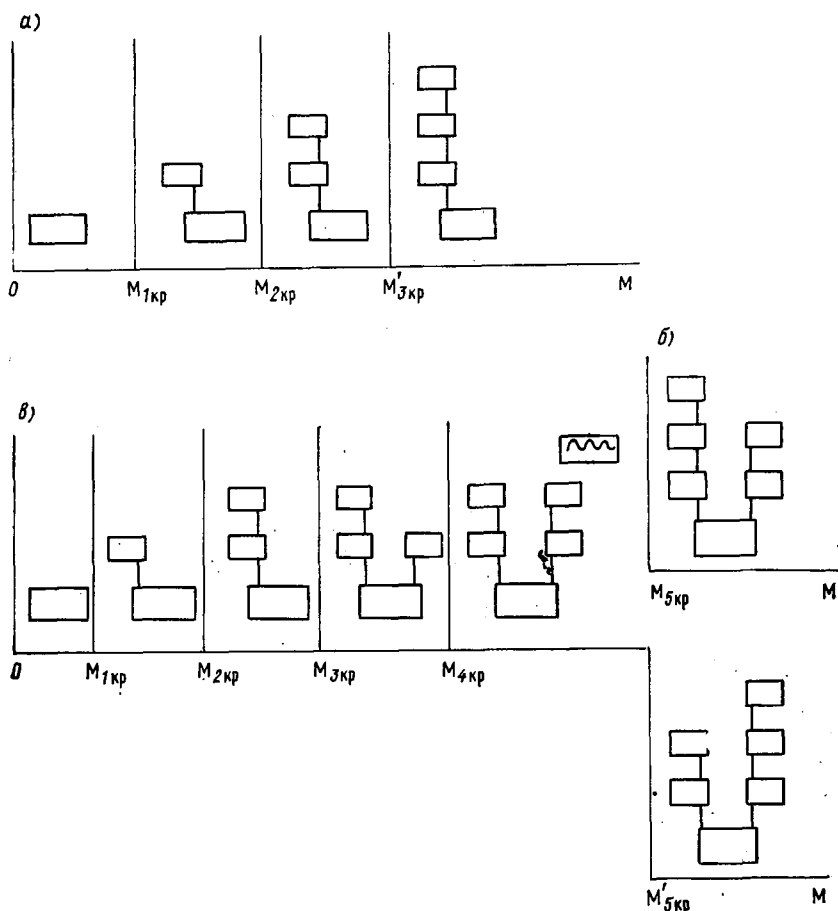


Рис. 5.11. Сукцессионные ряды для начальной стадии олиготрофно-эвтрофной сукцессии в шестивидовой системе (5.2).

$$а) \varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta > \varepsilon_3 \nu_{12}/\beta \nu_{32};$$

$$б) 0 < \varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta < \varepsilon_3 \nu_{12}/\beta \nu_{32}; \varepsilon_3 \nu_{12}/\beta \nu_{32} - (\varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta) < \varepsilon_3 \nu_{12}'/(\beta' \nu_{32}'),$$

$$в) 0 < \varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta < (\varepsilon_3/\nu_{32})(\nu_{12}/\beta); \varepsilon_3 \nu_{12}/\beta \nu_{32} - (\varepsilon_1'/\beta' - \varepsilon_1/\beta) > (\varepsilon_3 \nu_{12}'/\beta' \nu_{32}').$$

и, как следует из условий Рауса—Гурвица, всегда имеют отрицательные действительные части. Анализируя (5.15), получим, что структура 5 является устойчивой при выполнении неравенства, обратного неравенству (5.11) в интервале значений параметра M_{Σ}

$$M_{зкр} < M_{\Sigma} < M_{4кр}. \quad (5.17)$$

В отличие от состояния 6, для которого невозможно появление новых видов, в структуре 5 при увеличении M_{Σ} происходят даль-

нейшие сукцессионные изменения, выражающиеся в появлении новых консументов, как показано на рис. 5.11 б, в.

Структура 6. Следующим за структурой 5 при возрастании M_{Σ} в системе возникает сообщество, состоящее из двух цепочек, включающих продуценты и консументы первого порядка.

Трофическая структура 6 существует при $M_{\Sigma} > M_{4кр}$; корни характеристического уравнения системы (5.4) имеют вид

$$\lambda_1 = -\varepsilon_3 + \gamma_{32}\bar{M}_2, \quad \lambda_2 = -\varepsilon_3' + \gamma_{32}'M_2', \quad (5.18)$$

а четыре остальных корня определяются из уравнения

$$\lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 = 0, \quad (5.19)$$

где

$$a_1 = \beta\bar{M}_1 + \beta'M_1', \quad a_2 = \bar{M}_1\bar{M}_2\gamma_{21}(\beta + \gamma_{12}) + \bar{M}_1'\bar{M}_2'\gamma_{21}'(\beta' + \gamma_{12}'),$$

$$a_3 = \bar{M}_1\bar{M}_1'(\beta\gamma_{12}'\gamma_{21}'M_2' + \beta'\gamma_{12}\gamma_{21}\bar{M}_2),$$

$$a_4 = \gamma_{21}\gamma_{21}'\bar{M}_1\bar{M}_2\bar{M}_1'\bar{M}_2'(\gamma_{12}\gamma_{12}' + \beta\gamma_{12}' + \beta'\gamma_{12}).$$

Для уравнения (5.19) возможно нарушение условий устойчивости Раусса—Гурвица, в этом случае система (5.2) не будет иметь ни одного устойчивого стационарного состояния. Поскольку общая масса M_{Σ} лимитирующего элемента ограничена, биомассы видов должны совершать колебания. Подробно возможные режимы автоколебаний в четырехвидовом биоценозе рассмотрены в п. 5.5.

В области значений коэффициентов, где критерий Раусса—Гурвица для уравнения (5.19) выполняется, стационарное состояние является устойчивым при $\text{Re } \lambda_{1,2} < 0$, откуда получаем интервал значений

$$M_{4кр} < M_{\Sigma} < \min(M_{5кр}, M_{5кр}'). \quad (5.20)$$

Нетрудно показать, что $M_{5кр} < M_{5кр}'$, если выполняется неравенство

$$\frac{\varepsilon_1'}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} > \frac{\varepsilon_3\gamma_{12}}{\gamma_{32}\beta} - \frac{\varepsilon_3'}{\gamma_{32}'} \frac{\gamma_{12}'}{\beta'}. \quad (5.21)$$

Структура 7. Эта трофическая структура возникает в экосистеме при $M_{\Sigma} > M_{5кр}$ и выполнении неравенства (5.21). Характеристическое уравнение системы (5.4) имеет вид

$$\lambda^5 + a_1\lambda^4 + a_2\lambda^3 + a_3\lambda^2 + a_4\lambda + a_5 = 0, \quad (5.22)$$

где

$$\begin{aligned}
 a_1 &= \beta \bar{M}_1 + \beta' \bar{M}'_1, \\
 a_2 &= (\beta + \gamma_{12}) \gamma_{21} \bar{M}_1 \bar{M}_2 + (\beta' + \gamma'_{12}) \gamma'_{21} \bar{M}'_1 \bar{M}'_2 + \gamma_{23} \gamma_{32} \bar{M}_2 \bar{M}_3, \\
 a_3 &= (\beta \bar{M}_1 + \beta' \bar{M}'_1) \gamma_{23} \gamma_{32} \bar{M}_2 \bar{M}_3 + \beta \gamma_{21} \gamma_{32} \bar{M}_1^2 \bar{M}_3 + \\
 &\quad + \beta' \gamma'_{12} \gamma_{21} \bar{M}_1^2 \bar{M}'_1 + \beta \gamma'_{12} \gamma_{21} \bar{M}_1 \bar{M}'_1 \bar{M}'_2, \\
 a_4 &= (\beta' + \gamma'_{12}) \gamma'_{21} \gamma_{23} \gamma_{32} \bar{M}'_1 \bar{M}'_2 \bar{M}_2 \bar{M}_3 + \\
 &\quad + (\gamma_{12} \gamma'_{12} + \beta \gamma'_{12} + \beta' \gamma_{12}) \gamma_{21} \gamma'_{21} \bar{M}_1^2 \bar{M}'_2, \\
 a_5 &= (\gamma_{21} \bar{M}_1 + \gamma_{23} \bar{M}_2) \beta \gamma'_{12} \gamma_{21} \gamma_{32} \bar{M}_1 \bar{M}'_1 \bar{M}'_2 \bar{M}_3.
 \end{aligned}$$

Для того чтобы состояние 7 было устойчиво, необходимо и достаточно выполнения условий Раусса — Гурвица

$$a_1 a_2 - a_3 > 0, \tag{5.23}$$

$$a_3 (a_1 a_2 - a_3) - a_1 (a_1 a_4 - a_5) > 0.$$

Можно показать, что при M_{Σ} , значительно превышающем $M_{5кр}$, неравенства (5.23) выполняются. При M_{Σ} , немного превышающем $M_{5кр}$, возможно нарушение условий Раусса — Гурвица, в этом случае в системе возникают автоколебания.

Структура 8. Если выполняется неравенство на коэффициенты системы, противоположное неравенству (5.21), то вместо структуры 7 при $M_{\Sigma} > M'_{5кр}$ появляется структура 8 (см. рис. 5.11 *б*).

Поскольку структурами 7 и 8 исчерпываются возможности модельной экосистемы (5.2), дальнейшей сукцессии при возрастании запаса биогенного элемента M_{Σ} не произойдет. Для модельной экосистемы большей размерности аналогичным образом можно проследить развитие более сложного сообщества.

Таким образом, анализ модели экосистемы (5.2) дает следующие результаты:

при фиксированном значении запаса биогенного элемента M_{Σ} лишь одно стационарное состояние системы оказывается положительно определенным и устойчивым;

каждая видовая структура сообщества существует и устойчива в определенном интервале значений M_{Σ} , причем верхняя граница устойчивости i -й структуры совпадает с нижней границей устойчивости более сложной ($i + 1$)-й структуры;

последовательная смена устойчивых стационарных состояний при возрастании биогенной нагрузки M_{Σ} образует сукцессионный ряд, имитирующий развитие системы при эвтрофикации. Сукцессионные ряды для системы (5.2) представлены графически на рис. 5.11;

в системе возможны несколько вариантов сукцессии в зависимости от неравенств, связывающих коэффициенты. Неравенства на коэффициенты представляют собой соотношения между мини-

мальными потребностями продуцентов в лимитирующем элементе питания в отсутствие и при наличии консументов.

Результаты, полученные при исследовании модели (5.2), позволяют вскрыть внутренние механизмы построения трофической структуры экосистем и их изменений при вселении новых видов или изменении среды обитания.

5.3.2. Сукцессия в экосистеме со смешанным питанием консументов. Парадокс обогащения

Как было показано в п. 5.3.1, в системе со строго специализированным питанием консументов повышение биогенной нагрузки M_{Σ} приводит к последовательному увеличению видового разнообразия сообщества. Представляет интерес исследование хода олиготрофно-эвтрофной сукцессии в более сложном случае при учете в модели смешанного питания консументов.

Рассмотрим модель замкнутой водной экосистемы, включающей два вида консументов M_2 и M'_2 , потребляющих планктонные водоросли M_1 и M'_1 . Схема циркуляции вещества в системе

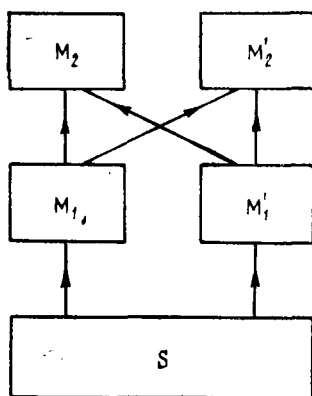


Рис. 5.12. Трофическая схема замкнутой экосистемы со смешанным питанием консументов.

(при лимитировании организмов биогенным элементом M_{Σ}) представлена на рис. 5.12.

Уравнения динамики биомасс (без учета насыщения) имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1(-\varepsilon_1 + \beta S - \gamma_{12}M_2 - \delta M'_2), \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2(-\varepsilon_2 + \gamma_{21}M_1 + \delta'_1 M'_1), \\ \frac{dM'_1}{dt} &= M'_1(-\varepsilon'_1 + \beta' S - \gamma'_{12}M'_2 - \delta' M_2), \\ \frac{dM'_2}{dt} &= M'_2(-\varepsilon'_2 + \gamma'_{21}M'_1 + \delta_1 M_1), \\ \sum_{i=1}^3 (M_i + M'_i) + S &= M_{\Sigma}, \end{aligned} \quad (5.24)$$

где δ, δ_1 — коэффициенты поедания и усвоения продуцента M_1 видом M_2 ; δ', δ'_1 — коэффициенты поедания и усвоения проду-

цента M_1' консументом M_2 . Величины δ , δ' характеризуют смешанное питание видов M_2 , M_2' .

Стационарные решения системы (5.24) были исследованы теми же методами, что и в п. 5.3.1. Значения стационаров и условия их существования и устойчивости выписаны в табл. 5.2. Нетрудно видеть, что при увеличении биогенной нагрузки M_2 устойчивыми последовательно становятся различные стационарные состояния, образуя сукцессионные ряды, причем конкретная последовательность изменений в системе зависит от соотношений между коэффициентами.

На рис. 5.13 представлены возможные варианты биогенной сукцессии в системе со смешанным питанием консументов при различных соотношениях между коэффициентами модели. Поясним кратко каждый из вариантов развития сообщества при постепенном увеличении запаса лимитирующего элемента [62].

При малых значениях M_2 развитие биоценоза идет так же, как и в системе без смешанного питания. Первым появляется продуцент (фотосинтезирующее растение), причем тот вид, у которого отношение ϵ/β наименьшее. Для определенности будем считать, что, как и в предыдущей модели, выполняется неравенство (5.6), т. е. первым в системе появится вид M_1 .

Для описания сообщества, включающего животных — консументов, необходимо задать соотношения между величинами ϵ_2/γ_{21} , ϵ_2/δ_1 , ϵ_2'/γ_{21}' , ϵ_2'/δ_1' , например

$$\epsilon_2/\gamma_{21} < \epsilon_2'/\delta_1', \quad (5.25)$$

$$\epsilon_2/\delta_1 < \epsilon_2'/\gamma_{21}'. \quad (5.26)$$

Выражение ϵ_2/γ_{21} (или ϵ_2'/δ_1') имеет смысл той минимальной плотности популяции жертв M_1 , которая необходима для поддержания существования консумента M_2 (или M_2') при отсутствии других источников питания. Величина ϵ_2/δ_1 (или ϵ_2'/γ_{21}') — это минимальная плотность жертв M_1' , при которой возможно существование хищника M_2 (или M_2'). Таким образом, неравенства типа (5.25), (5.26) характеризуют пригодность каждого из двух видов пищи для консументов. Достаточно рассмотреть случай, когда неравенство (5.25) выполнено (при обратном соотношении виды M_2 и M_2' следует поменять местами).


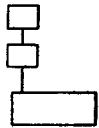
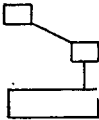
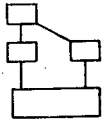
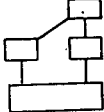
Кроме неравенств типа (5.25), (5.26), необходимо задать также соотношения между воспроизводством каждого продуцента и его выеданием консументами M_2 и M_2' , например

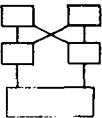
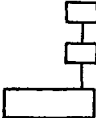
$$\gamma_{12}/\beta < \delta'/\beta', \quad (5.27)$$

$$\gamma_{12}'/\beta' < \delta/\beta. \quad (5.28)$$

Эти неравенства отражают величину «давления» консументов на потребляемые виды водорослей.

**Стационарные состояния четырехвидовой экосистемы (5,24)
с неспециализированными по питанию консументами**

№ пп.	Графическое изображение стационарного состояния	Стационарные значения биомасс	Условия существования и устойчивости
1		$\bar{M}_1 = \bar{M}_\Sigma - \bar{M}_{1 \text{ кр}},$ $\bar{M}'_1 = \bar{M}_2 = \bar{M}'_2 = 0$	$\frac{\varepsilon_1}{\beta} < \frac{\varepsilon'_1}{\beta'},$ $M_\Sigma > M_{1 \text{ кр}}$
2		$\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}}; \bar{M}_2 = \frac{M_\Sigma - M_{2 \text{ кр}}}{1 + \gamma_{12}/\beta},$ $\bar{M}'_1 = \bar{M}'_2 = 0$	$\frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} > \frac{\varepsilon'_2}{\delta'_1},$ $\left(\frac{\gamma_{12}}{\beta} - \frac{\delta'}{\beta'}\right) \bar{M}_2 <$ $< \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta}$
3		$\bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon_2}{\delta'_1}; \bar{M}_2 = \frac{M_\Sigma - M'_{3 \text{ кр}}}{1 + \delta'/\beta'},$ <p align="center"><small>Ширинка</small></p> $\bar{M} - \bar{M}' = 0$	$\frac{\varepsilon_2}{\delta'_1} < \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}},$ $\left(\frac{\delta'}{\beta'} - \frac{\gamma_{12}}{\beta}\right) \bar{M}_2 <$ $< \frac{\varepsilon_1}{\beta} - \frac{\varepsilon'_1}{\beta'}$
4		$\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} - \frac{\delta'_1}{\gamma_{21}} M'_1, \bar{M}'_2 = 0,$ $\bar{M}'_1 = (M_\Sigma - M_{3 \text{ кр}}) / (1 - \delta'_1/\gamma_{21}),$ $\bar{M}_2 = \frac{\beta}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) \left(1 - \frac{\beta \delta'}{\beta' \gamma_{12}} \right)$	$\left(\frac{\gamma_{21}}{\delta'_1} - \frac{\delta'_1}{\gamma_{21}} \right) \bar{M}'_1 <$ $< \left(\frac{\varepsilon'_2}{\delta'_1} - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} \right)$
5		$\bar{M}_1 = (M_\Sigma - M_{5 \text{ кр}}) / (1 - \delta_1/\gamma'_{21}),$ $\bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}} - \frac{\delta_1}{\gamma_{21}} \bar{M}_1,$ $\bar{M}'_2 = \frac{\beta'}{\gamma_{12}} \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) \left(\frac{\beta' \delta}{\beta \gamma_{12}} - 1 \right)$ $\bar{M}_1 = \frac{\varepsilon_2 \gamma_{21} - \varepsilon'_2 \delta'_1}{\gamma_{21} \gamma'_{21} - \delta_1 \delta'_1},$ $\bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon_2 \gamma_{21} - \varepsilon_2 \delta_1}{\gamma_{21} \gamma_{21} - \delta_1 \delta'_1}$	$\left(\frac{\gamma_{21}}{\delta'_1} - \frac{\delta'_1}{\gamma_{21}} \right) \bar{M}_1 <$ $< \left(\frac{\varepsilon_2}{\delta'_1} - \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}} \right)$ $\bar{M}_i > 0, \bar{M}'_i > 0,$ $\bar{S} > 0$

№ пп.	Графическое изображение стационарного состояния	Стационарные значения биомасс	Условия существования и устойчивости
7		$\bar{M}_2 = [(\beta\gamma'_{12} - \beta'\delta)(M_{\Sigma} - \bar{M}_1 - \bar{M}'_1) + \varepsilon'_1(\beta + \delta) - \varepsilon_1(\beta' + \gamma'_{12})]/\Delta,$ $\bar{M}'_2 = [(\beta'\gamma_{12} + \beta\delta')(M_{\Sigma} - \bar{M}_1 - M'_1) - \varepsilon'_1(\beta + \gamma_{12}) + \varepsilon_1(\beta' + \delta')]/\Delta,$ $\Delta = (\beta + \gamma_{12})(\beta' + \gamma'_{12}) - (\beta + \delta)(\beta' + \delta')$	—
8		$\bar{M}'_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}},$ $\bar{M}'_2 = \frac{M_{\Sigma} - M_{6 \text{ кр}}}{1 + \gamma_{12}/\beta'}$	$\frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}} < \frac{\varepsilon_2}{\delta'_1},$ $\left(\frac{\gamma'_{12}}{\beta'} - \frac{\delta}{\beta}\right)\bar{M}'_2 < \frac{\varepsilon_1}{\beta} - \frac{\varepsilon'_1}{\beta'}$

Примечание. $M_{1 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_1}{\beta}$, $M_{2 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_1}{\beta} + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}}$,

$$M_{3 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} + \left[\left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) \frac{\beta}{\gamma_{12}} + \left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\delta'}{\gamma_{12}} \right) \frac{\varepsilon_1}{\beta'} \right] \left(1 - \frac{\beta\delta'}{\beta'\gamma_{12}} \right),$$

$$M'_{3 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon_2}{\delta'_1} + \left[\left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) \frac{\beta}{\gamma_{12}} + \left(\frac{\varepsilon'_1}{\varepsilon_1} - \frac{\delta'}{\gamma_{12}} \right) \frac{\varepsilon_1}{\beta'} \right] \left(1 - \frac{\beta\delta'}{\beta'\gamma_{12}} \right),$$

$$M_{4 \text{ кр}} = M_{3 \text{ кр}} + (1 - \delta'_1/\gamma_{21})(\varepsilon'_2\gamma_{21} - \delta_1\varepsilon_2)/(\gamma_{21}\gamma_{21} - \delta_1\delta'_1),$$

$$M_{5 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon'_2}{\delta'_1} + \left[\left(\frac{\varepsilon'_1}{\beta'} - \frac{\varepsilon_1}{\beta} \right) \frac{\beta'}{\gamma_{12}} + \left(\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon'_1} - \frac{\delta}{\gamma_{12}} \right) \frac{\varepsilon'_1}{\beta} \right] \left[\left(\frac{\beta'\delta}{\beta\gamma_{12}} - 1 \right) \right],$$

$$M_{6 \text{ кр}} = \frac{\varepsilon'_1}{\beta'} + \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_{21}}.$$

Неравенства (5.26)—(5.28) могут выполняться или иметь противоположные знаки, объединение их (при заданном знаке (5.25)) возможно восемью различными способами. Каждый конкретный набор неравенств определяет на рис. 5.13 группу сукцессионных рядов, которая может состоять из одного или нескольких вариантов сукцессии в зависимости от степени специализации консументов по питанию, т. е. от соотношений между величинами γ_{21} и δ_1 , γ'_{21} и δ_1 .

Сделаем краткие пояснения к рис. 5.13.

Группа А. Если вид M_1 быстрее размножается, чем продуцент M'_1 и, кроме того, является более питательной пищей для хищника M_2 , то цепочка видов $M_1—M_2$ оказывается доминирующей в системе при увеличении M_{Σ} .

Группы Б, В. К ним относятся случаи, когда продуцент M_1 имеет более высокое отношение (скорость выедания хищником M_2)/(скорость воспроизводства), чем вид M'_1 . При этом условии доминирующей в ходе сукцессии становится цепочка видов $M'_1—M_2$. Поскольку в силу неравенства (5.6) продуцент M'_1 не может появиться в системе при малых значениях M_{Σ} , биоценоз проходит через ряд промежуточных стационарных состояний.

Группа Г. Варианты этой группы отражают поведение системы при условиях, когда конкурентные возможности двух цепочек $M_1—M_2$ и $M'_1—M'_2$ оказываются в определенной степени равноценными: каждый из консументов лучше усваивает своего продуцента, но большее давление оказывает на другого. Следствием этой своеобразной ситуации является существование триггерных режимов, где доминирование одной из конкурирующих трофических цепочек определяется начальными концентрациями биомасс видов [12, 62].

Группа Д. Соотношения между коэффициентами для этой группы соответствуют случаю, когда смешанное питание играет незначительную роль в питании консументов. При повышении биогенной нагрузки M_{Σ} биоценоз изменяется аналогично системе со специализированными консументами и достигает максимального разнообразия.

Группа Е. Неравенства между коэффициентами для этих сукцессионных рядов заданы таким образом, что каждый из консументов лучше усваивает своего продуцента, однако давление консументов на вид M_1 в сумме больше, чем на вид M'_1 . Вследствие этого после ряда этапов сукцессии доминирующей становится трофическая цепочка $M'_1—M'_2$. Обращает на себя внимание явление деградации системы в ходе эвтрофикации после достижения максимального разнообразия. Уменьшение видового разнообразия в биологических сообществах нередко наблюдается при эвтрофикации природных водоемов и получило название «парадокс обогащения» [294], в исследованной модели «парадокс обогащения» получает свое количественное объяснение.

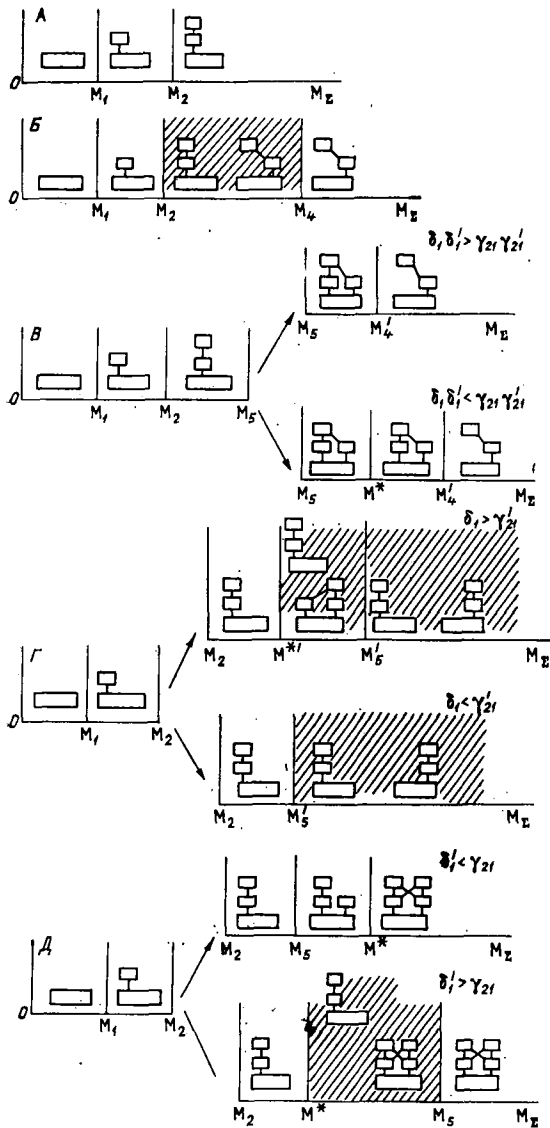
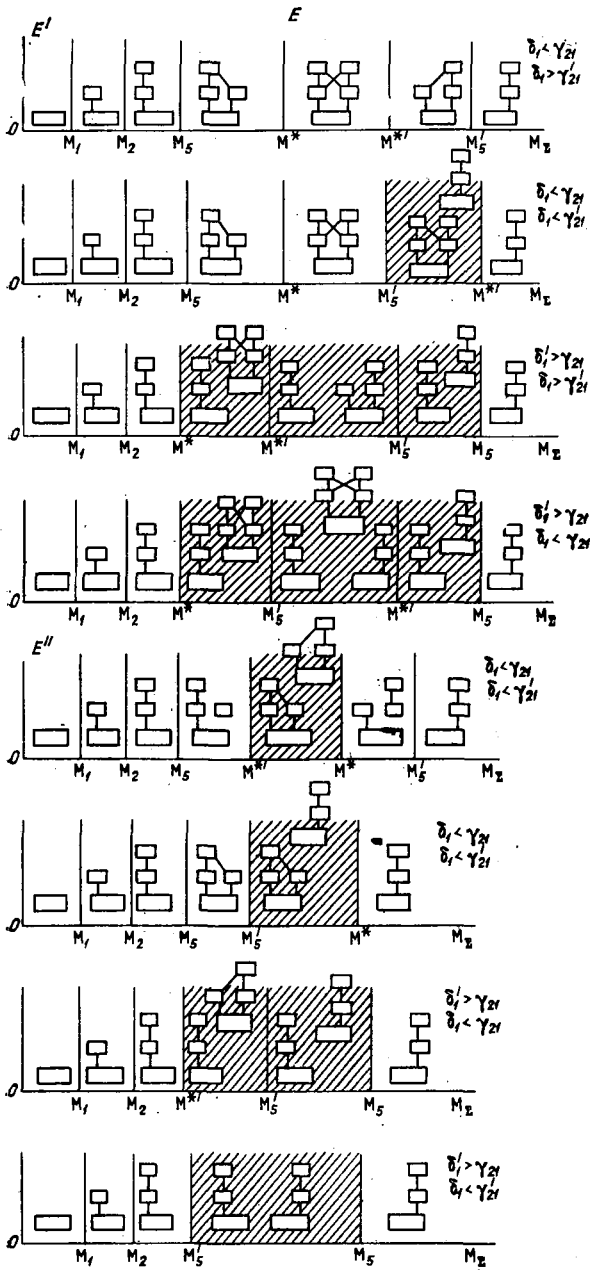


Рис. 5.13. Сукцессионные ряды для начальной стадии олиготрофно-эвтрофной сукцессии в четырехвидовой экосистеме с неспециализированными консументами (5.24) при различных соотношениях между коэффициентами модели.

$$A: \varepsilon_2 / \gamma_{21} > \varepsilon_2 / \delta_1; \beta / \gamma_{12} > \beta' / \delta'; \beta / \delta > \delta' / \gamma_{12};$$

$$B: \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} > \frac{\varepsilon_2}{\delta_1}; \frac{\beta}{\gamma_{12}} < \frac{\beta'}{\delta'}; \frac{\beta}{\delta} > \frac{\beta'}{\gamma_{12}}; \quad B: \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} > \frac{\varepsilon_2}{\delta_1}; \frac{\beta}{\gamma_{12}} < \frac{\beta'}{\delta'}; \frac{\beta}{\delta} < \frac{\beta'}{\gamma_{12}};$$

$$\Gamma: \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} < \frac{\varepsilon_2}{\delta_1}; \frac{\beta}{\gamma_{12}} > \frac{\beta'}{\delta'}; \frac{\beta}{\delta} < \frac{\beta'}{\gamma_{12}}; \quad \Delta: \frac{\varepsilon_2}{\gamma_{21}} < \frac{\varepsilon_2}{\delta_1}; \frac{\beta}{\gamma_{12}} < \frac{\beta'}{\delta'}; \frac{\beta}{\delta} > \frac{\beta'}{\gamma_{12}};$$



$$E: \frac{\delta_1}{\gamma_{21}} < \frac{e_2}{e_2'} < \frac{\gamma_{21}}{\delta_1'}; \quad \delta_1' < \frac{\gamma_{12}}{\beta}; \quad \frac{\gamma_{12}}{\beta'} < \frac{\delta}{\beta};$$

$$E': \frac{(\beta + \gamma_{12})(\beta' + \gamma_{12}')}{(\beta + \delta)(\beta' + \delta')} > 1;$$

$$E'': \frac{(\beta + \gamma_{12})(\beta' + \gamma_{12}')}{(\beta + \delta)(\beta' + \delta')} < 1.$$

Проведенное исследование модели водной экосистемы со смешанным питанием консументов позволяет сделать следующие выводы:

смешанное питание консументов приводит к значительному увеличению числа возможных вариантов олиготрофно-эвтрофной сукцессии в системе:

максимальное разнообразие сообщества достигается при условии, когда каждый вид консументов специализирован преимущественно на одном источнике пищи и роль смешанного питания невелика. Во всех остальных случаях в ходе эвтрофикации биоценоз преобразуется к простой цепочке «хищник — жертва»;

для системы со смешанным питанием характерны триггерные режимы, когда несколько стационарных состояний оказываются устойчивыми в одной и той же области параметров и реализация одного из них зависит от начальных численностей видов. Учет триггерных ситуаций может оказаться важным при акклиматизации новых видов организмов в экосистеме, а также при ведении промыслов;

в рамках рассмотренной модели возможно описание «парадокса обогащения» — снижения видового разнообразия в системе при достаточно высокой биогенной нагрузке и определенном соотношении между свойствами видов.

Как видно, даже простые модели трофических отношений в экосистеме качественно хорошо описывают биологические явления, связанные с многолетними сукцессиями. Модели могут быть полезны для разработки приближенного прогноза хода сукцессии при антропогенном загрязнении водоема, оценки возможности интродукции новых видов в экосистему, определения допустимого уровня отлова того или иного вида и т. д.

5.3.3. Изменения структуры экосистем при повреждающем воздействии

Рассмотренные выше модели (5.2), (5.24) могут быть использованы также для изучения биоценологических сдвигов, которые возникают при воздействии на экосистемы различных повреждающих факторов, например пестицидов, широко применяемых в сельском хозяйстве, повышения температуры среды (в водоемах-охладителях ТЭС и АЭС), ионизирующего излучения.

При анализе воздействия на экосистему конкретного повреждающего фактора в первую очередь необходимо определить те эколого-физиологические характеристики популяций, которые в наибольшей степени подвержены действию фактора, и представить математическую аппроксимацию соответствующих зависимостей.

Так, при изучении влияния пестицидов на биоценозы экспериментально показано, что пестициды влияют на смертность, двигательные способности, скорость потребления пищи и другие физиологические функции организмов. Общий вид зависимости смертности от концентрации пестицида P представлен на рис. 5.14

[16]. В области малых P (линейный участок кривой) влияние пестицидов на двигательные способности и скорость потребления пищи в большинстве случаев еще невелико, и можно не учитывать уменьшение коэффициентов роста и потребления, повышение же коэффициента смертности ε достаточно аппроксимировать линейной функцией

$$\varepsilon = \varepsilon_0 + \alpha P, \quad (5.29)$$

где ε_0 — коэффициент смертности в отсутствие пестицидов. Проанализируем зависимость видового разнообразия в сообществе от концентрации пестицида на примере модельной системы (5.24), представляющей собой две параллельные цепочки «хищник — жертва» со смешанным питанием консументов. Области значений

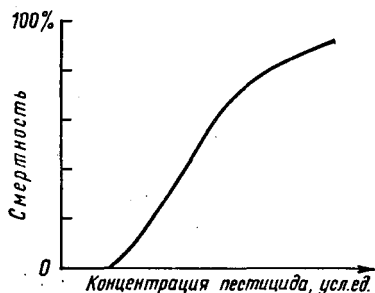


Рис. 5.14. Зависимость смертности от концентрации пестицида в организме.

M_{Σ} и концентраций пестицида P , при которых существуют и устойчивы различные стационарные состояния, можно изобразить на плоскости с координатами M_{Σ} и P (рис. 5.15). Подставляя зависимости $\varepsilon_i(P)$ в выражения для $M_{i \text{ кр}}$, определяющие границы областей устойчивости, согласно формуле (5.29) в плоскости (M_{Σ}, P) получаем «веер» расходящихся прямых $M_{i \text{ кр}}(P)$.

Если при возрастании концентрации пестицида P коэффициенты смертности $\varepsilon_i, \varepsilon'_i$ ($i = 1; 2$) увеличиваются так, что знаки неравенств (5.25)—(5.28), определяющие вид сукцессионного ряда, не изменяются, изменения видовой структуры являются обратными по сравнению с сукцессией при эвтрофировании (см. рис. 5.15 а). В случае изменений знака неравенств между коэффициентами при возрастании P «пестицидная» сукцессия происходит в рамках другого сукцессионного ряда, т. е. имеет место скачок между рядами сукцессий. Например, на рис. 5.15 экосистема, имеющая общий запас лимитирующего биогена M_{Σ}^0 , при повышении концентрации пестицида P , переходит из состояния 8 в состояние 6, а затем 5, однако после того, как P превысит критическое значение P^0 , модель переходит на другой сукцессионный ряд (см. рис. 5.15 б), и устойчивой вновь становится структура 6, а затем структура 3, но с другим набором видов и т. д.

Благодаря сложным переходам между сукцессионными рядами возможны достаточно своеобразные ситуации: может произойти

резкое увеличение числа видов при увеличении концентрации пестицидов; может произойти уменьшение, а затем увеличение числа видов; может возникнуть неопределенность в развитии экосистемы, если она проходит через триггерный режим.

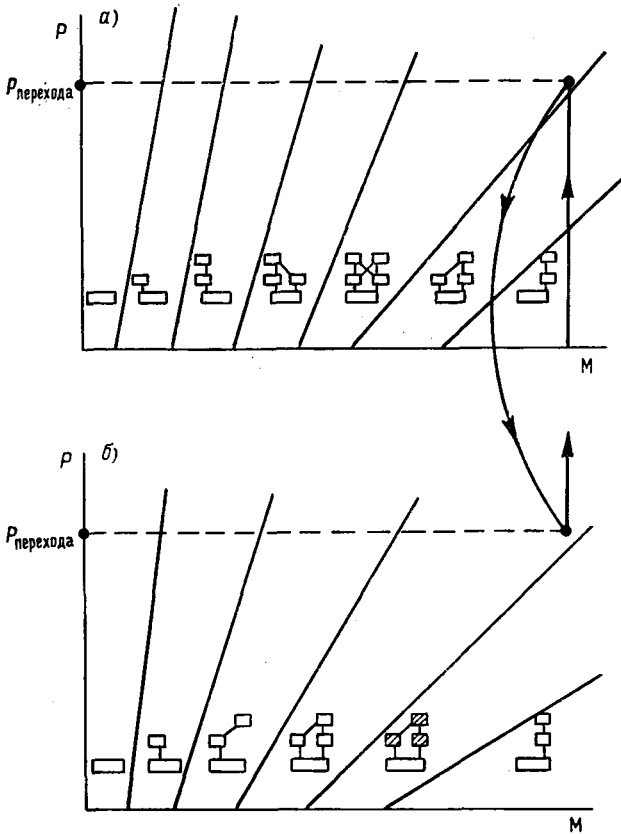


Рис. 5.15. Сукцессионные ряды в системе (5.24) при дополнительном воздействии пестицида P . Увеличение концентрации пестицида выше значения « P перехода» приводит к скачкообразной смене сукцессионного ряда.

a — ряд соответствует варианту 9 на рис. 5.13; b — ряд соответствует варианту, симметричному случаю 4 на рис. 5.13.

Таким образом, при увеличении концентрации пестицида может наблюдаться сложная картина изменения экосистемы, предсказать которую без помощи модели практически невозможно. Рассмотрение других видов воздействия на экосистемы в принципиальном отношении не отличается от приведенного выше примера с пестицидами.

5.4. Зависимость числа видов в биологических сообществах от температуры среды

Хорошо известны огромные различия в видовом разнообразии биологических сообществ, расположенных на разных широтах. Так, на 15 км² тропического дождевого леса в зоне Панамского канала насчитывается до 20 тыс. видов различных насекомых, тогда как на всей территории Франции — всего несколько сотен видов; если в Венесуэле произрастает 12 тыс. видов покрытосеменных растений, то на Новой Земле их менее 200 [33, 49, 56, 58, 105]. Чрезвычайно ярко различия между широтными зонами выступают при анализе количественного и качественного разнообразия флоры и фауны в океане. На рис. 5.16 приведены данные Л. А. Зенкевича [66], из которых видно, что число видов гидробионтов возрастает от 400 на севере до 40 тыс. на юге. Соответственно количество видов донных водорослей (зеленые, бурые и красные) возрастает от 40—50 до 860.

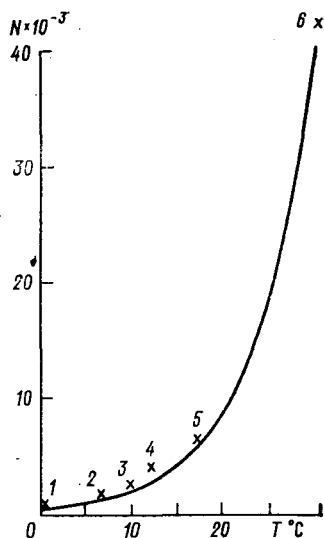


Рис. 5.16. Зависимость числа видов N гидробионтов от температуры T .

1 — Малайский архипелаг; 2 — Средиземное море; 3 — залив Петра Великого; 4 — Охотское море; 5 — Баренцево море; 6 — море Лаптевых [66].

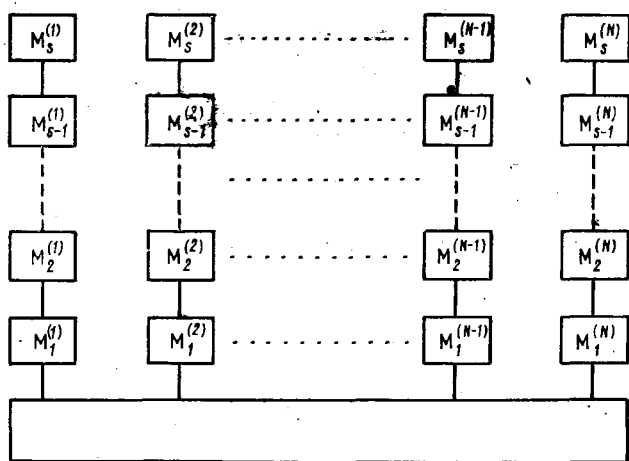


Рис. 5.17. Общая трофическая схема биоценоза из N видов.

Наиболее естественно поширотное изменение числа видов может быть объяснено наличием температурного градиента, поскольку, как известно, метаболизм живых организмов зависит от температуры среды. Тем не менее возможная связь числа видов с температурой среды является нетривиальной и может быть показана количественно на примере модельной экосистемы.

Рассмотрим модель экосистемы, состоящей из N трофических цепочек с замкнутым круговоротом вещества (рис. 5.17). Система уравнений, описывающая динамику этой экосистемы, имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{dM_1^{(k)}}{dt} &= -\varepsilon_1^{(k)} M_1^{(k)} - \gamma_{12} M_1^{(k)} M_2^{(k)} + \beta_{01}^{(k)} M_1^{(k)} S, \\ \frac{dM_2^{(k)}}{dt} &= -\varepsilon_2^{(k)} M_2^{(k)} - \gamma_{23} M_2^{(k)} M_3^{(k)} + \beta_{12} M_1^{(k)} M_2^{(k)}, \\ &\dots \dots \dots \end{aligned} \quad (5.30)$$

$$\frac{dM_{l-1}^{(k)}}{dt} = -\varepsilon_{l-1}^{(k)} M_{l-1}^{(k)} - \gamma_{l-1, l} M_{l-1}^{(k)} M_l^{(k)} + \beta_{l-2, l-1}^{(k)} M_{l-2}^{(k)} M_{l-1}^{(k)},$$

$$\frac{dM_l^{(k)}}{dt} = -\varepsilon_l^{(k)} M_l^{(k)} + \beta_{l-1, l}^{(k)} M_{l-1}^{(k)} M_l^{(k)};$$

$$\sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^l M_i^j + S = M_{\Sigma} = \text{const},$$

где $M_1^{(k)}$ и $M_j^{(k)}$ ($j > 1$) — биомассы соответственно продуцентов и консументов, принадлежащих k -й пищевой цепочке; $\varepsilon_j^{(k)}$ — коэффициенты естественной смертности организмов; $\beta_{ij}^{(k)}$ — коэффициенты прироста биомассы; $\gamma_{ij}^{(k)}$ — коэффициенты потребления пищи консументами.

Известно, что отношение $\beta_{ij}^{(k)}/\gamma_{ij}^{(k)}$, которое показывает, какая часть потребленной пищи идет на рост организмов, изменяется в пределах 0,05 — 0,20 [122]. Коэффициенты β и γ сильно зависят от температуры (см. п. 2.7). В общем случае можно описать температурную зависимость экспоненциальной функцией

$$\beta_{ij}^{(k)} = \tilde{\beta}_{ij}^{(k)} \exp vt, \quad \gamma_{ij}^{(k)} = \tilde{\gamma}_{ij}^{(k)} \exp vt, \quad (5.31)$$

где $\tilde{\beta}_{ij}^{(k)}$; $\tilde{\gamma}_{ij}^{(k)}$ не зависят от температуры, t — температура, °C; v — параметр температурной зависимости (см. п. 2.7).

Для стационарных состояний $\bar{M}_i^{(k)}$ получаем из (5.30) рекуррентные соотношения [15]

$$\bar{M}_{l-1}^{(k)} = \frac{e_l^{(k)}}{\beta_{l-1, l}^{(k)}} + \frac{\gamma_{l, l+1}^{(k)}}{\beta_{l-1, l}^{(k)}} \bar{M}_{l+1}^{(k)}, \quad (5.32)$$

$$\bar{M}_{s-1}^{(k)} = \varepsilon_s^{(k)} / \beta_{s-1, s}^{(k)}. \quad (5.33)$$

Формулы (5.32), (5.33) позволяют определить все стационарные состояния нечетных уровней. Нетрудно видеть, используя (5.31), что их зависимость от температуры может быть представлена в виде

$$M_{2n+1}^{(k)} = A_{2n+1}^{(k)} \exp(-vt), \quad (5.34)$$

где $n = \{0, 1, \dots, (s-2)/2\}$, а значения $A_{2n+1}^{(k)} > 0$ и не зависят от температуры.

Для того чтобы определить стационарные биомассы видов четных уровней, воспользуемся выражением (5.32) и первым уравнением из (5.30), откуда следует, что в стационарном случае

$$\bar{S} = \frac{\varepsilon_1^{(k)}}{\beta_{01}^{(k)}} + \left(\frac{\gamma_{12}^{(k)}}{\beta_{01}^{(k)}} \right) \bar{M}_2^{(k)}. \quad (5.35)$$

Сравнение уравнений типа (5.35) дает

$$\frac{\varepsilon_1^{(k)}}{\beta_{01}^{(k)}} + \frac{\gamma_{12}^{(k)}}{\beta_{01}^{(k)}} \bar{M}_2^{(k)} = \frac{\varepsilon_1^{(j)}}{\beta_{01}^{(j)}} + \frac{\gamma_{12}^{(j)}}{\beta_{01}^{(j)}} \bar{M}_2^{(j)}. \quad (5.36)$$

Расположив значения верхних индексов таким образом, чтобы значения

$$\varepsilon_1^{(k)}/\beta_{01}^{(k)} - \varepsilon_1^{(k+1)}/\beta_{01}^{(k+1)} \quad (5.37)$$

были больше нуля, получим рекуррентное соотношение для $\bar{M}_2^{(i)}$, из которого следует, что, если $\bar{M}_2^{(1)} > 0$, то и все остальные $\bar{M}_2^{(i)} > 0$. Причем из соотношений (5.31) и (5.36) следует, что

$$\bar{M}_2^{(i)} = A^{(i)} \exp(-vt) + B^{(i)} \bar{M}_2^{(1)}, \quad (5.38)$$

где $A^{(i)}$ и $B^{(i)}$ не зависят от температуры. Из (5.38) и (5.32) получаем, что для четных уровней зависимость от температуры имеет вид

$$\bar{M}_{2(n+1)}^{(k)} = B_{2(n+1)}^{(k)} e^{-vt} + \tilde{B}_{2(n+1)}^{(k)} \bar{M}_2^{(1)}, \quad (5.39)$$

где $n = \{0, 1, \dots, (s-2)/2\}$; $B_2^{(k)} = A^{(k)}$; $A^{(1)} = 0$.

Из (5.35) следует, что

$$\bar{S} = \frac{\varepsilon_1^{(1)}}{\beta_{01}^{(1)}} + \frac{\gamma_{12}^{(1)}}{\beta_{01}^{(1)}} \bar{M}_2^{(1)},$$

поэтому с учетом (5.30), (5.38), (5.39) получим

$$\bar{M}_2^{(1)} = \frac{M_\Sigma - \varepsilon_1^{(2)}/\beta_{01}^{(1)} - e^{-vt} \sum_{k=1}^N \sum_{n=0}^{(s-2)/2} (A_{2n+1}^{(k)} + B_{2n+2}^{(k)})}{\gamma_{12}^{(1)}/\beta_{01}^{(1)} + \sum_{k=1}^N \sum_{n=0}^{(s-2)/2} B_{2n+1}^{(k)}}. \quad (5.40)$$

Из (5.40) видно, что для существования всех видов в экосистеме по крайней мере необходимо выполнение неравенства

$$M_{\Sigma} > \exp(-vt) \left[\frac{e_1^{(1)}}{\beta_{01}^{(1)}} + \sum_{k=1}^N \sum_{n=0}^{(s-2)/2} (A_{2n+1}^{(k)} + B_{2n+2}^{(k)}) \right].$$

Применяя теорему о среднем, можно записать

$$M_{\Sigma} = \exp(-vt) N_{\Sigma} Z, \quad (5.41)$$

где N_{Σ} — число видов в системе, Z — среднее значение для $e_1^{(1)}/\beta_{01}^{(1)}$; $A_{2n+1}^{(k)}$; $B_{2n+2}^{(k)}$, которые характеризуют среднее отношение смертности к интенсивности обмена при 0°C . Величина Z слабо зависит от N_{Σ} .

Перепишем (5.41) в виде

$$N_{\Sigma} = N_{\Sigma 0} \exp vt, \quad (5.42)$$

где $N_{\Sigma 0} = M_{\Sigma}/Z$. Это и есть окончательная формула. Используя данные Л. А. Зенкевича [66], мы можем окончательно вычислить $N_{\Sigma 0}$ и v :

$$N_{\Sigma} \approx 400 \exp(0,154t). \quad (5.43)$$

На рис. 5.17 дано сравнение данных наблюдений и результатов теоретических расчетов. Как видно, формула (5.43) правильно описывает зависимость числа видов от широты или от температуры, которая является монотонной функцией широты.

Формула (5.43) позволяет ответить на некоторые вопросы, касающиеся истории нашей планеты. Известно, что климат на Земле неоднократно менялся, что сопровождалось изменением флоры и фауны [37]. Особое внимание ученых привлекает катастрофическое обеднение их в конце мелового периода. Известно, что в это время наблюдалось увеличение широтного градиента температуры, сопровождающееся понижением средней температуры земной поверхности. Поэтому количество видов в средних и высоких широтах должно было уменьшиться. Поздний меловой период характеризуется значительным обеднением морской фауны: произошло быстрое сокращение видового состава моллюсков — вымерли огромные по размерам рудисты; исчезли роды *Bournonia* и *Durania*, ранее имевшие огромный ареал распространения; вымерло не менее 30 родов аммонитов, вымерли также белемниты.

Амплитуда изменения средней годовой температуры в конце мелового периода за несколько миллионов лет составила примерно 5°C , что, согласно формуле (5.43), должно было привести к уменьшению числа видов в широтных поясах между 30-ми параллелями и полюсами примерно в два раза. Заметим, что при общем теплом климате этих областей разнообразие видов до похолодания должно было быть сравнимым с разнообразием видов в тропических районах Земли в настоящее время. Поэтому ста-

новится понятным, почему изменения в видовом составе, происшедшие в конце мелового периода в течение 5—7 млн лет, геологически выглядят как катастрофа.

5.5. Автоколебательные и автостохастические процессы в модельных экосистемах

В предыдущих параграфах отмечалось, что в замкнутых модельных экосистемах, состоящих из трех и более видов и принадлежащих к нескольким трофическим уровням, при определенных условиях возможно возникновение автоколебаний. В моделях, учитывающих явление насыщения, автоколебательные режимы могут возникать, начиная с двухвидовой системы «хищник — жертва» [см. (4.23)]. В настоящем параграфе на примере четырехвидовой модельной экосистемы будут определены условия возникновения автоколебаний, а также рассмотрен случай возникновения более сложного автостохастического поведения системы.

5.5.1. Автоколебательный режим в замкнутой четырехвидовой экосистеме

Рассмотрим модельную экосистему, состоящую из двух трофических цепочек «хищник — жертва» со специализированным питанием консументов. Система уравнений модели имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1(-\varepsilon_1 + \beta S - \gamma_{12}M_2), \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2(-\varepsilon_2 + \gamma_{21}M_1), \\ \frac{dM'_1}{dt} &= M'_1(-\varepsilon'_1 + \beta' S - \gamma'_{12}M'_2), \\ \frac{dM'_2}{dt} &= M'_2(-\varepsilon'_2 + \gamma'_{21}M'_1), \\ \sum_{i=1}^2 (M_i + M'_i) + S &= M_{\Sigma}. \end{aligned} \quad (5.44)$$

Обозначения величин в модели те же, что и в (5.2), стационарные значения биомасс приведены в табл. 5.1.

Рассмотрим состояние системы, когда биомассы всех видов отличны от нуля. Для исследования устойчивости этого состояния выпишем характеристическое уравнение соответствующей линейной системы относительно малых отклонений от стационара

$$\lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 = 0,$$

где

$$\begin{aligned} a_1 &= \beta \bar{M}_1 + \beta' \bar{M}'_1, \\ a_2 &= \gamma_{21} (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_1 \bar{M}_2 + \gamma'_{21} (\beta' + \gamma'_{12}) \bar{M}'_1 \bar{M}'_2, \\ a_3 &= (\beta \gamma'_{12} \gamma'_{21} \bar{M}'_2 + \beta' \gamma_{12} \gamma_{21} \bar{M}_2) \bar{M}_1 \bar{M}'_1, \\ a_4 &= \gamma_{21} \gamma'_{21} (\gamma_{12} \gamma'_{12} + \beta \gamma'_{12} + \beta' \gamma_{12}) \bar{M}_1 \bar{M}_2 \bar{M}'_1 \bar{M}'_2. \end{aligned}$$

Стационарное состояние устойчиво, если выполнены условия Рауса — Гурвица:

$$a_i > 0 \quad (5.45)$$

$$(i = 1, \dots, 4),$$

$$a_1 a_2 - a_3 > 0, \quad (5.46)$$

$$a_3 (a_1 a_2 - a_3) - a_1^2 a_4 > 0. \quad (5.47)$$

Условия (5.45) и (5.46) выполнены всегда. Условие (5.47) можно привести к виду

$$(H - 1) \left\{ H - \frac{\bar{M}_1 \gamma_{12}}{\bar{M}'_1 \gamma'_{12}} [\beta \bar{M}_1 + (\beta' + \gamma'_{12}) \bar{M}'_1] / [\beta' \bar{M}'_1 + (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_1] \right\} > 0, \quad (5.48)$$

$$H = \gamma_{12} \gamma_{21} \bar{M}_1 \bar{M}_2 / \gamma'_{12} \gamma'_{21} \bar{M}'_1 \bar{M}'_2.$$

Подставляя стационарные значения биомасс из табл. 5.1, нетрудно показать, что стационарное состояние устойчиво при выполнении одной из трех групп неравенств:

$$\max(A, K) < \frac{\beta \gamma'_{12}}{\beta' \gamma_{12}}, \quad (5.49)$$

или

$$\min(A, K) < \frac{\beta \gamma'_{12}}{\beta' \gamma_{12}} < \max(A, K), \quad (5.50)$$

$$\bar{M}'_2 < \max(\bar{M}, m),$$

или

$$\min(A, K) > \frac{\beta \gamma'_{12}}{\beta' \gamma_{12}}, \quad (5.51)$$

$$\bar{M}'_2 < \min(\bar{M}, m) \quad (\text{или} \quad \bar{M}'_2 > \max(\bar{M}, m)),$$

где

$$A = \frac{\gamma'_{12} \varepsilon'_2}{\gamma_{12} \varepsilon_2}, \quad K = \frac{\gamma'_{21} [(\beta' + \gamma'_{12}) \varepsilon'_2 / \gamma'_{21} + \beta \varepsilon_2 / \gamma_{21}]}{\gamma_{21} [(\beta + \gamma_{12}) \varepsilon_2 / \gamma_{21} + \beta' \varepsilon'_2 / \gamma'_{21}]},$$

$$\bar{M} = \frac{(\varepsilon'_1 / \beta' - \varepsilon_1 / \beta) \beta / \gamma_{12}}{K - \beta \gamma'_{12} / \beta' \gamma_{12}}, \quad m = \frac{(\varepsilon' / \beta' - \varepsilon_1 / \beta) \beta / \gamma_{12}}{A - \beta \gamma'_{12} / \beta' \gamma_{12}}.$$

При обращении в нуль условия (5.47) характеристическое уравнение имеет два чисто мнимых корня [60]

$$\lambda_{1,2} = \pm i\omega = \pm i \sqrt{a_3/a_1} \quad (5.52)$$

и два комплексно сопряженных корня с отрицательной действительной частью

$$\lambda_{3,4} = -\frac{a_1}{2} \pm \sqrt{\frac{a_1^2}{4} - a_2 + \frac{a_3}{a_1}}. \quad (5.53)$$

Таким образом, при нарушении условия (5.47) малые отклонения от стационарного состояния будут нарастать, совершая колебания с частотой, близкой к (5.52). Для исследования параметров автоколебательного процесса можно воспользоваться методом усреднения [34]. Этот метод применим для квазилинейных и квазиконсервативных систем, поэтому колебания будем рассматривать в области $|M_i - \bar{M}_i| \ll \bar{M}_i$ и при условии слабого нарушения условия (5.47), когда $\lambda_{1,2} = \delta \pm i\omega$, $\delta \ll \omega$. Введем новые переменные X_i , имеющие смысл относительных отклонений биомасс видов от стационарных значений

$$M_i = \bar{M}_i (1 + \varepsilon X_i), \quad (5.54)$$

где $0 < \varepsilon < 1$ — малый параметр; $\bar{M}_3 = \bar{M}'_1$; $\bar{M}_4 = \bar{M}'_2$. Исследование параметров предельного цикла системы проведем для частного случая, когда $\beta = \beta'$; $\gamma_{12} = \gamma'_{12}$; $\gamma_{21} = \gamma'_{21}$. Для того чтобы получить слабое нарушение условия устойчивости (5.47), достаточно положить

$$\varepsilon'_2 = \bar{\varepsilon}'_2 + \varepsilon^2 \delta, \quad (5.55)$$

где $\bar{\varepsilon}'_2$ — значение ε'_2 , обращающее в нуль условие Раussa — Гурвица.

Подставляя (5.54) в (5.44) и учитывая (5.55), получим уравнения для X_i в стандартной форме:

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} + [\beta \bar{M}_1 X_1 + (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_2 X_2 + \beta \bar{M}'_1 X_3 + \beta \bar{M}'_2 X_4] = \\ = -\varepsilon [\beta \bar{M}_1 X_1^2 + (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_2 X_1 X_2 + \beta \bar{M}'_1 X_1 X_3 + \beta \bar{M}'_2 X_1 X_4] - \\ - \varepsilon^2 \beta X_3 \delta / \gamma_{21}, \\ \frac{dX_2}{dt} - \gamma_{21} \bar{M}_1 X_1 = \varepsilon \gamma_{21} \bar{M}_1 X_1 X_2, \\ \frac{dX_3}{dt} + [\beta \bar{M}_1 X_1 + \beta \bar{M}_2 X_2 + \beta \bar{M}'_1 X_3 + (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}'_2 X_4] = \end{aligned} \quad (5.56)$$

$$= -\varepsilon [\beta \bar{M}_1 X_1 X_3 + \beta \bar{M}_2 X_2 X_3 + \beta \bar{M}_1' X_3^2 + (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_2' X_3 X_4] - \\ - \varepsilon^2 \beta X_3 \delta / \gamma_{21}, \\ \frac{dX_4}{dt} - \gamma_{21} \bar{M}_1' X_3 = \varepsilon \gamma_{21} \bar{M}_1' X_3 X_4 + \varepsilon^2 \delta X_3.$$

В невозмущенной системе ($\varepsilon = 0$) возможны незатухающие колебания с частотой

$$\omega_0^2 = \gamma_{12} \varepsilon_2 \bar{M}_2. \quad (5.57)$$

Решение невозмущенной системы имеет вид

$$X_k = a \varphi_k e^{i(\omega t + \theta)} + a \varphi_k^* e^{-i(\omega t + \theta)}, \quad (5.58)$$

где φ_k, φ_k^* — собственные функции линейной системы, характеризующие форму колебаний:

$$\varphi_1 = \frac{i\omega}{\gamma_{21} \bar{M}_1} \varphi_2, \quad \varphi_2 = \beta \bar{M}_2' + i\omega \beta / \gamma_{21}, \quad (5.59)$$

$$\varphi_3 = \frac{i\omega}{\gamma_{21} \bar{M}_1} \varphi_4, \quad \varphi_4 = \left[\frac{\omega^2}{\gamma_{21} \bar{M}_1} - (\beta + \gamma_{12}) \bar{M}_2 \right] - i\omega \beta / \gamma_{21}.$$

Подставляя значения φ_k в (5.58), решение невозмущенной системы можно представить в виде

$$X_1(t) = \frac{\omega A_1}{\gamma_{21} \bar{M}_1} a \sin(\omega_0 t + \theta_1 + \bar{\varphi}_1), \\ X_2(t) = -A_1 a \cos(\omega_0 t + \theta_1 + \bar{\varphi}_1), \\ X_3(t) = -\frac{\omega A_2 a}{\gamma_{21} \bar{M}_1} \sin(\omega_0 t + \theta_2 + \bar{\varphi}_2), \quad (5.60)$$

$$X_4(t) = A_2 a \cos(\omega t + \theta_2 + \bar{\varphi}_2),$$

$$\operatorname{tg} \varphi_1 = \omega_0 / \gamma_{21} \bar{M}_2', \quad \operatorname{tg} \varphi_2 = \omega_0 / \gamma_{21} \bar{M}_2,$$

$$A_1 = 2\beta \sqrt{(\bar{M}_2')^2 + \omega^2 / \gamma_{21}^2}, \quad A_2 = 2\beta \sqrt{\bar{M}_2^2 + \omega^2 / \gamma_{21}^2},$$

где a, φ_1, φ_2 — произвольные постоянные.

Решение нелинейной системы (5.56) будем искать в форме (5.60), полагая a, φ_1, φ_2 медленно меняющимися функциями времени.

Подставляя (5.60) в (5.56) и усредняя уравнения для амплитуды и фазы колебаний по явно содержащемуся времени, в первом приближении получим

$$\frac{da}{dt} = 0, \quad \frac{d\bar{\varphi}_1}{dt} = 0, \quad \frac{d\bar{\varphi}_2}{dt} = 0. \quad (5.61)$$

Таким образом, в первом приближении частота колебаний равна частоте в невозмущенной системе, $\omega = \omega_0$. Уравнение для амплитуды a можно получить, рассчитав второе приближение:

$$\frac{da}{dt} = \varepsilon^2 a^3 A_1 A_2 \left[-\frac{3}{2} \beta^2 \frac{\bar{M}'_2}{\gamma_{21}} \cos \Delta \bar{\varphi} + \frac{1}{12} \left(\frac{\beta \omega_0}{\gamma_{21}^2} - \bar{M}_1 \right) \sin \Delta \bar{\varphi} \right] + \varepsilon^2 a \frac{\beta \delta}{\gamma_{21}} \frac{\bar{M}_1}{\bar{M}'_1} \frac{A_2}{2} \cos \Delta \bar{\varphi}. \quad (5.62)$$

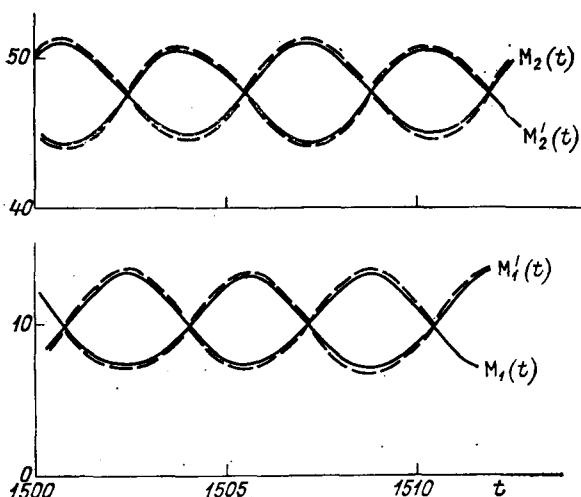


Рис. 5.18. Режим установившихся автоколебаний в системе двух трофических цепочек «хищник—жертва» (5.44).

Сплошные кривые — расчет на ЭВМ (метод Рунге—Кутты), штриховые — значения, рассчитанные методом усреднения; значения коэффициентов модели: $\beta = \beta' = 0,001$; $\gamma_{12} = \gamma'_{12} = 0,1$; $\gamma_{21} = \gamma'_{21} = 0,02$; $\varepsilon_1 = 0,1$; $\varepsilon_2 = 0,2$; $\varepsilon' = 0,15$; $\varepsilon'_2 = 0,20214$; $M_\Sigma = 4000$.

Как видно из (5.62), стационарное значение амплитуды автоколебаний выражается формулой

$$a_0^2 = \frac{(\beta \delta / \gamma_{21}) (\bar{M}_1 / \bar{M}'_1) \cos \Delta \varphi}{A_1 \left[3\beta^2 (\bar{M}'_2 / \gamma_{21}) \cos \Delta \varphi + 1/6 \left(\bar{M}_1 - \frac{\beta \omega_0}{\gamma_{21}^2} \right) \right] \sin \Delta \varphi}. \quad (5.63)$$

На рис. 5.18 показан режим установившихся автоколебаний в системе, полученный интегрированием уравнений (5.44) на ЭВМ при значениях коэффициентов, удовлетворяющих условиям нарушения устойчивости (5.51), (5.55). Теоретические значения колебаний биомасс (см. рис. 5.18, штриховая кривая) хорошо соответствуют результатам машинных расчетов.

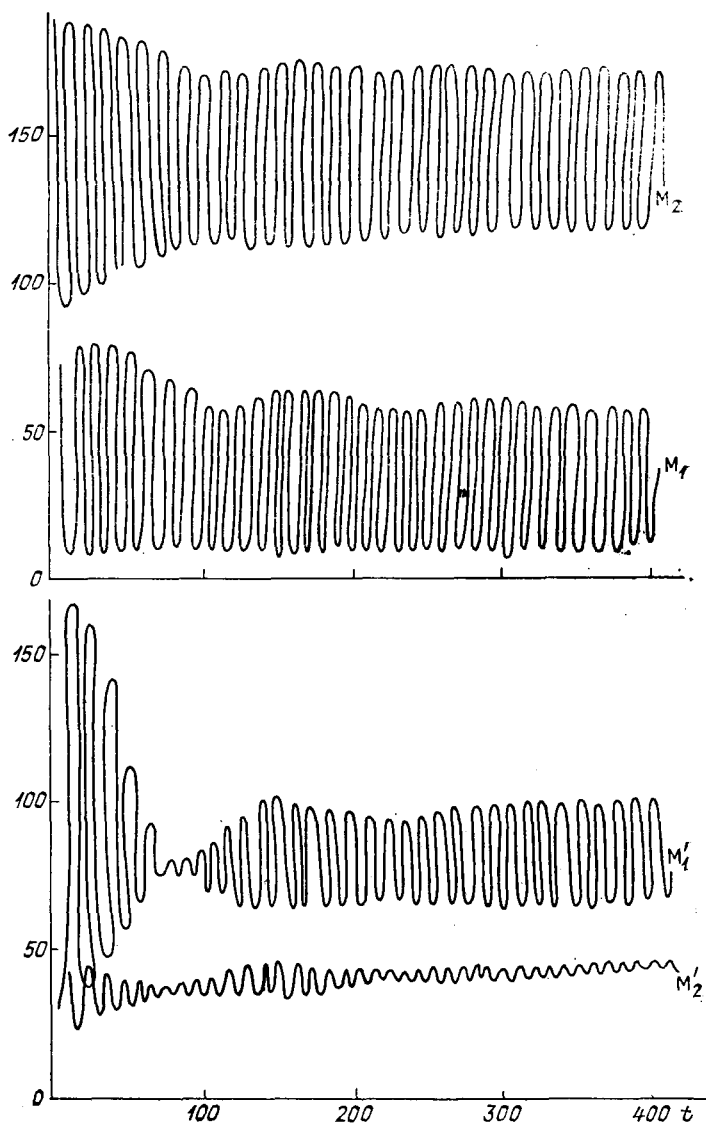


Рис. 5.19. Колебания биомасс видов в четырехвидовой экосистеме (5.44).

M_1, M'_1 — биомассы жертв; M_2, M'_2 — биомассы хищников; значения коэффициентов: $\beta = 0,002$; $\beta' = 0,001$; $e_1 = 0,1$; $e_2 = 0,2$; $e'_1 = 0,15$; $e'_2 = 0,4002$;
 $\gamma_{12} = 0,05$; $\gamma'_{12} = 0,1$; $\gamma'_{21} = 0,005$; $\gamma_{21} = 0,015$; $M_{\Sigma} = 4000$.

Так как при больших массах M_{Σ} величина M_2 приближенно равна $M_{\Sigma}/(2 + \gamma_{12}/\beta)$, а ω_0 пропорциональна $\sqrt{M_2}$, с увеличением M_{Σ} амплитуда колебаний жертв растет пропорционально M_{Σ} , хищников — пропорционально $\sqrt{M_{\Sigma}}$. Колебания биомасс хищников отстают от колебаний биомасс жертв на 90° , колебания биомасс жертв сдвинуты по фазе на угол, близкий к 180° .

Случай произвольных значений параметров хотя и может быть рассчитан, но дает очень громоздкие выражения для амплитуды колебаний. Результаты интегрирования модели (5.44) на ЭВМ в области автоколебаний (методом Рунге — Кутта [74]) приведены на рис. 5.19. Аналогичные колебания были получены и для пятивидовой системы (см. табл. 5.1, структура 7) [62].

5.5.2. Автостохастический режим в замкнутой четырехвидовой экосистеме

Одним из сравнительно недавних открытий в качественной теории дифференциальных уравнений явилось установление факта, что в некоторых детерминированных динамических системах наблюдается стохастическое поведение траекторий, несмотря на отсутствие внешних случайных воздействий.

Подобно тому как предельный цикл в фазовом пространстве динамической системы является образом периодических автоколебаний, так и хаотическое притягивающее множество — «странный аттрактор», на котором все траектории неустойчивы и ведут себя сложно и запутанно, — является математическим образом стохастических автоколебаний. В настоящее время «странные аттракторы» обнаружены в динамических моделях с нелинейными взаимодействиями достаточно простого вида, используемых в метеорологии, нелинейной оптике, радиофизике и т. д. [65, 97, 140, 148].

В природных экосистемах возможная стохастичность поведения обычно затуманена множеством случайных воздействий. Однако лабораторные эксперименты [265, 291, 292, 300] показали, что и в специально созданных постоянных условиях среды обитания некоторые популяции демонстрируют режим стохастических автоколебаний. Наиболее часто стохастичность обнаруживается в системах с выраженной возрастной структурой популяций, что связано с существованием запаздывания в отклике на изменения во внешней среде (см. гл. 6). Примером поддержания стохастических автоколебаний в системе без возрастной структуры (сообщество микроводорослей) может служить экспериментальная система, созданная и исследованная Рингельбергом [291, 292]. В установке, схема которой приведена на рис. 5.20 а, сообщество, состоящее из семи видов микроводорослей, существовало более трех лет. Динамика общей биомассы водорослей и автокорреляционная функция процесса показаны на рис. 5.20 б, в. Несмотря на строго постоянные условия эксперимента, в системе наблюдались стохастические автоколебания с периодом около 45 суток.

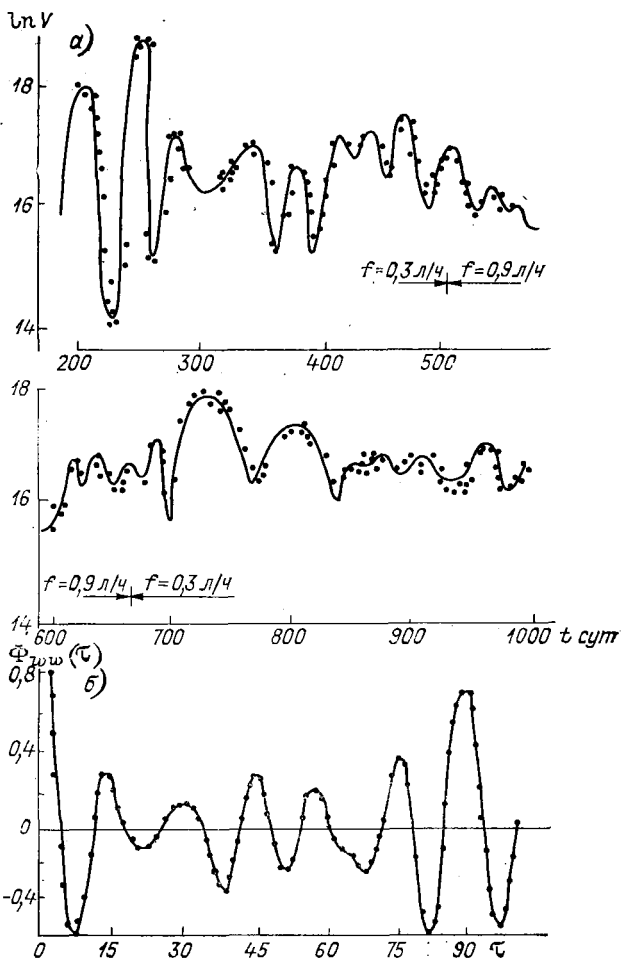


Рис. 5.20. Динамика биомассы сообщества микроводорослей в трехлетних экспериментах Рингельберга [29].

a — динамика общего объема V клеток, стрелкам обозначены моменты смены скорости разбавления; *b* — автокорреляционная функция процесса.

Стохастические режимы в экологических моделях с непрерывным временем без запаздывания впервые были получены в работах В. В. Алексеева и А. Н. Корниловского [17, 162] на примере четырехвидовой системы, состоящей из двух трофических цепочек «хищник — жертва».

Следуя работе [162], рассмотрим систему уравнений, описывающую взаимодействие двух трофических цепочек «хищник — жертва» в замкнутой системе. В отличие от модели (5.44) введем фактор насыщения популяций по питанию

$$\dot{M} = f(M), \quad (5.64)$$

где

$$\begin{aligned}
 M &= \{M_i\}, \quad f = \{f_i\}, \quad i = \overline{1, 4}, \\
 f_1 &= -\varepsilon_1 M_1 - \gamma_1 M_1 M_2 / (1 + a M_1) + \beta M_1 S / (1 + b S), \\
 f_2 &= -\varepsilon_2 M_2 + \gamma_2 M_1 M_2 / (1 + a M_1) \quad \gamma_2 < \gamma_1, \\
 f_3 &= -\varepsilon'_1 M_3 - \gamma'_1 M_3 M_4 / (1 + a' M_3) + \beta'_1 M_3 S / (1 + b' S), \\
 f_4 &= -\varepsilon'_2 M_4 + \gamma'_2 M_3 M_4 / (1 + a' M_3), \quad \gamma'_2 < \gamma'_1, \\
 \sum_{i=1}^4 M_i + S &= M_\Sigma = \text{const} > 0
 \end{aligned}$$

(b, b' и a, a' — константы полунасыщения соответственно для жертв и хищников).

Исследуем условия существования и устойчивости стационарного состояния системы (5.64), в котором биомассы всех видов отличны от нуля (положительны).

Фазовое пространство системы (5.64) ограничено и представляет собой четырехмерную пирамиду, образованную координатными гиперплоскостями $M_i = 0$ ($i = 1, 4$) и гиперплоскостью $S = 0$. Фазовые траектории никогда не пересекают ограничивающие гиперплоскости и определены, таким образом, при любых $t \in (0, \infty)$. На координатных гиперплоскостях всегда существуют стационарные точки, но они не будут рассматриваться, так как попадание в них фазовых траекторий соответствует вымиранию одного из видов.

Введем безразмерные параметры

$$\alpha = a\varepsilon_2/\gamma_2, \quad \alpha' = a'\varepsilon'_2/\gamma'_2, \quad (5.65)$$

$$\delta = b\varepsilon_1/\beta, \quad \delta' = b'\varepsilon'_1/\beta'.$$

Будем считать, что $\delta' \geq \delta$.

Для случая $b = b'$ координаты стационарной точки определяются выражениями

$$Q_1 = \frac{\alpha}{\alpha(1-\alpha)}, \quad Q_2 = \frac{bKE + H(1-\delta) + K - \Delta}{2bKH}, \quad (5.66)$$

$$Q_3 = \frac{\alpha'}{\alpha'(1-\alpha')}, \quad Q_4 = \frac{KQ_2 - (\delta' - \delta)/b}{K'},$$

где

$$\begin{aligned}
 K &= \gamma_1(1-\alpha)/\beta, \quad K' = \gamma'_1(1-\alpha')/\beta', \\
 E &= M_\Sigma - Q_1 - Q_3 + (\delta' - \delta)/bK', \quad H = 1 + K/K', \\
 \Delta &= \{[bKE - H(1-\delta) - K]^2 + 4K^2bE + 4KH\delta\}^{1/2}.
 \end{aligned}$$

Стационарная точка (5.66) положительно определена, если выполняются следующие условия для коэффициентов:

$$\alpha > 0, \alpha' < 1, \delta \geq 0, \delta' < 1, \quad (5.67)$$

$$M_{\Sigma} > M_{кр} = \frac{\alpha}{a(1-\alpha)} + \frac{\alpha'}{a'(1-\alpha')} + \frac{\beta(\delta' - \delta)}{\gamma_1 b(1-\alpha)} + \frac{\delta'}{b'(1-\delta')}.$$

Устойчивость стационарного решения определяется величиной собственных значений оператора линеаризации $df = \left\{ \frac{\partial f_i}{\partial M_j} \cdot (Q) \right\}$. Характеристическое уравнение для определения собственных чисел λ имеет вид полинома четвертого порядка

$$\det \Pi(\lambda) = \lambda^4 + p_1 \lambda^3 + q_2 \lambda^2 + r_3 \lambda + s_4 = 0, \quad (5.68)$$

где

$$\Pi(\lambda) = df - \lambda \vec{I} = \begin{vmatrix} C - \lambda & D & A & A \\ P & -\lambda & 0 & 0 \\ B & B & R - \lambda & Z \\ 0 & 0 & V & -\lambda \end{vmatrix},$$

$$A = \beta Q_3 S, \quad B = -\beta' Q_3 S, \quad C = \gamma_1 \alpha (1 - \alpha) Q_2 - \beta Q_1 S,$$

$$D = -\gamma_1 \alpha / a - \beta Q_1 S, \quad R = \gamma_1 \alpha' (1 - \alpha') Q_4 - \gamma' Q_3 S,$$

$$P = \gamma_2 (1 - \alpha)^2 Q_2, \quad Z = \gamma_1 \alpha' / a' - \beta' Q_3 S, \quad V = \gamma_2' (1 - \alpha')^2 Q_4,$$

$$S = 1 / \left[1 + b \left(M_{\Sigma} - \sum_{i=1}^4 Q_i \right) \right]^2,$$

и вопрос об устойчивости определяется условиями Раусса — Гурвица:

$$a_i > 0 \quad (i = \overline{1, 4}), \quad (5.69)$$

$$a_1 a_2 a_3 - a_1^2 a_4 - a_3^2 > 0.$$

Коэффициент a_4 положителен всегда. Можно показать, что при выполнении неравенства

$$(1 - \delta')^2 \left[\frac{\beta \alpha}{a(1-\alpha)} + \frac{\beta' \alpha'}{a'(1-\alpha')} \right] - \frac{\beta(1-\alpha)(\delta' - \delta)}{b} < 0 \quad (5.70)$$

коэффициент a_2 отрицателен, и, следовательно, устойчивость стационарного решения нарушается. При больших M_{Σ} условие $a_1 > 0$ в пространстве параметров возможно лишь в тонком цилиндре, параллельном оси M_{Σ} и содержащем ее. Площадь его сечения стремится к нулю при $M_{\Sigma} \rightarrow \infty$.

Более детально условия устойчивости (5.69) были проанализированы на ЭВМ. Для упрощения исследования значения некоторых параметров были зафиксированы:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \beta = \beta' = \gamma_2 = \gamma_2' = 1, \\ \varepsilon_1' = \varepsilon_2' = \gamma_1 = \gamma_1' = 2, \\ a = a' = b = b'. \end{aligned} \quad (5.71)$$

Условия существования положительного стационарного решения (5.66) в этом случае приобретают вид

$$a < 1/2, \quad M_\Sigma > 3Q_1/2 + 2Q_3,$$

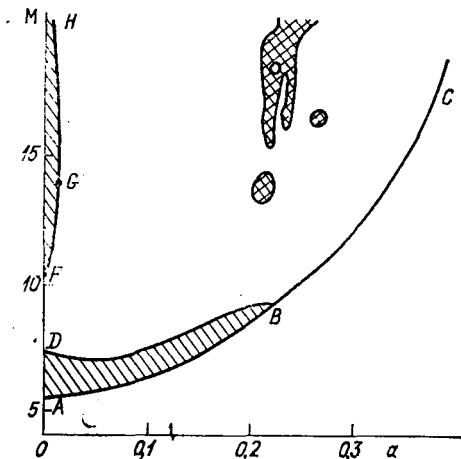
где

$$Q_1 = 1 - a, \quad Q_3 = 2/(1 - 2a).$$

Условие нарушения устойчивости (5.70) может быть

Рис. 5.21. Плоскость параметров (M_Σ, a) системы (5.64).

Нетривиальная стационарная точка существует в области выше кривой ABC. Области устойчивости отмечены косой штриховкой, аттрактор — сеточкой [162].



приведено к соотношению

$$a > (11 - \sqrt{13})/18.$$

Результаты численных исследований границ областей устойчивости системы (5.64) представлены на рис. 5.21. Физическая область, соответствующая существованию нетривиальной стационарной точки, находится выше кривой ABC. Области устойчивости покрыты штриховкой.

Рождение цикла. При изменении параметров a и M_Σ на границах области устойчивости DB и FGH происходит бифуркация Хопфа рождения предельного цикла [97]. На кривых DB и FGH характеристическое уравнение (5.68) имеет пару чисто мнимых комплексно сопряженных корней

$$\lambda_1 = i\omega, \quad \lambda_2 = -i\omega, \quad \omega = (r/p)^{1/2}.$$

Два остальных корня характеристического уравнения имеют отрицательную действительную часть

$$\lambda_{3,4} = -\frac{p}{2} \pm \left(-\frac{p^2}{4} - \frac{sp}{r} \right)^{1/2}.$$

Вопрос об устойчивости появившегося предельного цикла имеет принципиальное значение для оценки поведения системы.

Если порожденный предельный цикл окажется неустойчивым, фазовые траектории будут уходить от равновесия, и при ограниченном фазовом пространстве движение становится запутанным. Устойчивость предельного цикла можно определить по знаку так называемого коэффициента Ляпунова L [38]. При L отрицательном предельный цикл является устойчивым, при L положительном — неустойчивым.

Для системы уравнений стандартного вида

$$\dot{X}_i = \lambda X_i + \sum_{j, k}^4 a_{ijk} X_j X_k + \sum_{j, k, l}^4 a_{ijkl} X_j X_k X_l + \dots \quad (5.72)$$

в точке бифуркации коэффициент L вычисляется по формуле, предложенной Неймарком [38]:

$$L = 3(a_{1112} + a_{2221}) - 2i(a_{212}a_{222} - a_{112}a_{111})/\omega - \\ - 2 \sum_{k=1}^4 \{2a_{k12}(a_{22k} + a_{11k})\lambda_k + [a_{k22}a_{21k}(\lambda_k - 2i\omega) + \\ + a_{k11}a_{12k}(\lambda_k + 2i\omega)]/(\lambda_k^2 + 4\omega^2)\}$$

(коэффициенты a_{ijk} , a_{ijkl} предполагаются симметричными).

Сведение системы (5.64) к стандартному виду (5.72) можно осуществить с помощью линейного преобразования координат, при котором характеристическая матрица $\Pi(\lambda)$ системы линейных уравнений для определения устойчивости становится диагональной.

Нетрудно видеть, что правый верхний минор третьего порядка матрицы $\Pi(\lambda)$ (см. (5.68))

$$\det \begin{vmatrix} D & A & A \\ -\lambda & 0 & 0 \\ B & R - \lambda & Z \end{vmatrix} = \lambda A(Z - R + \lambda) \neq 0$$

является базисным и отличен от нуля при любых значениях параметров и любых характеристических числах, удовлетворяющих характеристическому уравнению. При построении вектора диагонализации $e(\lambda)$ первая координата может быть выбрана произвольно, $e(\lambda)$ имеет вид

$$e(\lambda) = \{A(Z - R + \lambda), PA(Z - R + \lambda), \\ Z\lambda^2 + \lambda(AB - CZ) - s/V, Ve_3(\lambda)/\lambda\}.$$

Матрица $T = \{e(\lambda_i)\}$ определяет необходимую замену переменных

$$M_i = \sum_{j=1}^4 T_j^i X_j + Q_i, \quad (5.73)$$

сводящую систему (5.64) к стандартной форме (5.72). Таким образом, хотя вычисление коэффициента Ляпунова L достаточно

громоздко, оно сводится к конечному числу алгебраических операций.

Численное определение коэффициента Ляпунова для границ устойчивости DB и FGH показало, что L на них отрицательно (рис. 5.22), поэтому в зонах неустойчивости вблизи границ стационарная точка Q плавно переходит в малый устойчивый предельный цикл.

Переход к стохастическим колебаниям. Удаление от бифуркационных кривых DB и FGH сопровождается ростом предельного цикла. Для рассматриваемой системы можно оценить максимально возможные размеры аттрактора.

Поскольку фазовый объем системы представляет собой четырехугольную пирамиду, естественно аппроксимировать аттрактор плоскостями, параллельными границам. Можно показать, что

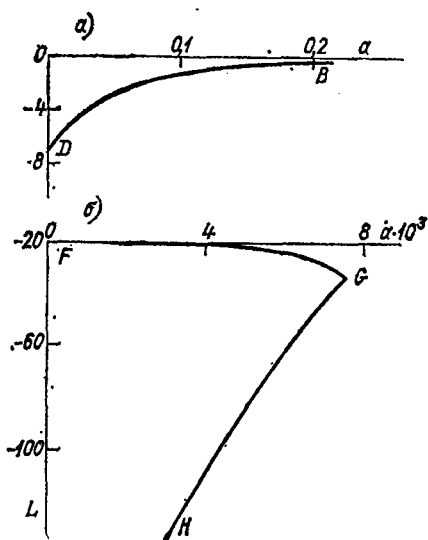


Рис. 5.22. Значения коэффициента Ляпунова на границах областей устойчивости DB (а) и FGH (б).

предельный цикл может увеличиваться только в пределах плоскостей

$$\sum_{i=1}^4 M_i = M' = M_{\Sigma} - \Delta M,$$

$$M_2 = M' - Q_1,$$

$$M_4 = M' - Q_3, \tag{5.74}$$

$$\Delta M = \min \{ \delta/b (1 - \delta), \delta'/b' (1 - \delta') \}.$$

Границы аттрактора образуют замкнутую поверхность, которую траектории пересекают только в направлении вовнутрь.

Дальнейшее изменение параметра a ведет к изгибу предельного цикла и его бифуркации. Вблизи области, заштрихованной в «сеточку» на рис. 5.21, наблюдались серии бифуркаций удвоения периода: в определенном интервале значений параметра a период процесса составлял T ; в некотором новом интервале значений a — $2T$, в следующем интервале — $4T$ и т. д., причем интервал значений параметра, в котором период составлял $2nT$, с ростом n уменьшался. Спектры последовательных бифуркаций при переходе к стохастическому режиму показаны на рис. 5.23.

При определенном значении параметра a период становится бесконечным, а поведение системы перестает быть периодичным.

Фейгенбаумом [145, 189] в 1978 г. было показано существование универсального свойства сходимости бифуркационных значений параметра к предельному значению, соответствующему возникновению стохастических колебаний. Пусть Λ_n — значение па-

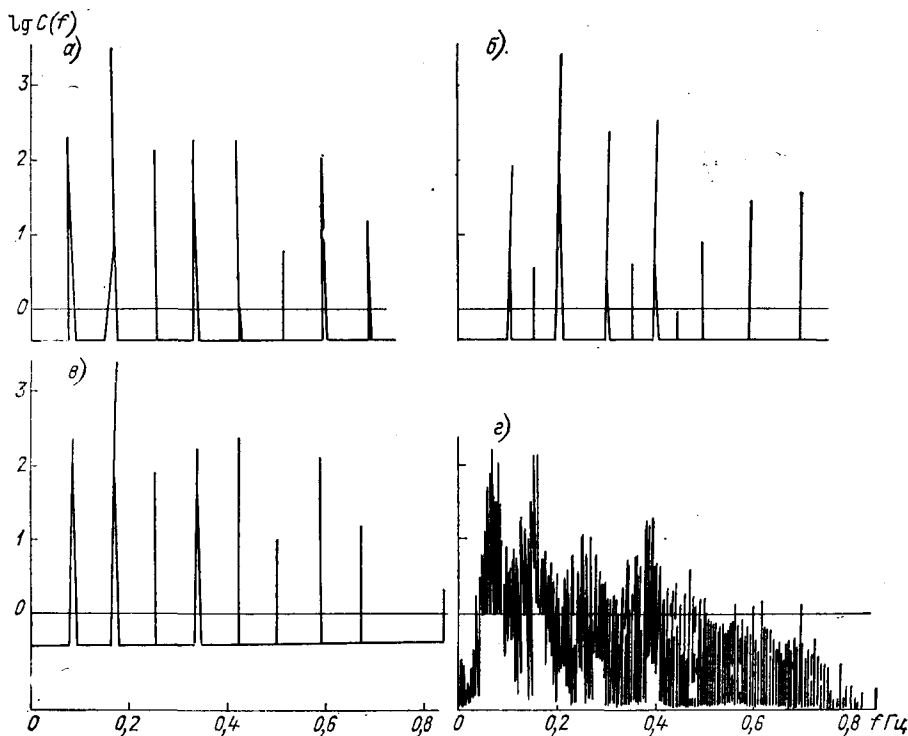


Рис. 5.23. Бифуркации удвоения периода в системе (5.64).

а — исходный спектр ($M_{\Sigma} = 20$, $a = 0,22$); б — спектр после бифуркации ($a = 0,21$); в — спектр при $a = 0,221$; г — спектр стохастического процесса при $a = 0,223$.

раметра, при котором период удваивается в n -й раз. Тогда оказывается, что при больших n Λ_n геометрически сходится к Λ_{∞} (при котором движение становится аperiodическим), это означает, что при больших n

$$\Lambda_{\infty} - \Lambda_n \sim \delta^{-n},$$

где значение δ фиксировано.

Иначе говоря, если

$$\delta_n \equiv \frac{\Lambda_{n+1} - \Lambda_n}{\Lambda_{n+2} - \Lambda_{n+1}},$$

то δ_n быстро приближается к постоянной величине δ . Замечатель-

ным является то, что у всех систем, испытывающих удвоение периода, значение δ одинаково и равно универсальному числу [145, 189]:

$$\delta = 4,6692016 \dots$$

Для системы (5.64) константа Фейгенбаума рассчитывалась при $M_{\Sigma} = 14,0$; бифуркации наблюдались для следующих значений a : $a_1 = 0,223 \pm 5 \cdot 10^{-4}$; $a_2 = 0,218 \pm 5 \cdot 10^{-4}$; $a_3 = 0,21774 \pm$

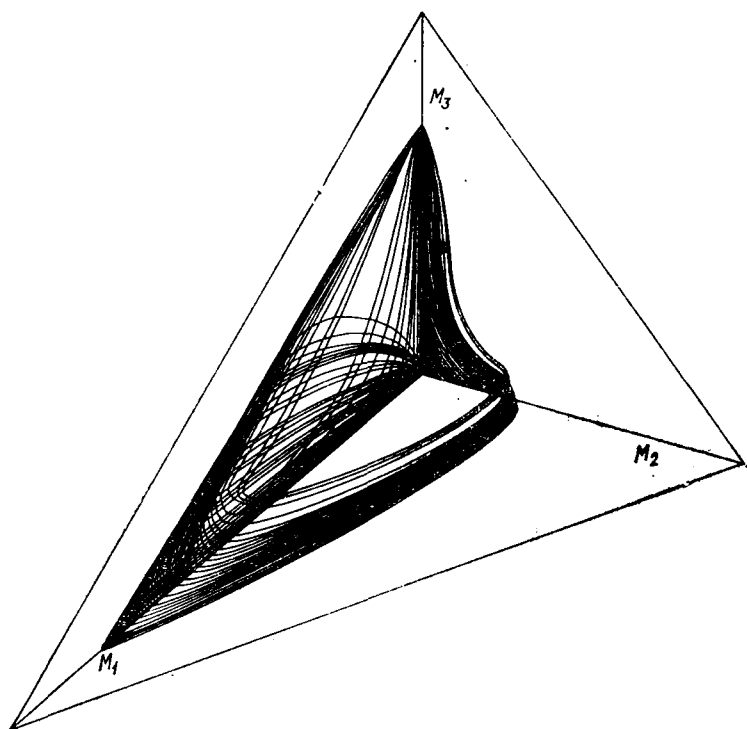


Рис. 5.24. Фазовая траектория модели (5.64) в области стохастичности.

$$M_{\Sigma} = 20,0; a = 0,225.$$

$\pm 5 \cdot 10^{-6}$; $a_4 = 0,217570 \pm 5 \cdot 10^{-6}$; $a_5 = 0,217530 \pm 5 \cdot 10^{-6}$. Константа Фейгенбаума

$$F \approx \frac{a_3 - a_4}{a_4 - a_5}$$

составляет $4,3 \pm 0,7$, что находится в хорошем соответствии с универсальным значением δ .

В области, заштрихованной на рис. 5.21 «сеточкой», движение траекторий становится стохастичным. Фазовая траектория одной из реализаций динамики системы ($M_{\Sigma} = 20$, $a = 0,225$) в проекции на фазовое пространство (M_1, M_2, M_3) изображена на рис. 5.24.

Наиболее распространенным способом выявления стохастичности в системе является анализ спектров процесса. Как известно, периодические процессы в модельных динамических системах характеризуются дискретным спектром с распределением мощности сигнала по одной или нескольким частотам. При переходе к сто-

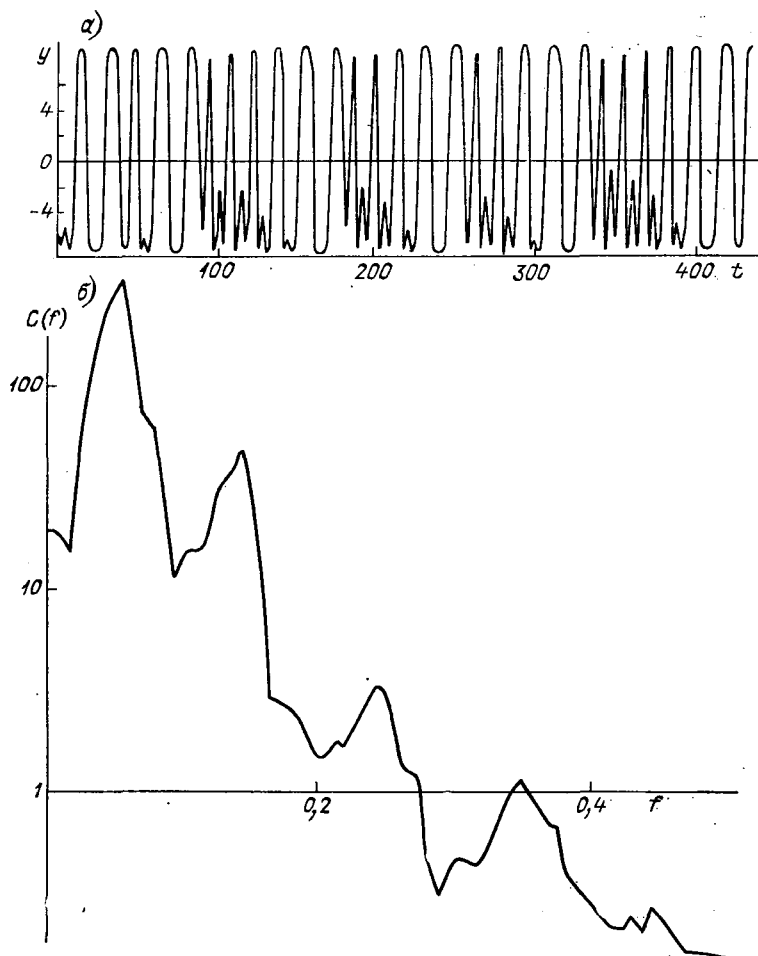


Рис. 5.25. Временная динамика $y = M_3(t) - Q_3$ стохастического режима системы (5.64) (а) и ее сглаженный спектр (б).

Время предварительного интегрирования равно 1024 [162].

хастическим колебаниям спектр становится сплошным с распределением мощности сигнала по всем частотам.

Для системы (5.64) большое число реализаций стохастического движения было исследовано с использованием сглаженных спектров (с различными спектральными окнами). На рис. 5.25 приведены одна из реализаций стохастического процесса и ее сглажен-

ный спектр (окно Тьюки шириной $b = 0,04$). Стационарность стохастического процесса становится очевидной в случае достаточно протяженного периода времени ($t > 1000$). Спектр оценки получали, если при заданной ширине окна спектр был стабильным и не зависел от сдвига по времени в пределах 99 % доверительного интервала. В спектре процесса выделяется частота вращения $\omega = 0,055$, на которую наложен сплошной и широкий спектр.

Качественным критерием стохастичности может служить также энтропия Колмогорова, которая вычисляется следующим образом:

$$K(t) = \frac{1}{t} \ln[d(t)/d(0)],$$

где $d(0)$ — малое первоначальное расстояние между двумя точками в фазовом пространстве; $d(t)$ — расстояние между ними в момент времени t .

Энтропия Колмогорова описывает скорость расхождения двух первоначально близких траекторий. Для периодических режимов $K(t)$ всегда меньше нуля, в случае стохастического движения $K(t)$ быстро достигает положительного стационарного уровня ($K = 0,02$ при $a = 0,225$; $M_x = 20$ при выполнении условий (5.71)).

Механизм хаотизации движения наглядно может быть проиллюстрирован с помощью отображения Пуанкаре. Для системы (5.64) образы строились следующим образом: брались координаты X_i ($i = 1, \dots, 4$) последовательных точек пересечения фазовой кривой системы (5.64) с гиперплоскостью $X_i = \text{const}$ только в одном направлении, затем проектировались на одну из координатных плоскостей (X_i, X_j ; $i \neq j$) [94]. Полученные проекции найденных пересечений представляют собой последовательные образы выбранной двумерной плоскости в себя, на основании которых и производился последующий анализ. На рис. 5.26 представлены последовательные изменения отображения Пуанкаре для системы (5.64) и секущей $X_1 = 5,0$ при $M_x = 22$, $a = 0,075$ и условиях (5.71), причем $1,19 < \beta < 1,4$. При $\beta = 1,4$ образ Пуанкаре состоит всего из двух точек, переходящих друг в друга, что в фазовом пространстве системы (5.64) соответствует двукратному предельному циклу. Если уменьшать параметр β , то при $\beta = 1,35$ из предельного цикла рождается тороидальное многообразие T^2 , образы Пуанкаре для плоскости (X_3, X_4) в этом случае ложатся на замкнутую инвариантную кривую, гомеоморфную окружности (см. рис. 5.26 а, изображено около 1000 точек). С последующим уменьшением коэффициента β кривая отображения становится недифференцируемой (см. рис. 5.26 б), т. е. тор T^2 деформируется и теряет гладкость. При дальнейшем уменьшении параметра β этот тор перестает быть притягивающим, разрушается и в его окрестности появляется хаотическое множество (см. рис. 5.26 в), которое при последующем уменьшении параметра β ($1,19 < \beta < 1,2$) переходит в развитый хаос. Отображение Пуанкаре для плоскости (X_3, X_4) и секущей $X_1 = 5,0$ в этом случае

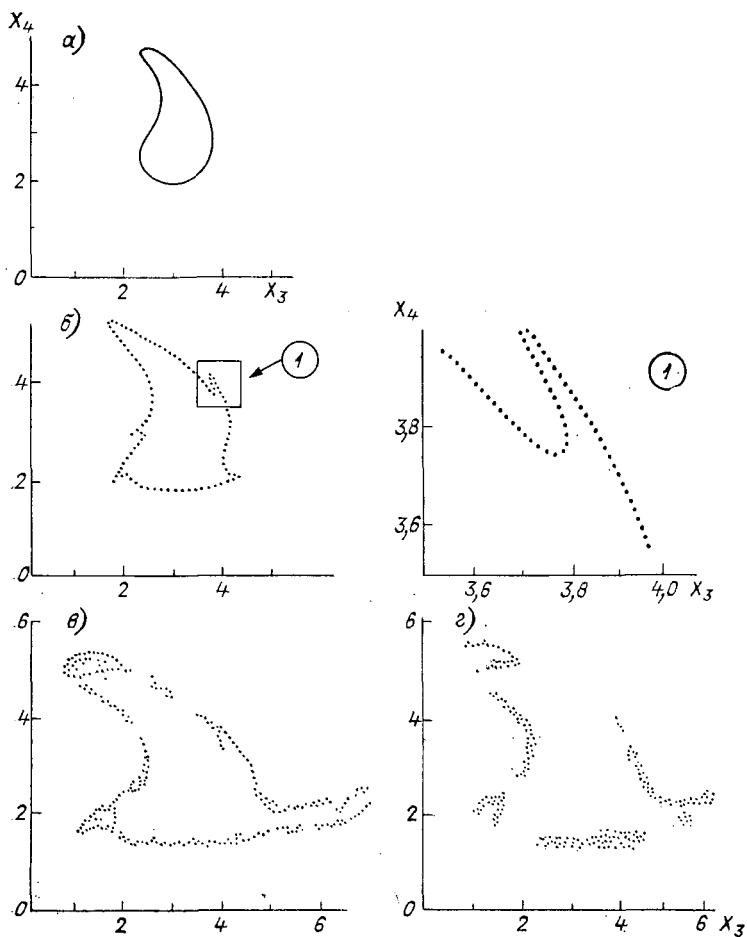


Рис. 5.26. Отображения Пуанкаре для системы (5.64) и секущей $X_1 = 5,0$ при последовательном переходе к стохастическому режиму ($M_{\Sigma} = 22$; $a = 0,075$).

а) $\beta = 1,35$; б) 1,30; в) 1,2; г) 1,1995 [94].

представляет собой густо усеянные точками некоторые области плоскости (X_3, X_4) (см. рис. 5.26 г). Таким образом, с помощью отображения Пуанкаре можно показать, что переход к хаотическому движению в системе (5.64) реализуется по следующему сценарию: устойчивый предельный цикл — тор T^2 — странный аттрактор.

5.5.3. Дестохастизация системы со странным аттрактором посредством параметрического воздействия

В области странного аттрактора в динамике экосистемы детерминированное предсказание хода процессов с участием живых

организмов затруднено — систему можно описать только статистически. Однако возможность синхронизации периодическим внешним воздействием, обнаруженная для одного из наиболее подробно исследованных аттракторов — аттрактора Лоренца, поставила вопрос о существовании подобного явления и для экологических систем.

Рассмотрим модельную экосистему (5.64), исследованную в предыдущем параграфе, при следующих значениях параметров [21, 22, 95]:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \gamma_1 = \gamma_2' &= 1, \\ \varepsilon_1' = \varepsilon_2' = \gamma_1' = \gamma_1'' &= 2, \\ \beta = \beta' &\equiv \beta, \quad (5.75) \\ b' = a = a' = b &\equiv a = 0,225. \end{aligned}$$

В отличие от случая (5.71) параметр a фиксируется, а параметр β остается произвольным.

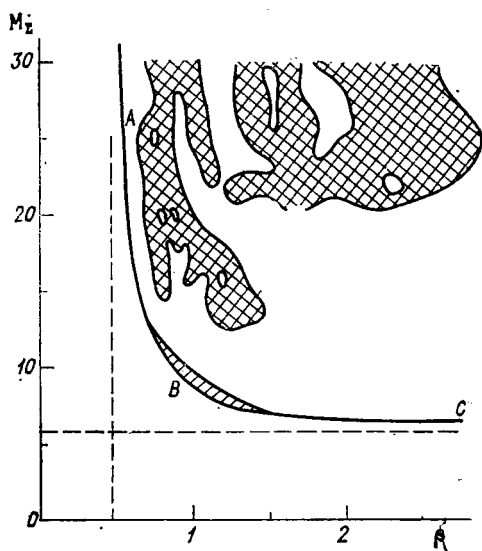


Рис. 5.27. Плоскость параметров (M_z, β) системы (5.64).

Нетривиальная стационарная точка существует в области выше кривой ABC. Область устойчивости отмечена штриховкой, область стохастичности — «сеточкой»; $a = 0,225$.

Рассмотрим состояние системы (5.64) с параметрами (5.75) на двумерной плоскости параметров (M_z, β) (рис. 5.27). Физическая область, соответствующая существованию нетривиальной стационарной точки Q (5.66), расположена выше гиперболы ABC. Область устойчивости, определяемая (5.69), покрыта штриховкой. Численное исследование системы уравнений позволило локализовать в пространстве параметров (M_z, β) область стохастичности (область S). При $M_z = 18$ область S простирается на интервал значений $0,98 < \beta < 1,257$. В этой области энтропия Колмогорова положительна и приблизительно равна 0,2; спектр движения системы сплошной (рис. 5.28 а), развертка во времени одной из координат системы $X_3(t)$, представленная на рис. 5.28 б, подтверждает отсутствие периодичности в системе.

Введем параметрическое воздействие на систему в виде периодического изменения параметра

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 \sin \omega t,$$

где t — время, ω — частота.

Причиной периодического изменения β могут быть сезонные

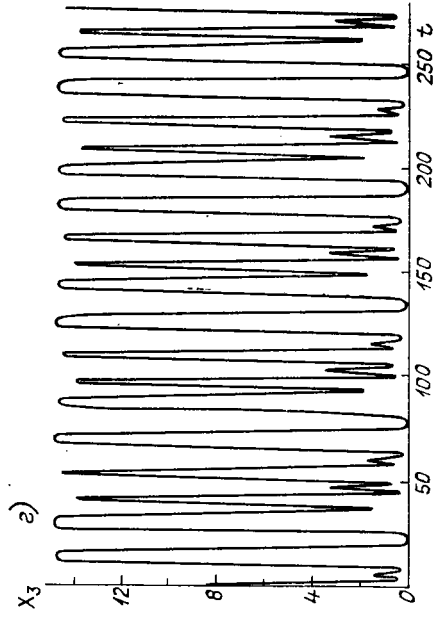
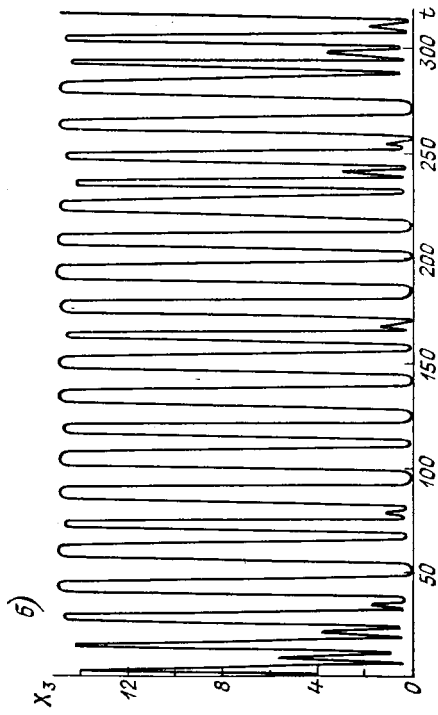
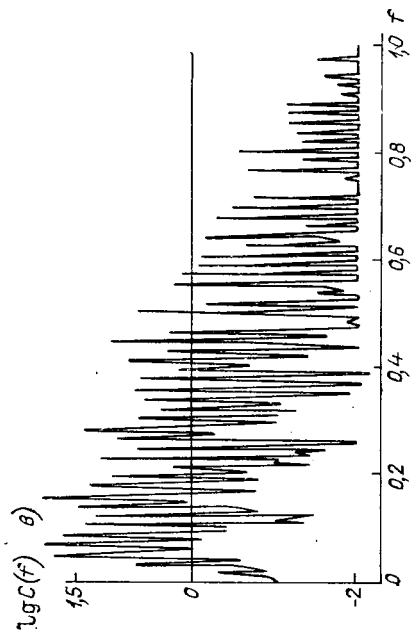
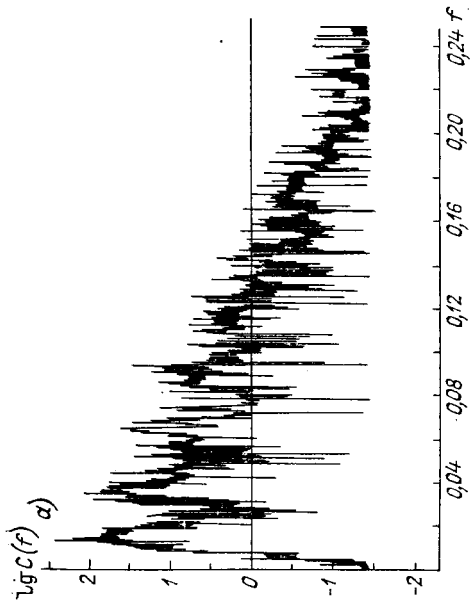


Рис. 5.28. Дестохастизация системы (5.64) периодическим внешним воздействием.

а, б — соответственно сплошной спектр и развертка во времени стохастического режима; *в, г* — соответственно спектр и временная динамика при синхронизации внешним воздействием.

изменения климатических условий, например, длины дня или температуры.

Выберем β_0 и β_1 таким образом, чтобы β не выходило из области стохастичности S . Исследуя численно систему с параметрическим возмущением при $\beta_0 = 1,125$; $\beta_1 = -0,13$ ($a = 0,225$; $M_\Sigma = 18$), можно найти набор частот, при которых будет наблюдаться следующее явление: временная развертка $X_3(t)$ становится периодической (с точностью до шага интегрирования), энтропия Колмогорова — отрицательной, а спектральный анализ движения позволяет заключить, что оно обладает регулярным спектром (рис. 5.28 *в, г*). Численно был выявлен следующий набор частот $f = \omega/2\pi$, при котором наблюдается это явление параметрической дестохастизации: $f = 0,57$; $0,60$; $0,64$; $0,65$; $0,67$; $0,69$; $0,71$. Таким образом, можно утверждать, что при параметрической дестохастизации на указанных частотах и при выбранных выше значениях параметров β_0 и β_1 стохастичность отсутствует, хотя при $\beta_1 = 0$ она четко наблюдается. Этот результат показывает, что для биологических систем существует возможность дестохастизации движения с помощью периодического внешнего воздействия.

5.6. Эволюция видов в экосистеме

Во всех ранее рассмотренных моделях экосистем предполагалось, что популяции организмов одного вида являются однородными, т. е. все особи идентичны по эколого-физиологическим характеристикам. Другим предельным случаем оказываются хорошо развитые в настоящее время модели математической генетики, описывающие формальное распределение генотипов в изолированной популяции без учета факторов конкурентного взаимодействия соответствующих фенотипов внутри популяции и в экосистеме в целом [1, 131]. Между тем, как отмечал еще Ч. Дарвин в «Происхождении видов», «...по отношению к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит... от окружающих физических условий, а еще в большей степени от окружающих организмов, с которыми каждому существу приходится конкурировать...» [57]. В последарвиновской «синтетической» теории эволюции длительное время предполагалось, что основной материал эволюционного процесса создается за счет малых точечных изменений в генетическом коде, при этом эволюция свойств существующих видов должна была бы происходить крайне медленно, а появление новых семейств или родов, отличающихся сложными системными комплексами признаков, оказывалось бы событием почти невероятным [156]. В связи с этим распространено мнение,

что усиливающееся антропогенное воздействие на биосферу не вызовет в обозримом будущем каких-либо изменений свойств уже существующих видов. В последние десятилетия, однако, было доказано, что, по крайней мере среди микроорганизмов, происходит передача генетического материала посредством обмена целыми участками ДНК, кодирующими отдельные белки, а также с помощью плазмид, вирусов, ассимиляции экзогенной ДНК из почвы и воды, а также перегруппировки, экспрессии и репрессии отдельных участков собственного генетического материала, и т. д. [80]. Реальный темп генетической доработки на соответствие с меняющимися условиями среды оказывается при этом достаточно высоким. Например, для приобретения устойчивости к ядохимикатам большинству видов сельскохозяйственных вредителей требуется всего несколько поколений; широкое применение антибиотиков приводит к быстрому распространению устойчивых форм патогенных микроорганизмов; загрязнение окружающей среды в промышленных районах вызывает вытеснение светлоокрашенных видов насекомых и доминирование видов-меланистов.

Таким образом, исследование эколого-генетических изменений в популяциях в естественных условиях и при антропогенном воздействии представляет не только чисто теоретический интерес, но и помогает формированию представлений о ближайшем будущем природных экосистем.

Механизм возникновения и поддержания генетической гетерогенности в популяции можно показать с помощью простой математической модели. Рассмотрим популяцию микроорганизмов M в проточной системе (хемостате). Поскольку численности лабораторных популяций микроорганизмов достаточно велики, для описания мутационного процесса можно использовать дифференциальные уравнения. Предположим что основу популяции составляет группа особей, имеющих в данных условиях среды наиболее высокую скорость размножения, и назовем эту группу генетической нормой M_H . Вследствие неточности передачи генетической информации в популяции со скоростями c_k возникают мутантные формы M_k , отличающиеся от нормы какими-либо кинетическими характеристиками. Рассмотрим вначале наиболее распространенный случай, когда случайные изменения ухудшают скорость роста мутантных особей, делая их неконкурентоспособными по сравнению с нормой. Динамика популяции может быть описана системой уравнений следующего вида:

$$\begin{aligned} \frac{dM_H}{dt} &= -(\epsilon_H + D) M_H - c M_H + \beta_H S M_H, \\ \frac{dM_k}{dt} &= -(\epsilon_k + D) M_k + c_k M_H + \beta_k S M_k, \\ \frac{dS}{dt} &= D(S^0 - S) - \beta_H S M_H - \sum_{k=1}^N \beta_k M_k S + \epsilon_H M_H + \sum_{k=1}^N \epsilon_k M_k \end{aligned} \quad (5.76)$$

$(k = \overline{1, N}),$

где M_n и M_k — биомассы «нормальной» и мутантных форм в популяции; ϵ_n и β_n — коэффициенты потерь и прироста биомассы «нормальной» формы; ϵ_k и β_k — аналогичные коэффициенты для k -й мутантной формы; c_k — скорость образования k -й мутантной формы из «нормальной»; c — общая скорость мутирования исходной формы, $c = \sum_{k=1}^N c_k$ (N — число мутантов, образующихся в единицу времени); D — скорость протока; S^0 и S — концентрации лимитирующего элемента питания на входе и выходе хемостата.

Из уравнений (5.76) можно получить условия сосуществования нормальной и мутантной форм в стационарном режиме. Приравняв нулю производные в (5.76), получаем

$$\begin{aligned} \bar{S} &= (\epsilon_n + D + c)/\beta_n, \\ \bar{M}_k &= D(S^0 - \bar{S}) / \left[\beta_n \bar{S} - \epsilon_n + \sum_{k=1}^N \frac{(\beta_k \bar{S} - \epsilon_k) c_k}{\epsilon_k + D - \beta_k \bar{S}} \right], \\ \bar{M}_k / \bar{M}_n &= c_k / (\epsilon_k + D - \beta_k \bar{S}). \end{aligned} \quad (5.77)$$

Из соотношений (5.77) следует, что стационарный уровень содержания в популяции даже летальных мутаций ($\beta_k = 0$) не является нулевым, причем удельное содержание мутантов каждого типа оказывается не зависящим от величины популяции исходной формы, уровень мутантов полностью определяется скоростью образования их из нормальной формы и скоростью конкурентного вытеснения из популяции.

Если предположить, что равновесная концентрация биогенов в системе устанавливается быстрее, чем равновесие по мутантам, т. е. $S = \bar{S} = \text{const}$, то становится возможным вычислить и динамику изменения соотношения мутантных и нормальных форм. Вычитая в (5.76) из второго уравнения первое, получим

$$dZ/dt = Z(\beta_k \bar{S} - \epsilon_k - D) + c_k, \quad (5.78)$$

где $Z = M_k/M_n$.

Интегрируя (5.78) с начальным условием $Z(0) = Z_0$, получим окончательно

$$\begin{aligned} M_k/M_n &= c_k / (\epsilon_k + D - \beta_k \bar{S}) + (Z_0 - c_k / (\epsilon_k + D - \beta_k \bar{S})) \times \\ &\times \exp [- (\epsilon_k + D - \beta_k \bar{S}) t]. \end{aligned} \quad (5.79)$$

При $t \rightarrow \infty$ формула (5.79) переходит в равновесное распределение (5.77).

Таким образом, анализ упрощенной модели показывает существование в популяции определенного «груза» мутантных субпопуляций, менее приспособленных к росту в данных условиях по сравнению с нормальной формой. Однако при изменении условий среды по каким-либо параметрам некоторые из мутантов могут получить селективное преимущество, что дает возможность популяции выжить путем перестройки структуры субпопуляций. На-

ряду с физиологической адаптацией генетическая гетерогенность популяции вносит свой вклад в способность популяции приспосабливаться к сложным меняющимся условиям окружающей среды.

До сих пор мы рассматривали вопросы, связанные с возникновением неактивных мутантов. Если же в популяции появляется мутант, имеющий лучшие кинетические характеристики, чем «нормальная» форма, то он вытесняет из системы исходную популяцию вместе с ее неактивными мутантами. Действительно, как видно из формулы (5.79), равновесная гетерогенность популяции поддерживается только тогда, когда показатель экспоненты является отрицательным, т. е. при

$$(\epsilon_k + D)/\beta_k > (\epsilon_n + D + c)/\beta_n = \bar{S}. \quad (5.80)$$

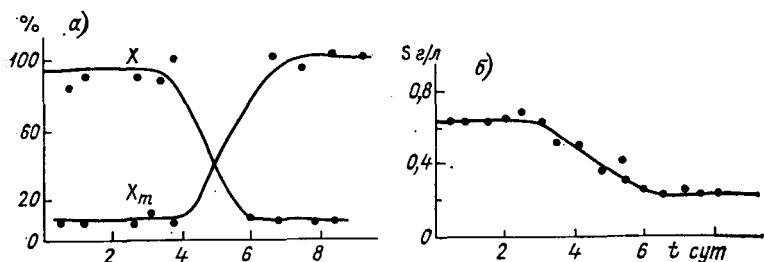


Рис. 5.29. Замещение исходного штамма (X_i) в хемостате мутантом (X_m) в популяции *Klebsiella aerogenes* (а) и динамика концентрации лимитирующего субстрата — ксилитола (б) [203].

Если неравенство (5.80) нарушается, концентрация соответствующего мутанта начинает быстро возрастать, вытесняя исходную популяцию. Левая часть (5.80) соответствует равновесной концентрации биогенного элемента в среде, которую устанавливает активный мутант, правая часть равна концентрации биогена, создаваемой исходной популяцией. Мутант, способный снизить содержание лимитирующего фактора в среде по сравнению с первоначальным уровнем, обладает конкурентным преимуществом и становится доминантом в популяции. Следовательно, конкуренция между различными формами внутри гетерогенной популяции происходит принципиально так же, как обычная конкуренция видов за лимитирующий субстрат (см. п. 3.1).

Селективную мощь действия отбора быстрорастущих мутантов можно продемонстрировать на примере хемостатных экспериментов с популяциями микроорганизмов. Например, в эксперименте с популяцией *Klebsiella aerogenes* добавление всего 20 клеток мутанта в популяцию исходного типа, насчитывающую 10^{12} клеток в стационарной фазе роста, через 4—5 суток привело к увеличению численности мутанта более чем до 10^{12} клеток и полному вымыванию из хемостата исходной формы [110, 203]. Динамика процентного содержания первоначальной и мутантной форм в популяции показана на рис. 5.29 а. На рис. 5.29 б приве-

дена динамика ксилитола, являющегося лимитирующим фактором питания для обеих форм. Хорошо видно снижение концентрации ксилитола в среде при размножении мутантной формы.

Когда активный мутант замещает в системе исходную популяцию, то вместе с ней под влиянием усилившегося давления отбора вымываются и ее медленно растущие мутанты. Затем у новой популяции происходит накопление до равновесного уровня своих мутантов, растущих медленнее доминирующей формы (но, может быть, быстрее, чем первоначальная форма), новое равновесие подерживается до следующей генетической перестройки.

Длительное наблюдение за культурой микроорганизмов в хемостате позволяет регистрировать такие периодические пере-

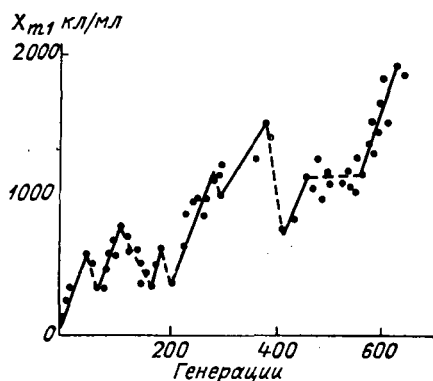


Рис. 5.30. Периодический отбор мутантов, резистентных к фагу Т5 в культуре *E. coli* (хемостат с лимитированием по триптофану) [110].

стройки, как это видно, например, из рис. 5.30, изображающего отбор мутантов, устойчивых к фагу Т5 в культуре кишечной палочки *Escherichia coli* при культивировании в хемостате с лимитированием по триптофану [110]. Кривая зависимости численности мутантов от времени имеет вид зубчатой линии, постепенно поднимающейся вверх, на которой отдельные подъемы и спады соответствуют генетическим перестройкам в культуре. Эта экспериментальная кривая интересна также тем, что отражает динамику отбора при действии сразу двух лимитирующих факторов среды — лимитирования субстратом (триптофаном) и резистентности к заражению фагом.

Наблюдения над природными популяциями микроорганизмов также показали их сравнительно быструю физиологическую и генетическую адаптацию к новым повреждающим факторам среды. Так, при исследовании радиорезистентности у природных почвенных популяций водоросли хлореллы на участках, экспериментально загрязненных смесью ^{90}Sr — ^{90}Y (с удельной активностью $1,7 \cdot 10^3$ — $1,7 \cdot 10^6$ Бк на 1 кг почвы), было обнаружено, что уже через пять лет после начала облучения (это соответствует примерно 150 поколениям клеток) радиорезистентность популяций возросла в среднем в 1,5 раза и стабилизировалась на новом уровне, отражая,

таким образом, достаточно быстрое и эффективное действие естественного отбора [154].

При рассмотрении физиологических и генетических адаптаций у живых организмов следует, однако, постоянно иметь в виду, что адаптационные возможности каждого вида не безграничны и существуют некоторые критические интенсивности повреждающих воздействий, к которым популяция данного вида не в состоянии приспособиться. В этом случае численность ее сокращается до полного вымирания, а освободившаяся экологическая ниша заселяется популяцией нового, более устойчивого вида.

Модель отбора мутантов в среде с ограниченным ресурсом питания представляет простейший пример синтеза генетических и экологических моделей, где фенотипическая гетерогенность популяции проявляется через ее генетическую неоднородность (разную скорость появления определенных мутантов) и конкуренцию за лимитирующий элемент питания в окружающей среде. Представляет большой интерес развитие эколого-генетических моделей для более сложных экосистем, включающих трофические взаимодействия, что открыло бы путь к исследованию процессов макроэволюции в экосистемах.

Рассмотрим на примере модельной экосистемы «хищник—жертва» в хемостате вопрос о воздействии на генетический «груз» популяций их трофических взаимодействий с другими видами. Предположим, что в системе имеются «нормальные» формы жертвы и хищника, а все возникающие мутанты оказываются менее активными по сравнению с нормой. Система уравнений, описывающих динамику нормальных и мутантных форм хищника и жертвы, имеет вид

$$\begin{aligned}
 \frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} &= -(\varepsilon_1 + C_1 + D) + \beta S - \gamma_{12} X_2 - \sum_{j=1}^{N_2} \gamma_j^{(12)} M_{2j}, \\
 \frac{1}{M_{1i}} \frac{dM_{1i}}{dt} &= -(\varepsilon_{1i} + D) + C_{1i} X_1 / M_{1i} + \beta_i S - \tilde{\gamma}_i^{(12)} X_2 - \sum_{j=1}^{N_2} \gamma_j^{(12)} M_{2j}, \\
 \frac{1}{X_2} \frac{dX_2}{dt} &= -(\varepsilon_2 + C_2 + D) + \gamma_{21} X_1 + \sum_{i=1}^{N_1} \tilde{\gamma}_i^{(21)} M_{1i}, \\
 \frac{1}{M_{2j}} \frac{dM_{2j}}{dt} &= -(\varepsilon_{2j} + D) + C_{2j} X_2 / M_{2j} + \gamma_j^{(21)} X_1 + \sum_{i=1}^{N_1} \gamma_{ji}^{(21)} M_{1i}, \\
 \frac{dM_\Sigma}{dt} &= D(S^0 - M_\Sigma),
 \end{aligned} \tag{5.81}$$

где X_1 и X_2 — биомассы «нормальных» форм жертвы и хищника; M_{1i} и M_{2j} — биомассы мутантов жертвы и хищника ($i = \overline{1, N_1}$; $j = \overline{1, N_2}$); C_{1i} и C_{2j} — скорости образования мутантов у жертвы и хищника; C_1 и C_2 — общие скорости мутирования нормальных форм; ε_{1i} (ε_{2j}) — коэффициенты смертности мутантов жертв (хищников), β_i — коэффициент потребления лимитирующего элемента

питания S мутантами жертвы; $\gamma_j^{(12)}$, $\tilde{\gamma}_i^{(12)}$, $\gamma_{ij}^{(12)}$ — коэффициенты потребления пищи мутантами хищника; $\gamma_j^{(21)}$, $\tilde{\gamma}_i^{(21)}$, $\gamma_{ij}^{(21)}$ — коэффициенты усвоения пищи мутантами хищника; D — скорость потока; M_Σ — общая масса системы (по лимитирующему элементу):

$$M_\Sigma = X_1 + X_2 + \sum_{i=1}^{N_1} M_{1i} + \sum_{j=1}^{N_2} M_{2j} + S.$$

Нахождение стационарных решений (5.81) в общем случае оказывается достаточно сложной задачей, поэтому целесообразно прибегнуть к некоторым упрощениям. Поскольку все мутанты предполагаются менее активными, биомасса каждого из них значительно меньше биомассы нормальной формы и фактически не влияет на ее стационарное значение. Пренебрегая в (5.81) значениями M_{1i} или M_{2j} , в уравнениях для X_1 , X_2 , S получаем (в нулевом приближении)

$$\begin{aligned} \bar{X}_1 &= (\epsilon_2 + C_2 + D)/\gamma_{21}, \\ \bar{X}_2 &= [\beta(S^0 - \bar{X}_1) - (\epsilon_1 + C_1 + D)]/(\beta + \gamma_{12}), \\ \bar{S} &= S^0 - \bar{X}_1 - \bar{X}_2. \end{aligned} \quad (5.82)$$

Подставив эти выражения в уравнения для мутантов и пренебрегая членами второго порядка малости ($M_{1i}M_{2j}$), получим формулы для равновесной доли каждого мутанта (как жертв, так и хищников) относительно соответствующих нормальных форм:

$$\begin{aligned} \bar{M}_{1i}/\bar{X}_1 &= C_{1i}/(\epsilon_{1i} + D + \tilde{\gamma}_i^{(12)}X_2 - \beta_i\bar{S}), \\ \bar{M}_{2j}/\bar{X}_2 &= C_{2j}/[C_{2j} + D - (\epsilon_2 + D + C_2)\gamma_j^{(21)}/\gamma_{21}]. \end{aligned} \quad (5.83)$$

Как видно из (5.83), доля мутантов у хищников не зависит от популяции жертвы и целиком определяется разностью коэффициентов мутантов и «нормы». Относительное содержание мутантов у жертвы, однако, уже зависит от популяции «нормальной» формы жертвы, которая в свою очередь определяется [см. (5.82)] параметрами хищника. Таким образом, трофические взаимодействия существенно влияют на накопление мутантного «груза» в популяциях нижних трофических уровней.

Нетрудно показать, что равновесие по мутантам в системе «хищник—жертва» существует и является устойчивым при выполнении условий, аналогичных (5.80):

$$\begin{aligned} \bar{X}_1 &< (\epsilon_{2j} + D)/\gamma_j^{(21)}, \\ \bar{S} &< (\epsilon_{1i} + D + \tilde{\gamma}_i^{(12)}\bar{X}_2)/\beta_i. \end{aligned} \quad (5.84)$$

При изменении знаков неравенств, т. е. возникновении активной формы мутантов, более приспособленной к существованию в данной системе (для которой величины \bar{X}_1 или \bar{S} принимают

наименьшие значения), происходит вытеснение исходной популяции соответственно хищника или жертвы.

Рассмотренные выше эколого-генетические модели описывали фактически процесс приближения структуры популяций к некоторому равновесному состоянию с доминированием «нормальных» форм, характеристики которых считались неизменными. Между тем эволюция представляет собой нестационарный процесс, характеризующийся постепенным замещением одних «нормальных» форм другими, более приспособленными к условиям обитания формами.

В нестационарном режиме решение уравнений (5.81) оказывается весьма сложным, поэтому моделирование эволюционного процесса производилось на ЭВМ [20, 85].

В качестве первоначальной структуры рассматривалась элементарная трофическая цепочка хищник—жертва в замкнутой системе с запасом лимитирующего элемента питания, равным M_{Σ} (см. п. 4.1). Для наиболее простого случая факторы насыщения по питанию не учитывались, коэффициенты смертности предполагались фиксированными, мутационным изменениям подвергались только коэффициенты β и γ_{12} . Значение коэффициента γ_{21} (усвоение пищи хищником) предполагалось жестко связанным с выеданием γ_{12} и равным $0,1 \gamma_{12}$.

Через одинаковые интервалы времени, равные периоду мутаций T_m , значения β и γ_{12} изменялись случайным образом в сторону увеличения или уменьшения для одного из видов, присутствующих в системе. Значение изменений коэффициентов выбиралось случайным, но не более $\Delta\gamma\%$ для коэффициента γ_{12} у хищников и $\Delta\beta\%$ для коэффициента фотосинтеза у жертв. Количество биомассы, переходящей в новую форму, предполагалось равным $\Delta c\%$ биомассы вида-донора. В промежутках между мутациями общая система уравнений эволюционирующего сообщества имела вид

$$\begin{aligned} \frac{dM_{1i}}{dt} &= M_{1i} \left(-\varepsilon_{1i} + \beta_i S - \sum_{j=1}^{N_2} \gamma_{ij}^{(12)} M_{2j} \right), \\ \frac{dM_{2j}}{dt} &= M_{2j} \left(-\varepsilon_{2j} + \sum_{i=1}^{N_1} \gamma_{ji}^{(21)} M_{1i} \right), \\ \sum_{i=1}^{N_1} M_{1i} + \sum_{j=1}^{N_2} M_{2j} + S &= M_{\Sigma}, \end{aligned} \quad (5.85)$$

где M_{1i} и M_{2j} — биомассы форм, принадлежащих к первому (жертвы) и второму (хищники) трофическим уровням ($i = \overline{1, N_1}$, $j = \overline{1, N_2}$); N_1 и N_2 — текущие значения числа видов на первом и втором трофических уровнях.

В промежутках между мутациями уравнения (5.85) интегрировались по времени методом Рунге—Кутта. Если биомасса какого-либо мутанта оказывалась меньше некоторого критического значения, популяция этого мутанта считалась вымершей и стиралась из памяти ЭВМ. Все мутанты, присутствующие в системе в текущий момент времени и различающиеся какими-нибудь кинетиче-

скими характеристиками, считались самостоятельными «видами», и каждый из них мог явиться донором нового мутанта.

При численном моделировании эволюционного процесса предполагалось выяснить следующие основные вопросы.

1. Происходит ли эволюция эколого-физиологических коэффициентов в модельной системе и какой характер носят эти изменения — монотонный или возможно «расхождение» признаков?

2. Какое число видов соответствует определенной емкости системы (фиксированному значению запаса элемента питания M_2) и наблюдается ли увеличение видового разнообразия в ходе эволюционного процесса?

3. Какие изменения по числу видов в экосистеме может произвести мутагенный фактор, уменьшающий период мутаций и увеличивающий разброс по мутационным отклонениям $\Delta\gamma$, $\Delta\beta$?

Как и ожидалось, при численных расчетах поведение системы

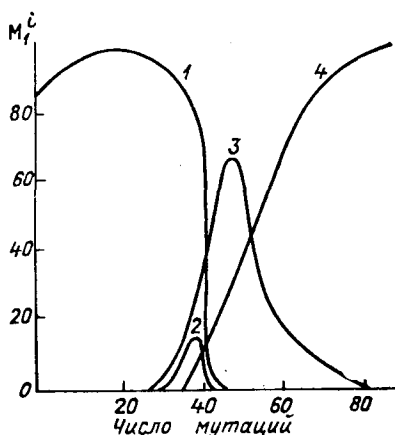


Рис. 5.31. Пример замещения мутантами предшествующих популяций продуцентов (расчет по модели (5.85)).

Максимальные значения мутаций $\Delta\beta = 0,1\% \beta$; $\Delta\gamma = 0,1 \gamma$; 1 — 4 — номера подвидов.

в целом соответствовало реальной динамике эволюционного процесса — часть «видов» с худшими экологическими коэффициентами постоянно вытеснялась из системы, «виды» же, имеющие наиболее высокие коэффициенты фотосинтеза у жертв и выедания у хищников, возрастали по биомассе. Динамика последовательного замещения «видов» жертв на небольшом участке эволюционного процесса изображена на рис. 5.31.

Наблюдения за коэффициентами фотосинтеза β у видов жертв показали, что в общем направлении эволюции имеется тенденция к монотонному увеличению β у доминирующих видов. Наглядно этот процесс отбора наиболее эффективных форм показан на рис. 5.32, где даны коэффициенты β у видов, существовавших в системе в разные промежутки времени от начала эволюционного процесса. Как видно из рисунка, «удачные» мутанты дают группу видов с близкими характеристиками, существующую достаточно долго, до тех пор, пока один из видов группы не даст еще более эффективного мутанта. Моменты исчезновения вымирающих видов на рисунке отмечены знаком «О». Аналогичные изменения наблюдались и у хищников для коэффициента γ .

Наряду с общей тенденцией к увеличению β , в некоторых вариантах происходило расщепление видов жертв на группы с сильно различающимися коэффициентами фотосинтеза (рис. 5.33).

Были проведены расчеты динамики общих характеристик модельной экосистемы в ходе эволюционного процесса — суммарной биомассы трофических уровней хищников и жертв, а также потока поступления лимитирующего элемента питания в биомассу жертв

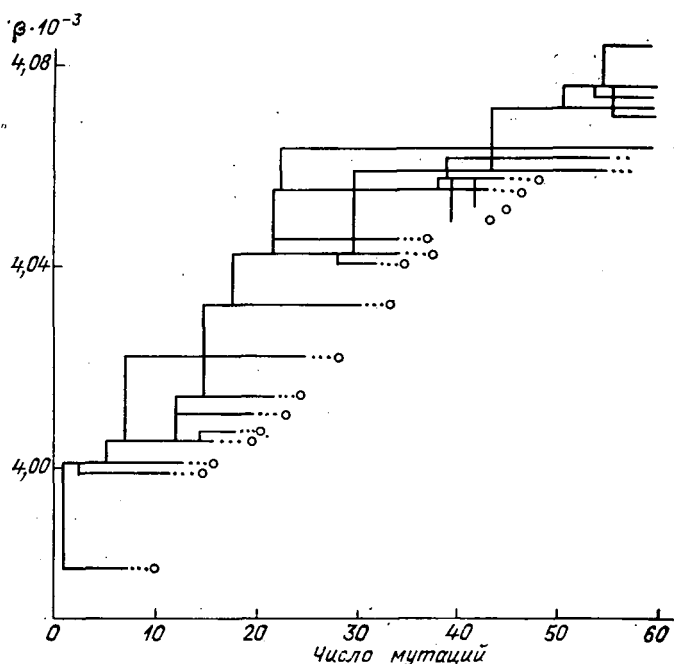


Рис. 5.32. Динамика коэффициента фотосинтеза β у доминирующих в экосистеме форм продуцентов.

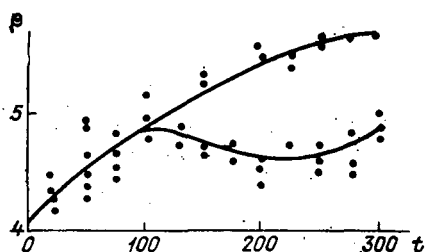


Рис. 5.33. Расщепление экологического коэффициента β в ходе эволюционного процесса (расчет по модели (5.85)).

(поток вычислялся по формуле $P_M = S \sum_{i=1}^{N_1} \beta_i M_{1i}$, где $i = \overline{1, N_1}$).

P_M характеризует скорость круговорота вещества в системе и, таким образом, является характеристикой эффективности использования ресурсов организмами.

Для модельных систем типа «хищник—жертва» без учета насыщения по питанию, наблюдения за общими характеристиками

экосистемы дали несколько неожиданные результаты. Значительный рост эффективности питания у жертв привел к падению концентрации свободного биогена S в среде, при этом первичное поступление элемента в систему (P_M) перестало увеличиваться, несмотря на рост β . Эволюция хищников (рост γ) в свою очередь также способствовала уменьшению суммарной биомассы жертв и как следствие этого — разрушению всей системы. Динамика «первичной» продукции P_M и изменения суммарных биомасс жертв $\sum_{N_1} M_{1i}$ и хищников $\sum_{N_2} M_{2j}$ в замкнутой системе, завершающиеся «катастрофой», показаны на рис. 5.34.

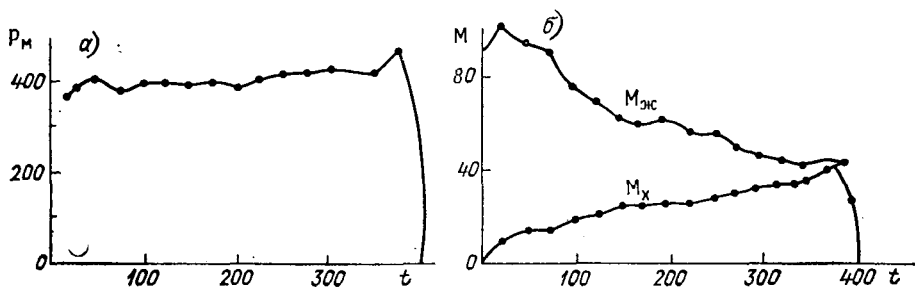


Рис. 5.34. Изменения биомасс трофических уровней «жертв» ($M_{ж}$), «хищников» ($M_{х}$) и первичной продукции (P_M) согласно расчетам по модели (5.85).

Введение в модель ограничений на рост хищников, аналогичных факторам насыщения по питанию, стабилизировало систему — биомассы трофических уровней стали колебаться возле некоторых равновесных уровней, а первичная продукция P_M обнаружила слабую тенденцию к увеличению.

Кроме моделей, в которых исходной структурой являлось трофическая цепочка «хищник—жертва», были рассчитаны также варианты эволюции из одного автотрофного вида, первоначально присутствующего в системе. В этой модели предусматривалась как возможность развития автотрофного питания, так и появление гетеротрофных свойств, т. е. способности к поеданию других видов. Расчеты по большим интервалам времени (порядка 7000 мутаций) показали постепенную стабилизацию общей биомассы системы на уровне, соответствующем почти полному переходу всего запаса биогенного элемента в состав живого вещества, что хорошо соответствует наблюдениям за природными экосистемами. Процесс эволюции в зрелой экосистеме сопровождался также медленным увеличением видового разнообразия, в ходе которого происходило выравнивание распределения биомасс между видами. Динамика общей биомассы живого вещества в системе и изменения видового разнообразия для одного из вариантов численных расчетов показаны на рис. 5.35.

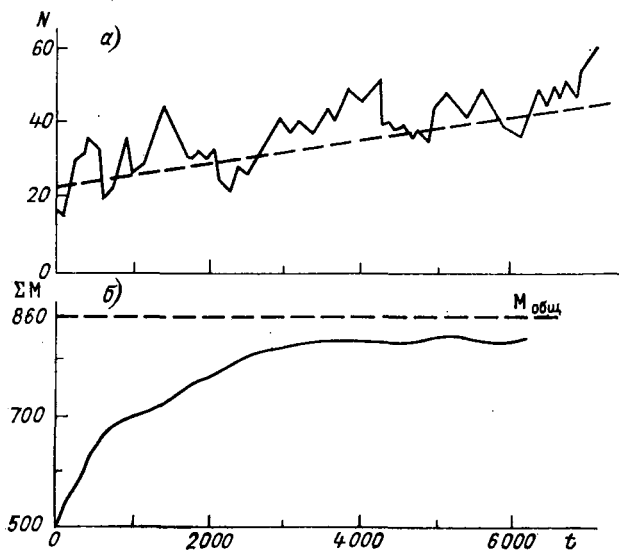


Рис. 5.35. Модель эволюции общего числа видов (а) и суммарной биомассы (б) в замкнутой по веществу модельной экосистеме.

$M_{\text{общ}}$ — общий запас лимитирующего элемента питания в системе.

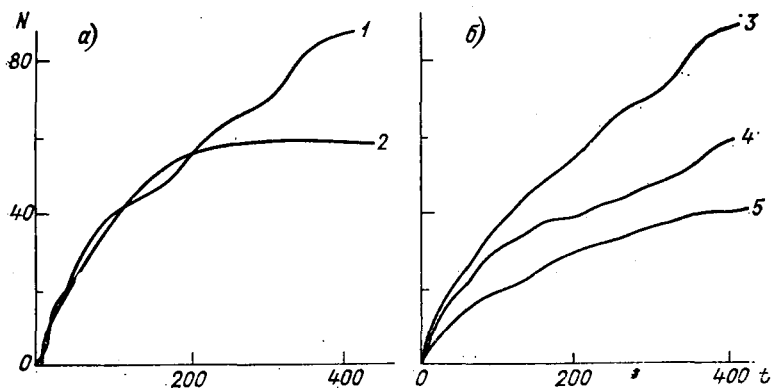


Рис. 5.36. Зависимость числа видов N в модельной экосистеме от амплитуды случайных вариаций экологических коэффициентов $\Delta\beta$ (а) и темпа мутирования T_m (б).

1) $\Delta\beta = 0,1\%$; 2) $\Delta\beta = 1\%$; 3) $T_m = 1$; 4) $T_m = 2$; 5) $T_m = 5$.

Таким образом, численные эксперименты с простейшими моделями эволюции экосистем позволили отобрать модели, достаточно реалистично описывающие основные эволюционные изменения, наблюдаемые в природных биологических сообществах. Следующим важнейшим вопросом является исследование влияния мутагенных факторов на ход эволюционного процесса. Здесь первостепенное значение имеют: установление соотношений между основными параметрами эволюции — темпом мутирования T_m , мутационными сдвигами $\Delta\beta$, $\Delta\gamma$ и результирующей скоростью отбора новых форм; прогнозирование равновесного числа видов на каждом трофическом уровне, а также соотношение чисел видов хищников и жертв.

Действительно, численные расчеты на ЭВМ показали быструю стабилизацию числа видов на каждом трофическом уровне возле некоторых равновесных значений. При этом просматривалась явная зависимость числа видов от размеров мутаций $\Delta\beta$ и $\Delta\gamma$ (рис. 5.36 а), а также от частоты мутирования (рис. 5.36 б). Качественный характер этих зависимостей нетрудно объяснить. Увеличение размеров мутационных сдвигов $\Delta\beta$ и $\Delta\gamma$ способствует обострению конкуренции между видами и более быстрому вытеснению слабых форм, что имеет прямым следствием уменьшение видового разнообразия. Увеличение же частоты мутирования дает обратный эффект — повышение числа видов на трофическом уровне вследствие быстрого появления новых форм.

Можно оценить равновесное количество видов на разных трофических уровнях с помощью следующих простейших рассуждений. Пусть в системе новые виды, принадлежащие к данному трофическому уровню, появляются с частотой c . Тогда за время t появится

$$N = ct \quad (5.86)$$

новых видов. Одновременно с этим часть видов «вымерет», т. е. их биомасса станет меньше критической $M_{кр}$. Уменьшение биомассы новых видов, имеющих неоптимальные значения эколого-физиологических коэффициентов, происходит по экспоненциальному закону

$$M_{cp}(t) = M_{cp}(0) \exp(-at), \quad (5.87)$$

где $M_{cp}(t)$ — значение биомассы мутантной формы с некоторыми усредненными характеристиками в момент времени t ; $M_{cp}(0)$ — средняя начальная биомасса мутантной формы (в модели может быть выбрано фиксированное значение); a — средняя скорость вытеснения неактивных мутантов.

Параметр a зависит от разностей эколого-физиологических коэффициентов данного мутанта и вида с наибольшей скоростью роста. Для хищников a является функцией величины случайных вариаций по коэффициенту выеданий $\Delta\gamma$, для жертв — функцией $\Delta\gamma$ и величины вариаций по коэффициенту фотосинтеза $\Delta\beta$. Возникший вследствие случайных изменений эколого-физиологических характеристик неактивный мутант окажется вымершим через про-

межуток времени Δt , в течение которого его биомасса станет меньше критической. Из (5.87) следует

$$\Delta t = \frac{1}{a} \ln [M_{\text{ср}}(0)/M_{\text{кр}}]. \quad (5.88)$$

Подставляя (5.88) в (5.86), получаем приближенную оценку для среднего числа возможных форм мутантов на трофическом уровне модельной экосистемы:

$$N_{\text{ср}} = (c/a) \ln [M_{\text{ср}}(0)/M_{\text{кр}}]. \quad (5.89)$$

Таким образом, число видов в системе, возникающих в результате случайных вариаций эколого-физиологических коэффициентов, пропорционально частоте мутаций и обратно пропорционально их значению (связанному линейной зависимостью со средней скоростью вытеснения неактивных форм), что соответствует результатам описанных выше численных экспериментов.

Глава 6

ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

6.1. Экспериментальные исследования динамики популяций со сложным жизненным циклом

Математическое описание динамики роста популяции значительно усложняется, если организмы в течение своего развития проходят несколько возрастных стадий, различающихся по морфологическим и эколого-физиологическим характеристикам. Типичными представителями этой группы видов являются насекомые, зоопланктон, земноводные, многие виды рыб. В частности, у насекомых последовательные переходы: яйцо → личинка → куколка → → взрослое насекомое, занимают в общей сложности большую часть жизненного цикла, время жизни взрослого насекомого при этом относительно мало. Скорость роста, спектр питания, среда обитания, смертность и другие физиологические показатели для разных стадий развития одного и того же организма могут быть различными, фактически при анализе такой популяции исследователь имеет дело как бы с несколькими разными видами, взаимосвязанными между собой переходами возрастных групп [40, 152].

При сложной структуре возрастных групп в популяции взаимная согласованность отдельных возрастов обычно не достигается в полной мере, в связи с этим в лабораторных условиях редко удается получить гладкую логистическую кривую роста популяции, более распространенными являются колебания тех или иных возрастных стадий.

Экспериментальные исследования популяций с возрастной структурой обычно проводятся на различных видах насекомых. Типичная схема эксперимента по изучению роста отдельной популяции насекомых может быть продемонстрирована на примере опытов Ллойда, выполненных с мучным хрущачком *Tribolium castaneum* [230]. Культуры жуков (в нескольких повторностях) выращивались в баночках на фиксированном количестве муки, регулярно обновляемой. Еженедельно подсчитывались яйца, куколки, взрослые жуки. Ллойду удалось получить плавную кривую динамики численности взрослых жуков, близкую к логистической (рис. 6.1). Численность взрослых жуков, начиная с 12-й недели опыта, выходила на постоянный уровень, однако количества яиц и личинок колебались с достаточно большой амплитудой. Несмотря на то, что численность взрослых насекомых оставалась неизменной, поддержание равновесия производилось достаточно своеобразным способом — при увеличении скученности яиц личинки и

жуки начинали поедать их, что способствовало сохранению пищевых ресурсов взрослых особей и стабилизировало плодовитость, одновременно предотвращая перенаселение. Таким образом, в системе, кроме действующих с запаздыванием возрастных связей, существовала дополнительная обратная связь без запаздывания (каннибализм), что и привело к стабилизации популяции.

Процессы в популяции насекомых при наличии возрастного запаздывания в саморегуляции численности наиболее ярко были продемонстрированы в классических опытах Никольсона с австралий-

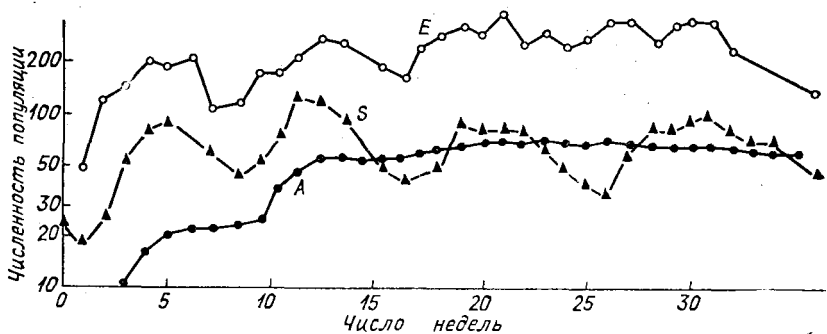


Рис. 6.1. Частичные кривые роста экспериментальной популяции (N) мучного хрущака *Tribolium castaneum*.

E — яйца; S — личинки младшего возраста; A — жуки; потенциальная продуктивность — 10 яиц на 1 самку в сутки [230].

ской зеленой падальной мухой *Lucilia cuprina* Wied., опубликованных в 1950-х годах [40, 264—267].

В экспериментах Никольсона каждая популяция мух содержалась в отдельном садке при постоянной температуре. В популяции присутствовали все возрастные стадии — яйца, личинки, взрослые насекомые (имаго). В качестве корма для взрослых мух использовалась рубленая печень, не потребляемая личинками; личинкам давали мясо, недоступное для взрослых особей, вода и сахар предоставлялись в избытке. В каждой серии опытов задавался ограниченный ежедневный рацион корма для одной из возрастных стадий популяции (остальные возрастные группы не испытывали недостатка в корме). Во всех вариантах опытов Никольсон наблюдал сильные колебания численности взрослых мух с амплитудой от 10^2 до 10^4 особей на садок, результаты одного из экспериментов представлены на рис. 6.2. Колебания продолжались в течение всего времени наблюдений (около 1,5 лет).

Причина возникновения колебаний достаточно проста. Наблюдалось, что значительная генерация яиц происходит, только если популяция взрослых мух очень мала. Действительно, поскольку ежедневный рацион пищи для всей популяции постоянен, при большой численности мух каждая особь получает недостаточно протеина с пищей, чтобы обеспечить формирование яиц. С момента

откладки яиц малочисленной популяцией мух до появления новых мух (имаго) проходит около двух недель, все это время взрослые мухи, не испытывая недостатка в пище, откладывают много яиц. После этого начинается период массового появления имаго нового поколения, создается чрезмерная плотность популяции, при которой репродуктивная способность резко падает. Новая генерация мух оказывается малочисленной, откладывает много яиц, и далее цикл повторяется. Таким образом, колебания возникают как следствие задержки во времени между стимулом и реакцией. Средний размер популяции при этом остается постоянным и соответствует

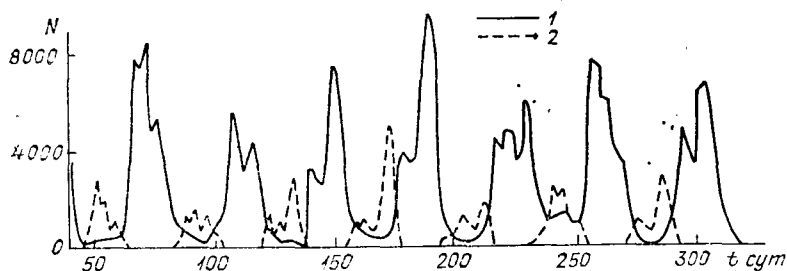


Рис. 6.2. Колебания численности (N) популяции мух *Lucilia cuprina* при лимитировании пищи взрослых особей (один из экспериментов Никольсона [265, 266]).

1 — численность взрослых мух в садке; 2 — число яиц (сдвиг на два дня вперед, что соответствует времени развития яиц после потребления самкой достаточного количества пищи).

уровню лимитирующего ресурса питания. Колебания численности не являются строго периодическими и имеют значительную случайную составляющую.

Долговременные тщательные наблюдения за динамикой самоподдерживающихся популяций водных организмов были выполнены в 1950-х годах Л. В. Слободкиным на примере дафнии *Daphnia obtusa* Kurz (водяная блоха) [299, 300]. Наблюдения Слободкина до сих пор являются наиболее продолжительными лабораторными наблюдениями планктонных ракообразных рода *Cladocera*. Дафния оказалась более удобным объектом для экспериментального изучения динамики популяций, чем мухи или жуки. Жизненный цикл дафний составляет 20—30 дней, пол особей можно игнорировать, так как популяция практически состоит из одних самок. Самки дафний живородящие, стадии свободных яиц и личинок отсутствуют. При однородном распределении пищи в водной среде распределение особей также однородно в то время как для популяций наземных насекомых в опытах наблюдались сложные пространственные эффекты. Таким образом единственный фактор запаздывания в популяциях дафний — задержка в реакции между количеством пищи получаемым каждой особью во время ее роста и последующей плодовитостью.

Постановка экспериментов Слободкина в теоретическом плане близка к экспериментам Никольсона. Каждой экспериментальной популяции предоставлялась баночка емкостью 50 мл с фильтрованной прудовой водой. В опытах использовались дафнии, полученные от одной самки. Опыт начинался с двух самок, одна из которых имела три-четыре яйца в выводковой сумке, другая не имела яиц. Пищей для дафний служили микроводоросли *Chlamydomonas moewusii Gerloff*. Раз в двое суток все популяции пересаживали в новые баночки с чистой водой, после чего вносили фиксированный рацион водорослей. Поддерживалось несколько серий опытов с разным количеством питания. Эксперименты были начаты при температуре 18—20 °С, однако начиная с 85 дня температура была понижена до 14 °С. Во время пересаживания в каждой банке производился тотальный подсчет дафний с разделением на три размера, два пола, семь репродуктивных категорий.

Слободкиным были получены незатухающие осцилляции численности дафний в каждом экспериментальном сосуде, наблюдавшиеся в течение многих поколений, в общей сложности около года. Подробные результаты по каждой серии опытов приведены в большой статье [299]. На рис. 6.3 показаны колебания в двух типичных популяциях, отличающихся приблизительно в два раза по уровню питания. Для каждой популяции изображены: общее число особей, число взрослых самок, число фертильных самок, среднее число яиц на одну самку и число самцов. Как видно из рис. 6.3, динамика популяций дафний представляет собой явно выраженные стохастические колебания, аналогичные колебаниям в экспериментах Никольсона.

Причины, приводящие к возникновению незатухающих колебаний, кратко можно описать следующим образом. Первоначальная популяция, состоящая из малого числа взрослых особей, имеет высокую репродуктивную способность и быстро создает большую популяцию, способную уничтожить все запасы пищи. На вершине пика большую часть популяции составляют мелкие особи, которые достаточно быстро растут, однако не имеют достаточно пищи для размножения, и распределение по размерам в популяции постепенно сдвигается в сторону более крупных особей. Так продолжается до тех пор, пока часть взрослых особей не начнет отмирать. Вновь начинается размножение, причем появившиеся мелкие особи вначале потребляют немного пищи и размножение продолжается, хотя общая численность уже превышает ресурс питания. Далее цикл повторяется.

Слободкину удалось показать зависимость динамического режима существования популяции от условий внешней среды. Так, в начале экспериментов при температуре 18—20 °С, большинство экспериментальных популяций после первоначальной вспышки численности выходило на равновесный режим, в котором величина популяции соответствовала уровню питания. После понижения температуры равновесие самопроизвольно сменилось колебательным режимом. Аналогичные смены динамических режимов в по-

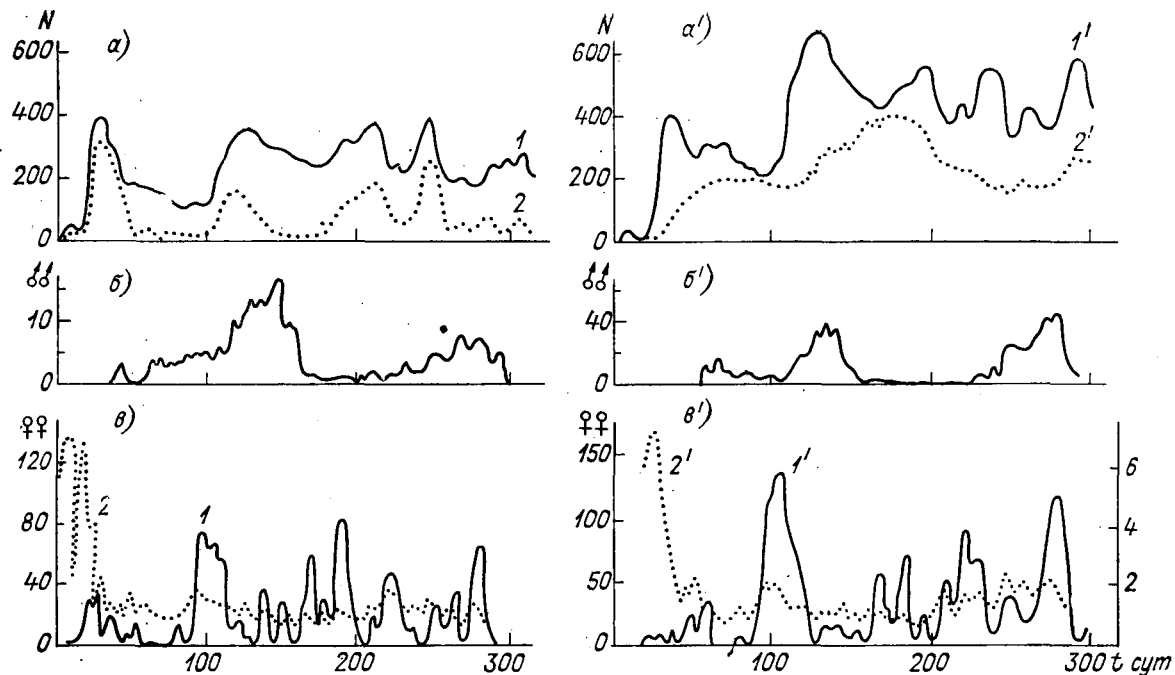


Рис. 6.3. Динамика популяций дафний (*Daphnia obtusa*) в двух экспериментах Слободкина С2 (а–в) и С4 (а'–в') [299], различающихся вдвое по объему рациона.

а, а' — общее число особей в популяции (1, 1') и число взрослых особей (2, 2'); б, б' — число самцов; в, в' — общее число фертильных самок (1, 1') и среднее число яиц на одну фертильную самку (2, 2').

пуляциях дафний при изменении температуры наблюдались также Праттом [284].

Исследования Слободкина, уникальные по продолжительности и тщательности исполнения, подтверждают общие теоретические представления о динамике численности в популяции с запаздыванием. К сожалению, опыты Слободкина менее известны, чем эксперименты Никольсона, и не подвергались тщательному математическому исследованию.

6.2. Простейшие модели популяции с учетом запаздывания

Причины, вызывающие запаздывающую реакцию популяции на изменение ее численности, могут быть достаточно разнообразны и связаны не только со временем развития особей, но и с дискретностью сезонов размножения, запаздывающим действием лимитирующих факторов среды и т. д.

Первую попытку учета запаздывания в модели популяции сделал Хатчинсон в 1948 г., преобразовав уравнение логистического роста (2.2) следующим образом [210]:

$$\frac{dN}{dt} = r \left[1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right] N(t), \quad (6.1)$$

где τ — время задержки.

Уравнение Хатчинсона отражает простейшую ситуацию, когда имеет место локализованное запаздывание. Более реалистичен случай распределенного запаздывания, связанного с распределением характеристик особей по возрастам.

Запишем базовые уравнения динамики популяции с возрастной структурой, аналогичные простейшему уравнению роста:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) N,$$

где b — коэффициент рождаемости, d — коэффициент смертности.

Предположим, что распределение по возрастам внутри популяции зависит только от времени t и хронологического возраста a с момента рождения. Введем функцию плотности распределения популяции по возрастам $n(a, t)$.

Общая численность популяции будет равна

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(a, t) da. \quad (6.2)$$

Записывая баланс числа особей в популяции с учетом смертности $\mu(a, t)$, имеем

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} \frac{da}{dt} = -\mu(a, t) n.$$

Поскольку $da/dt = 1$, уравнение роста приобретает вид

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\mu(a, t)n. \quad (6.3)$$

Уравнение (6.3) называется уравнением Ферстера, по имени биолога, впервые применившего его для описания клеточных популяций. Подробный вывод уравнения (6.3) приведен в работах [191, 298].

Граничное условие для (6.3) — уравнение общей рождаемости в момент времени t :

$$B(t) = n(0, t) = \int_a^{\alpha+\gamma} m(a', t)n(a', t)da', \quad (6.4)$$

где $m(a', t)$ — функция возраст-специфической рождаемости.

Проследим внутреннюю связь возрастного уравнения с ранее использовавшимися уравнениями динамики популяции. В частности, логистическое уравнение (2.2) можно получить из возрастного уравнения Ферстера (6.3), (6.4) путем интегрирования по всем возрастам. После интегрирования получим

$$\frac{dN(t)}{dt} = n(0, t) - \int_0^{\infty} \mu(a, t)n(a, t)da, \quad (6.5)$$

где $N(t)$ — общее число особей; $n(0, t)$ — общее число рождений:

$$n(0, t) = \int_0^{\infty} m(a, t)n(a, t)da.$$

Если скорость рождения постоянна; т. е. $m(a, t) = b = \text{const}$, то

$$n(0, t) = bN(t). \quad (6.6)$$

Если, кроме того, смертность зависит от общей численности популяции

$$\mu(a, t) = d + \frac{r_0}{K}N(t), \quad (6.7)$$

где d — естественная скорость смертности, то уравнение (6.5) превращается в логистическое уравнение

$$\frac{dN}{dt} = r_0N(t) \left[1 - \frac{N(t)}{K} \right],$$

где K — равновесный размер популяции; $r_0 = b - d$ — собственная скорость прироста.

Таким образом, логистическое уравнение есть лишь частный случай возрастного уравнения, когда скорости рождения и смертность не зависят от возраста. Кроме того, при увеличении плотности скорость рождений считается постоянной, а смертность растет

равномерно во всех возрастных группах. Чрезмерная упрощенность последнего предположения была, в частности, показана Франком в опытах с дафниями [192].

Если предположить, что смертность когорты особей одного возраста зависит от их предшествующего питания, т. е. от числа особей, конкурирующих за пищу в более ранний период времени, то смертность можно записать в виде

$$\mu = d + \frac{b-d}{K} N(t - \tau). \quad (6.8)$$

Подставляя (6.8) в уравнение (6.5) получим уже не логистическое уравнение, а уравнение Хатчинсона (6.1).

Уравнение Хатчинсона также является упрощенным вариантом возрастного уравнения с сосредоточенным запаздыванием между поколениями. Уравнения Хатчинсона и логистическое могут использоваться при моделировании, если нет необходимости учета возрастной структуры.

На практике учет возрастной структуры популяции осуществляется путем дискретизации уравнений (6.3), (6.4) на конечное число возрастных групп интегрированием по возрастам.

Пусть имеется $(m + 1)$ возрастных классов $0; 1; 2; \dots, m$ с интервалом τ между соседними возрастными классами. Если $f_{i,t}$ — число особей в классе i в момент t ; $P_{i,t}$ — часть популяции, которая переходит в возрастной класс $(i + 1)$ в момент $t + \tau$, тогда

$$\begin{aligned} \vec{f}_{i,t+\tau} &= P_{i-1,t} f_{i-1,t} \\ (i &= 1, \dots, m). \end{aligned} \quad (6.9)$$

Если $\beta_{i,t}$ — средняя плодовитость особи i -го возрастного класса в момент t , тогда число особей нулевого возраста в момент $t + \tau$ будет равно

$$f_{0,t+\tau} = \sum_{i=0}^m \beta_{i,t} f_{i,t}. \quad (6.10)$$

Объединение (6.9) и (6.10) дает матричное уравнение

$$\vec{f}_{t+\tau} = \vec{A}_t \vec{f}_t, \quad (6.11)$$

где

$$\vec{f}_t = \begin{bmatrix} f_{0,t} \\ f_{1,t} \\ \vdots \\ f_{m,t} \end{bmatrix}, \quad \vec{A}_t = \begin{bmatrix} \beta_{0,t} & \beta_{1,t} & \beta_{2,t} & \dots & \beta_{m,t} \\ P_{0,t} & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_{1,t} & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{m-1,t} \end{bmatrix}.$$

В простейшем случае, когда рост популяции происходит в постоян-

ной среде и не зависит от плотности, матрица \vec{A} не изменяется со временем, и повторное применение уравнения (6.10) дает

$$\vec{f}_t = \vec{A}^k f_0, \quad (6.12)$$

где $k = t/\tau$.

Результирующее матричное уравнение называется моделью Лесли [225] и широко применяется при моделировании популяций рыб. Его свойства подробно описаны в работах [130, 242, 243].

При моделировании популяций насекомых часто используется более грубое приближение — предполагается, что генерации не перекрываются: популяция размножается в конце жизни, после чего особи предыдущего поколения отмирают. Тогда уравнение (6.3) можно дискретизировать в единицах времени одной генерации, интегрируя по возрастам и применяя теорему о среднем:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \int_0^{\infty} m(a, t, \cdot) n(a, t) da - \int_0^{\infty} \mu(a, t, \cdot) n(a, t) da = \\ &= \bar{m}(t, \cdot) \tilde{N}(t) - \bar{\mu}(t, \cdot) N(t), \end{aligned} \quad (6.13)$$

где $\tilde{N}(t) = \int_{\alpha}^{\alpha+\gamma} n(a, t) da$ — особи репродуктивного возраста.

Точка (\cdot) обозначает другие функциональные воздействия на рождаемость и смертность. Уравнение (6.13) дискретизируется в единицах времени генерации, приобретая вид

$$N_{t+1} = f(t, \cdot) N_t, \quad (6.14)$$

где $f(t, \cdot)$ суммирует репродуктивность и смертность в популяции. Модели этой серии широко используются в энтомологической литературе, несмотря на жесткие предположения о стабильном распределении по возрастам $n(a, t) = n(a) \eta(t)$, или о периодичности стационарного состояния $n(a, t) = n(a, t + T)$.

Опыт сравнения моделей динамики популяций с экспериментальными данными показал, что часто необходимо характеризовать особей в популяции не только возрастом, но и такими физиологическими характеристиками, как масса, длина, химический состав особей. В этом случае уравнение (6.3) может быть записано в более общем виде:

$$\frac{\partial n(t, \xi)}{\partial t} + \sum_i \frac{\partial}{\partial \xi_i} [g_i(t, \xi) n(t, \xi)] = -\mu(t, \xi) n(t, \xi), \quad (6.15)$$

или

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \nabla(gn) = -\mu n,$$

где ξ_i — физиологический показатель (возраст, длина тела, вес и т. д.); $g_i(t, \xi) = d\xi_i/dt$ — скорость роста для показателя ξ_i .

6.3. Динамические режимы в моделях популяций с запаздыванием

Динамические свойства модельных экосистем с запаздыванием легко проанализировать на примере уравнения Хатчинсона (6.1). Это уравнение, так же, как логистическое (2.2), имеет точку не-тривиального равновесия $N^* = K$.

Для определения устойчивости стационарной точки производится стандартная замена

$$N(t) = N^* [1 + x(t)]$$

и нормировка времени $t' = ht$. Уравнение Хатчинсона (6.1) приводится к стандартному виду

$$\dot{x}(t) + rh[x(t-1) + x(t)x(t-1)] = 0, \quad (6.16)$$

где новое время также обозначено t ; $x(t)$ — отклонение от равновесия.

После линеаризации получаем

$$\dot{x}(t) + rhx(t-1) = 0. \quad (6.17)$$

Характеристическое уравнение для (6.17) имеет вид

$$\lambda e^\lambda + rh = 0. \quad (6.18)$$

При $0 < rh < \pi/2$ все корни имеют отрицательную действительную часть, что соответствует устойчивости положения равновесия N^* , при $rh = \pi/2$ характеристическое уравнение имеет чисто мнимые корни $\lambda = \pm i\pi/2$, т. е. возникает колебательный режим.

Устойчивость состояния равновесия, таким образом, будет достигаться для популяций с малым r (коэффициентом естественного прироста) и малым h (коротким жизненным циклом). Наибольший интерес представляют колебательные режимы уравнения Хатчинсона (6.1). Для их изучения положим $rh = \pi/2 + \varepsilon$ (ε — малая положительная величина). Ю. С. Колесовым был предложен конструктивный алгоритм построения колебательного решения в виде разложения по степеням некоторой условной переменной ξ , по которой раскладываются все реальные переменные, в том числе и малый параметр ε [76].

Положим

$$\begin{aligned} x(\tau, \xi) &= \xi \cos \frac{\pi}{2} \tau + \xi^2 x_2(\tau) + \xi^3 x_3(\tau) + \dots, \\ \varepsilon(\xi) &= b_2 \xi^2 + b_4 \xi^4 + \dots, \\ c(\xi) &= c_2 \xi^2 + c_4 \xi^4 + \dots \end{aligned} \quad (6.19)$$

Выполним в уравнении (6.17) замену $t = (1 + c)\tau$ ($|c| < 1$) и заменим x , ε , c на выражения (6.19). После этого выделим и приравняем нулю коэффициенты при степенях ξ^2 и ξ^3 соответственно.

В результате получим следующие дифференциальные уравнения для $x_2(\tau)$ и $x_3(\tau)$:

$$\begin{aligned} \dot{x}_2(\tau) + \frac{\pi}{2} x_2(\tau - 1) + \frac{\pi}{4} \sin \pi \tau &= 0, \\ \dot{x}_3(\tau) + \frac{\pi}{2} x_3(\tau - 1) + \left(b_2 + \frac{\pi}{2} c_2\right) \sin \frac{\pi}{2} \tau + \\ + \frac{\pi^2}{4} c_2 \cos \frac{\pi}{2} \tau + \frac{\pi}{2} x_2(\tau) \sin \frac{\pi}{2} \tau + \frac{\pi}{2} x_2(\tau - 1) \cos \frac{\pi}{2} \tau &= 0. \end{aligned} \quad (6.20)$$

Решение уравнения для $x_2(\tau)$ имеет вид

$$x_2(\tau) = \frac{1}{10} (\sin \pi \tau + 2 \cos \pi \tau). \quad (6.21)$$

Используя формулу (6.21) и условие разрешимости уравнения (6.20) в классе тригонометрических многочленов, получаем, что

$$c_2 = \frac{1}{10\pi}, \quad b_2 = \frac{3\pi - 2}{40}.$$

Как показано в [76], уравнение (6.16) имеет при $\varepsilon > 0$, $b_2 > 0$ единственное (с точностью до сдвигов по времени) устойчивое периодическое решение. Тем самым, при $rh > \pi/2$ и уравнение (6.1) имеет периодическое решение.

Приближенное представление решения уравнения Хатчинсона (6.1) приобретает вид

$$\begin{aligned} N(t) \approx K \left[1 + 2,32 \sqrt{rh - 1,57} \cos \frac{\pi}{2} \tau + \right. \\ \left. + 0,54 (rh - 1,57) (\sin \pi \tau + 2 \cos \pi \tau) \right], \end{aligned} \quad (6.22)$$

где

$$\tau = \frac{t}{h [1 + 0,17 (rh - 1,57)]}.$$

Подставив экспериментальные значения параметров размножения и задержек, можно провести сравнение динамики экспериментальной популяции с моделью Хатчинсона. Например, для опытов Никольсона с популяциями мух *Lucilia cuprina* можно принять следующие параметры модели:

$$rh = 1,8, \quad h = 9, \quad K = 3,8.$$

Численность популяции мух $N(t)$ будет иметь вид периодической функции

$$N(t) = 3,8 [1 + 1,11 \cos 0,17t + 0,12 (\sin 0,34t + 2 \cos 0,34t)],$$

график которой достаточно хорошо соответствует экспериментальным данным (рис. 6.4).

Таким образом, характерным свойством популяций с запаздыванием являются колебания достаточно сложной структуры.

Сопоставим поведение модели Хатчинсона со свойствами общего возрастного уравнения (6.3) с граничным условием (6.4).

Случай, когда функции смертности и рождаемости (μ , m) не зависят от времени, исследован достаточно подробно [165]. Возрастное уравнение (6.3) решается методом характеристик, его решение можно сразу записать в виде

$$n(a, t) = \begin{cases} n(0, t-a) \exp \left[- \int_0^t \mu(\eta, \eta+a-t) d\eta \right], & a > t, \\ n(t-a, 0) \exp \left[- \int_0^a \mu(t-a+\xi, \xi) d\xi \right], & a < t. \end{cases} \quad (6.23)$$

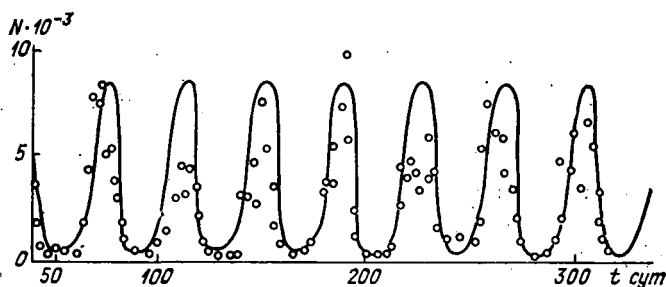


Рис. 6.4. Сравнение одного из экспериментов Никольсона с моделью Хатчинсона (6.1) на основе приближенного представления решения в виде периодической функции [76].

$$N(t) = 3,8(1,0 + 1,11 \cos 0,17t + 0,12 (\sin 0,34t + 2 \cos 0,34t)).$$

Если в (6.23) учесть граничное условие (6.4), результирующее интегральное уравнение для скорости рождения $B(t)$ приобретает вид

$$B(t) = \int_a^{\alpha+\gamma} \Phi(a) B(t-a) da, \quad (6.24)$$

где

$$\Phi(a) = m(a) \exp \left[- \int_0^a \mu(\xi) d\xi \right].$$

Интегральное граничное условие (6.24) формирует распределенную положительную обратную связь. Применив преобразование

Лапласа $n^*(a, s) = \int_0^{\infty} n(a, t) e^{-st} dt$ к уравнениям (6.2) и (6.3) и

решив их, получим

$$n^*(a, s) = \sigma(a) \exp(-sa) \times \prod_0^{\infty} \exp(s\xi) \frac{n(\xi, 0)}{\sigma(\xi)} \left/ \left(1 - \int_0^{\infty} \exp(-\xi s) \Phi(\xi) d\xi \right) \right., \quad (6.25)$$

где $\sigma(a) = \exp\left(-\int_0^a \mu(a) da\right)$ — вероятность доживания до возраста a .

Интегрируя по всем возрастам, можно переписать уравнение (6.25) в виде

$$\frac{N^*(s)}{\Sigma^*(s)} = \frac{\sigma^*(s)}{1 - \Phi^*(s)}, \quad (6.26)$$

где

$$\Sigma^*(0) \equiv \int_0^{\infty} \exp(-s\xi) \frac{n_0(\xi)}{\sigma(\xi)} d\xi.$$

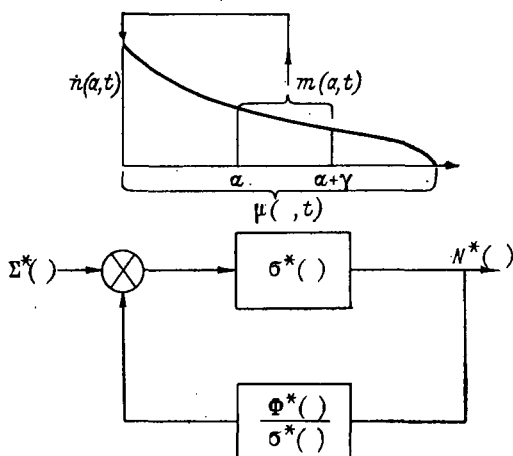


Рис. 6.5. Представление популяции с возрастной структурой в виде системы с положительной обратной связью.

Уравнение (6.26) соответствует системе с положительной обратной связью (рис. 6.5). Система такого типа будет явно неустойчивой, если только затухание, вносимое смертностью, не будет достаточно большим. Для популяций это тонкое свойство, так как положительная связь осуществляется с запаздыванием, равным времени достижения репродуктивного возраста. Неустойчивость системы такого типа в среде с ограниченными ресурсами, естественно, приводит к возникновению и поддержанию колебаний численности популяции.

Наиболее интересный результат для одиночной популяции с возрастной структурой состоит в том, что возрастное распределение асимптотически приближается к стабильному профилю при условии, что скорости рождения и смертности зависят только от возраста и времени ($\mu = \mu(a, t)$; $m = m(a, t)$).

Этот результат можно получить, рассмотрев устойчивость формального положения равновесия системы (6.3), (6.4). Равновесное (не зависящее от времени) распределение по возрастам задается формулой [117, 272]

$$\bar{n}(a) = \bar{n}(0) \exp \left[- \int_0^a \mu(a) da \right], \quad (6.27)$$

где

$$\bar{n}(0) = \int_a^{a+\gamma} \bar{m}(a) \bar{n}(a) da.$$

Хотя равновесное состояние (6.27) никогда не достигается, это удобное положение, относительно которого можно сделать линейный анализ.

Определим нормализованное отклонение

$$x(a, t) = \frac{n(a, t) - \bar{n}(a)}{\bar{n}(0)} \quad (6.28)$$

и нормализованное возмущение для смертности

$$u_1(t) = \frac{-\bar{\mu} + \mu(t)}{\bar{n}(0)}.$$

Линеаризованное уравнение для отклонений имеет вид

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial a} = -\bar{\mu}x - \bar{n}(a)u_1(t), \quad (6.29)$$

где $u_1(t)$ — возмущение смертности за счет внешних сил. Линеаризуя граничное условие, вводя отклонение для рождаемости $\delta m(a, t) = m(a, t) - \bar{m}(a)$, получим

$$x(0, t) = \int_a^{a+\gamma} \bar{m}(a) x(a, t) da + u_2(t), \quad (6.30)$$

где $u_2(t) = \int_a^{a+\gamma} \delta m(a, t) \frac{\bar{n}(a)}{\bar{n}(0)} da$ — вклад в рождаемость извне.

Можно определить среднюю скорость рождения b через «окно» размножения $[a, a + \gamma]$ из уравнения (6.27)

$$b = \frac{\bar{\mu}}{\exp(-\bar{\mu}a) [1 - \exp(-\bar{\mu}\gamma)]}. \quad (6.31)$$

Выполнив преобразование Лапласа для уравнения (6.29) и решая его относительно общего отклонения популяции от равновесного возрастного распределения, получим

$$Y(s) = \int_0^{\infty} x^*(a, s) da = \frac{1}{s + \bar{\mu}} \frac{u_1(s)}{1 - \frac{\bar{\mu}}{\bar{\mu} + s} \frac{\{1 - \exp[-(\bar{\mu} + s)\gamma]\} e^{-s\alpha}}{1 - \exp(-\bar{\mu}\gamma)}} + \frac{u_2(s)}{\bar{\mu}s}, \quad (6.32)$$

где $x^*(a, s)$ — преобразование Лапласа от $x(a, t)$. При отсутствии внешнего воздействия ($u_1 = 0, u_2 = 0$), $Y(s) = 0$, т. е. в системе устанавливается равновесное распределение по возрастам.

Последствия внешнего периодического воздействия на рождаемость можно оценить, рассмотрев функцию отклика. В простейшем случае, когда все рождения приходятся на один возраст

$$m(a) = b\delta(a - a), \quad \gamma \rightarrow 0,$$

функция отклика имеет вид

$$G(i\omega) = \frac{Y(i\omega)}{U(i\omega)} = \frac{1}{s + \bar{\mu}} \frac{1}{1 - \exp(-sa)}. \quad (6.33)$$

Очевидно, что система дает резонанс при $\omega = n\pi/a$ ($n = 1, 2, \dots$), т. е. когда u_1 кратно возрастному запаздыванию. Для $\gamma \neq 0$ эти резонансы конечны.

Периодическое воздействие на скорость смертности $u_2(s)/\bar{\mu}s$ не дает резонанса, так как действует не специфично по возрастам. В общем случае любое возраст-специфическое воздействие на скорость рождения или смертности возбуждает бегущие волны в возрастном профиле популяции и колебания ее численности. Возмущения скорости рождения или смертности могут возникать в популяции даже без внешнего воздействия. Так, недостаточное питание особи на ранней стадии развития может изменить ее репродуктивный потенциал позже:

$$\begin{aligned} \mu &= \mu \left(a, t, N, \int_{-\infty}^t f(t - \tau) d\tau \right), \\ b &= b \left(a, t, N, \int_{-\infty}^t g(t - \tau) d\tau \right), \end{aligned}$$

где $f(\cdot)$ и $g(\cdot)$ содержат историю жизни когорты одного возраста.

Таким образом, рассмотрение моделей популяций с запаздыванием показало, что их характерным свойством является неустойчивость равновесного состояния и наличие колебаний. В простейших случаях эти колебания можно аппроксимировать периодическими решениями, однако экспериментальные данные свидетельствуют о том, что популяционная динамика в системах с запаздыванием в значительной мере стохастична, как это видно, например, из рис. 6.6, где представлен спектр одного из экспериментов Никольсона.

Отражают ли рассмотренные выше модели популяций с запаздыванием стохастичность поведения реальных систем? Этот вопрос можно проанализировать на примере простейшего разностного уравнения с запаздыванием — аналога логистического уравнения [245, 246]:

$$X_{t+1} = rX_t(1 - X_t), \quad 0 < r < 4. \quad (6.34)$$

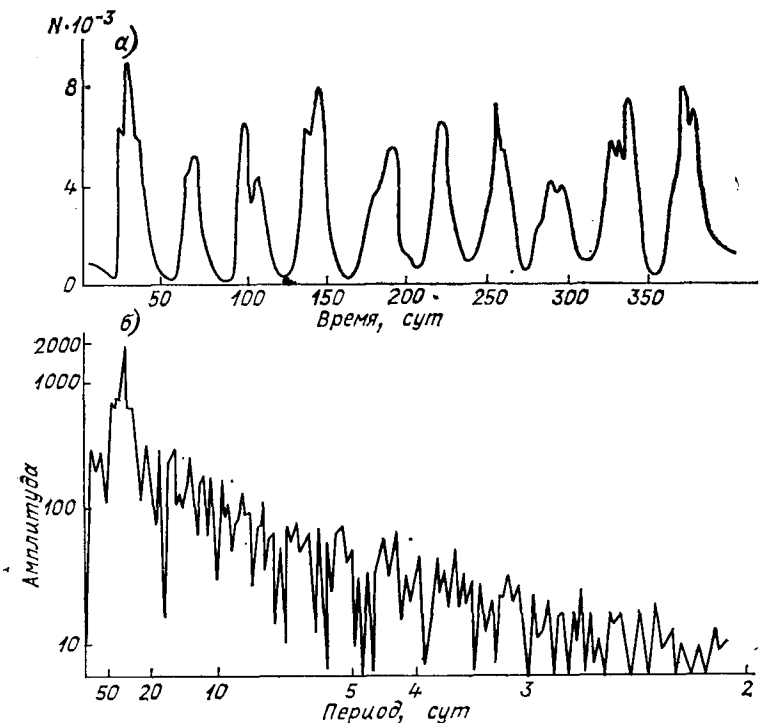


Рис. 6.6. Эксперимент Никольсона с популяциями мух *Lucilia cuprina* (N L97, садок 1) и его спектр.

а — динамика популяции взрослых мух при лимитировании ресурсом питания; б — Фурье-анализ эксперимента, показывающий наличие периодических гармоник временного ряда. Виден период в 30 сут, однако все остальные частоты распределены равномерно — спектр соответствует стохастическим колебаниям [271].

Параметр r ограничен в интервале $(0,4)$ так, чтобы обеспечить положительность X_t при всех t . При фиксированном значении r численность популяции X_{t+1} может быть рассчитана последовательным отображением $F(\cdot) = rX_t(1 - X_t)$ на прямую $X_{t+1} = X_t$.

На рис. 6.7 показано графическое решение уравнения (6.34) для четырех значений параметра r . При $0 < r < 1$ единственное решение уравнения $X_t = 0$. Устойчивость этого решения определяется значением производной $F'(X)$ в точке $X = 0$:

$$\lambda(r) = r(1 - 2X)|_{X=0} = r.$$

Если $F'(0) = r < 1$, тогда $|F(X)| < r|X|$ и X_t стремится к нулю экспоненциально при $t \rightarrow \infty$, т. е. популяция вымирает. Если r становится больше 1, появляется второе решение уравнения (6.34) $\bar{X} = 1 - 1/r$, устойчивость определяется производной $F'(X)$ ($\lambda(r) = 2 - r$) и \bar{X} устойчиво при $|\lambda(r)| < 1$, т. е. при $r < 3$. При $r < 2$ \bar{X} — устойчивый узел, при $2 < r < 3$ решение становится устойчи-

вым фокусом, при $r > 3$ решение становится неустойчивым и траектории уходят от \bar{X} .

Чтобы определить, как пройдет траектория при возникновении неустойчивости \bar{X} , определим вторую итерацию $F^{(2)}(\cdot)$, т.е.

$$F \cdot F(\cdot) \equiv F^{(2)}(\cdot) = 9X - 36X^2 + 54X^3 - 27X^4.$$

График $F^{(2)}(\cdot)$ в координатах (X_{t+2}, X_t) показан на рис. 6.8 а для $r = 3$.

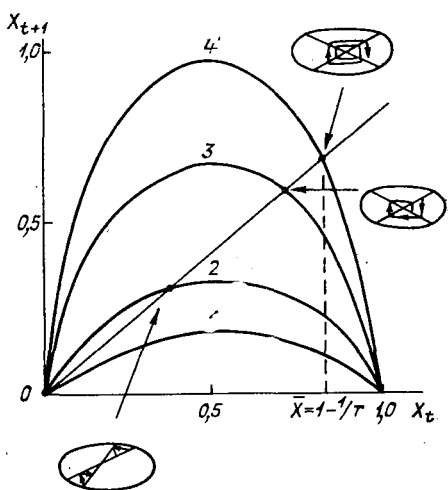


Рис. 6.7. Графическое изображение решения уравнения $X_{t+1} = rX_t(1 - X_t)$ для четырех значений параметра r .

1) $0 < r < 1$ — популяция вымирает; 2) $1 < r < 2$; 3) $2 < r < 3$ — популяция выходит на постоянный уровень численности; 4) $3 < r < 4$ — колебания.

Поскольку $F^{(2)'}(2/3) = 1$; $F^{(2)''}(2/3) = 1$; $F^{(2)'''}(2/3) = 1$, график $F^{(2)}(\cdot)$ касается прямой, проходящей под углом 45° (см. рис. 6.8 а). При $r > 3$, $F^{(2)}(\cdot)$ пересекает 45° прямую в трех точках (см. рис. 6.8 б). Первоначальное решение \bar{X} разделяется на два реше-

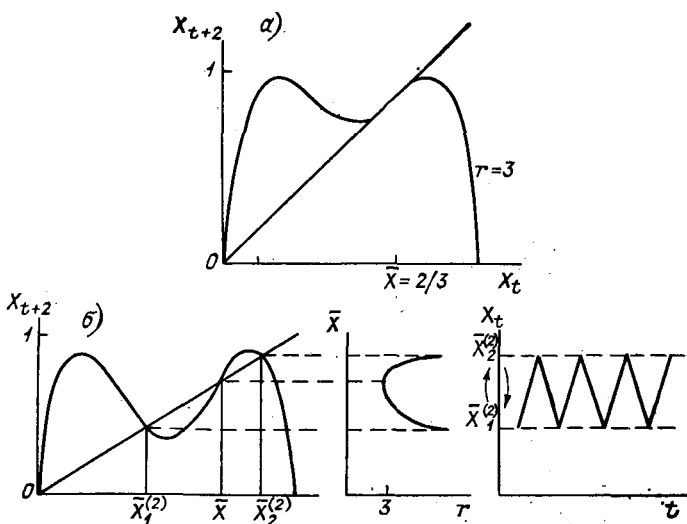


Рис. 6.8. Графическое изображение второй итерации уравнения $X_{t+1} = rX_t(1 - X_t)$.

а) при $r = 3$ $F^{(2)}(\cdot)$ касается прямой 45° ; б) при $r > 3$ $F^{(2)}(\cdot)$ пересекает прямую в трех точках и первоначальное решение разделяется на две точки с периодом два.

ния с периодом 2, а сам \bar{X} становится неустойчивым. Точки с периодом 2 — это два решения $F^{(2)}(X)$: $F^{(2)}(\bar{X}_i^{(2)}) = \bar{X}_i^{(2)}$; $i = 1, 2$. Эти решения устойчивы до тех пор, пока $|\lambda_i^{(2)}(r)| < 1$. По правилу цепи $\lambda_i^{(2)}(r) = F'(X_1^{(2)})F'(X_2^{(2)})$, так что критерий устойчивости цикла с периодом два — $\lambda^2(r) < 1$, т. е. периодические орбиты $\{X_1^{(2)}, X_2^{(2)}\}$ устойчивы, когда произведение наклонов $F(\cdot)$ в точках $X_1^{(2)}$. $X_2^{(2)}$ имеет абсолютное значение меньше единицы. При дальнейшем увеличении параметра r в уравнении (6.34) появляются циклы длиной 4; 8; ..., 2^k .

Отметим, что если $F(\cdot)$ имел один максимум, то вторая итерация $F^2(\cdot)$ имеет уже три особые точки и два горба. При дальнейших итерациях $F^n(\cdot)$ число горбов и впадин увеличивается. При значениях r , больших некоторого r^* , отдельные впадины становятся достаточно глубокими, касаются прямой 45° и порождают новые периодические точки с периодом, отличным от 2^n . Эти «касательные» бифуркации соответствуют собственному значению 1, а не -1 , как для двухточечных бифуркационных «вилок», которые предшествовали им. При $r < r^*$ каждая траектория асимптотически стремится либо к фиксированной точке, либо к периодической орбите. При $r > r^*$ картина меняется. Траектории начинают блуждать аперiodически, не приближаясь ни к равновесной точке, ни к периодической траектории. В работе [200] показано, что существует значение $r = r^*$ при котором появляется орбита с периодом 3 и собственным значением 1. Более того, было показано, что наличие орбиты с периодом 3 гарантирует существование орбит с любыми периодами, а также аперiodических орбит. Таким образом, поведение уравнения (6.34) с ростом параметра r изменяется от устойчивого равновесия до стохастического режима, как показано на рис. 6.9.

Математический анализ стохастических режимов для возрастных уравнений (6.3), (6.4) оказывается крайне сложным, в связи с этим исследования проводятся на ЭВМ. В частности, тщательному изучению подверглись модели, имитирующие эксперименты Никольсона [268, 271]. Для уточнения ряда параметров, не указанных в экспериментах Никольсоном, многие его опыты были повторены вновь. Поведение моделей оказалось столь же сложным, как и сами натурные данные. Так, на рис. 6.10 представлены две реализации модели, незначительно различающиеся по начальным данным (исходному размеру популяции). Из сравнения рис. 6.10 а и 6.10 б видно, что первоначальное малое расхождение траекторий со временем увеличивается, пока обе траектории полностью не расходятся по фазе. Именно эта ситуация и классифицируется как «странный аттрактор». Это заключение подтверждает и сплошной спектр, полученный для одной из реализаций модели (см. рис. 6.10 в) и имеющий большое сходство со спектром экспериментальных данных на рис. 6.6.

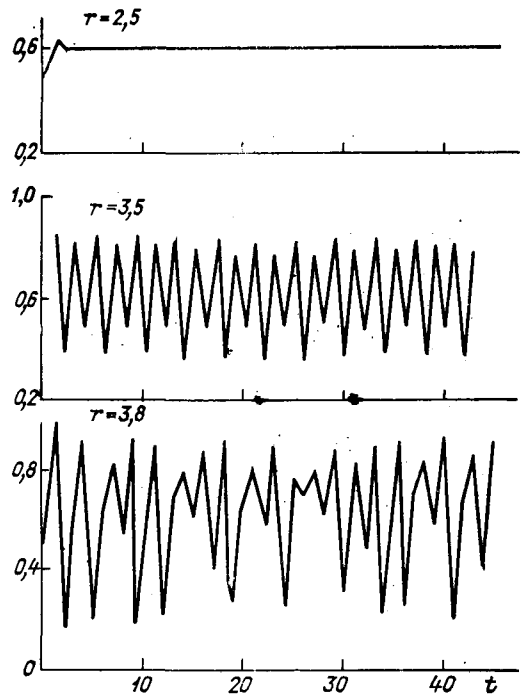


Рис. 6.9. Численное решение уравнения $X_{t+1} = rX_t(1 - X_t)$ при разных значениях r (при $r = 3,8$ колебания стохастичны).

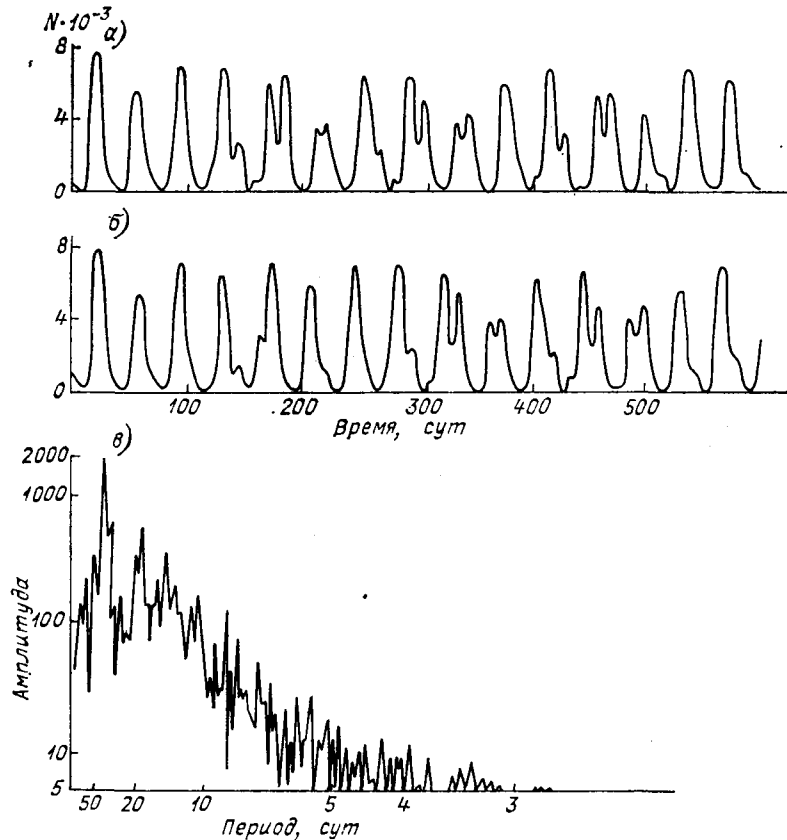


Рис. 6.10. Реализация модельной имитации экспериментов Никольсона на ЭВМ.

а, б — две реализации, незначительно отличающиеся по начальной численности популяции мух; в — спектр одной из реализаций модели [271].

Подводя итоги, можно сделать вывод, что стохастические режимы поведения достаточно широко распространены в моделях экосистем с запаздыванием.

6.4. Система «ресурс — потребитель» с запаздыванием

Рассмотренные в предыдущем параграфе свойства моделей с запаздыванием отражали идеализированную ситуацию, когда на поведении популяции не сказывается изменение среды обитания. Более реалистичным является учет ограниченности пищевых запасов и других ресурсов среды. Поведение системы в ограниченной среде можно продемонстрировать на примере модели «ресурс—потребитель» [97, 272].

Рассмотрим систему «растительноядный консумент—растения», где консумент с плотностью распределения $h(a, t)$ потребляет возобновляющийся ресурс $R(t)$. Обилие ресурса влияет на рождаемость $b(a, R)$. Предположим, что в отсутствие потребления рост ресурса соответствует логистической кривой, кроме того, предположим наличие периодического воздействия на рост ресурса $u(t)$.

Общая система уравнений в этом случае имеет вид

$$\frac{\partial h(a, t)}{\partial t} + \frac{\partial h(a, t)}{\partial a} = -\mu h(a, t),$$

$$h(0, t) = \int_{\alpha}^{\alpha+\gamma} b(a, R) h(a, t) da, \quad (6.35)$$

$$\frac{dR(t)}{dt} = f(R, h, u).$$

В выражении для рождаемости интервал $[\alpha, \alpha + \gamma]$ задает возрасты, в которых происходит репродукция.

Для расчетов можно использовать конкретные зависимости $b(a, R)$, $f(h, R, u)$, имеющие следующий вид.

Баланс ресурса R в общем виде зависит от прироста биомассы и потерь:

$$\frac{1}{R} \frac{dR(t)}{dt} = B(R, H, u) - D(R, H, u), \quad (6.36)$$

где B — прирост, D — потери, $H(t) = \int_0^{\infty} h(a, t) da$ — общая биомасса популяции консумента.

Потери ресурса $D(R, H, u)$ объединяют собственно смертность и выедание консументом

$$D = \mu_0 + \frac{RH}{\eta + R},$$

или, при наличии внешнего воздействия $u(t)$

$$D = \frac{\mu}{d + u(t)} + \frac{RH}{\eta + R}.$$

Удельная скорость прироста биомассы $B(R, H, u)$ соответствует логистической кривой с дополнительным внешним воздействием

$$B = b_0 - b_1 R + \beta u(t).$$

В результате уравнение для ресурса (6.36) приобретает вид

$$\frac{1}{R} \frac{dR}{dt} = [b_0 - b_1 R + \beta u(t)] - \left[\frac{\mu}{d + u(t)} + \frac{RH}{\eta + R} \right]. \quad (6.37)$$

Для консумента рождаемость, зависящая от выедания ресурса, записывается в виде

$$h(a, t) = \frac{bR}{\eta + R} \int_a^{a+\gamma} h(a, t) da, \quad (6.38)$$

где b — постоянная, задающая максимально возможное увеличение рождаемости при избытке ресурса.

Стационарное по времени состояние системы определяется формулами

$$\begin{aligned} \bar{R} &= \frac{\mu\eta}{b [\exp(-\mu\alpha) - \exp(-\mu(\alpha + \gamma))] - \mu}, \\ h(a) &= C \exp(-\mu a), \\ H &= C/\mu, \\ C &= \frac{\mu}{\rho} (\eta + \bar{R}) \left(b_0 - b_1 \bar{R} - \frac{\mu}{d} \right). \end{aligned} \quad (6.39)$$

Для оценки устойчивости рассмотрим линеаризованную около положения равновесия систему.

Уравнения линеаризованной системы имеют следующий вид:

1) для консумента (отклонение от равновесия $x(a, t)$)

$$\begin{aligned} \frac{\partial x(a, t)}{\partial t} + \frac{\partial x(a, t)}{\partial a} &= -\bar{\mu} x(a, t), \\ x(0, t) &= g r(t) + b \int_a^{a+\gamma} x(a, t) da, \end{aligned} \quad (6.40)$$

где $g = \text{const}$ и скорость рождений предполагается постоянной в возрастном интервале $[\alpha, \alpha + \gamma]$;

2) для ресурса (отклонение от равновесия $r(t)$)

$$\frac{dr(t)}{dt} = -\tilde{A}r(t) - \tilde{B}y(t) + \tilde{C}u(t), \quad (6.41)$$

где \tilde{A} , \tilde{B} , \tilde{C} — коэффициенты, определяемые при линеаризации; y — общее отклонение популяции консумента от равновесия. Ве-

личина $y(t)$ определяется интегралом

$$y(t) = \int_0^{\infty} x(a, t) da. \quad (6.42)$$

Уравнения для отклонений (6.40), (6.41) решаем с помощью преобразования Лапласа.

Введя

$$X(p, a) = \int_0^{\infty} x(a, t) e^{-pt} dt,$$

$$R(p) = \int_0^{\infty} R(t) e^{-pt} dt,$$

для $X(p, a)$ получим обыкновенное дифференциальное уравнение

$$pX(p, a) + \frac{dX}{da} = -\bar{\mu}X(p, a). \quad (6.43)$$

С учетом граничного условия, решение (6.43) имеет вид

$$X(p, a) = G(p) R(p) e^{-(p+\bar{\mu})a}, \quad (6.44)$$

где

$$G(p) = \frac{gR(p)}{1 - \frac{b}{p+\bar{\mu}} \{e^{-(\bar{\mu}+p)a} - e^{-(\bar{\mu}+p)(a+r)}\}}.$$

Преобразование Лапласа для $y(a, t)$ и $r(t)$ дает два уравнения для изображений $Y(p)$ и $R(p)$:

$$Y(p) = G(p) R(p) \frac{1}{p+\bar{\mu}}, \quad (6.45)$$

$$pR = -\tilde{A}R - \tilde{B}GR \frac{1}{\bar{\mu}+p} + \tilde{C}U(p),$$

отсюда

$$R(p) = \frac{\tilde{C}U(p)}{p + \tilde{A} + \tilde{B}G/(\bar{\mu}+p)}.$$

Из уравнений (6.44), (6.45) можно получить оригиналы функций $x(t)$, $r(t)$, $y(t)$, однако наибольший интерес имеет вычисление частотного отклика на различные режимы внешних воздействий. Характеристическое уравнение системы определяется из равенства нулю знаменателя в $G(p)$.

Чтобы почувствовать поведение системы, рассмотрим вначале простой случай, когда все рождения происходят только в одном возрасте

$$b(a) = b^*\delta(a - \alpha).$$

Тогда $G(p)$ преобразуется к виду

$$G^*(p) = \frac{g}{1 - b^* \exp(p + \bar{\mu}) \alpha},$$

и характеристическое уравнение приобретает форму

$$p + \tilde{A} + \frac{\tilde{B}g}{p + \bar{\mu}} \frac{1}{1 - b^* \exp[-(p + \bar{\mu}) \alpha]} = 0. \quad (6.46)$$

Произведение $\tilde{B}g$ определяет взаимное влияние консумента и растений; $\tilde{B}g = (\text{влияние консумента на ресурс}) \times (\text{влияние ресурса на рождаемость консумента})$. Уравнение (6.46) имеет бесконечное число корней (собственных значений) для каждого значения $\tilde{B}g$.

При изменении $\tilde{B}g$ от нуля до бесконечности, каждый корень описывает траекторию на комплексной плоскости. Локализация

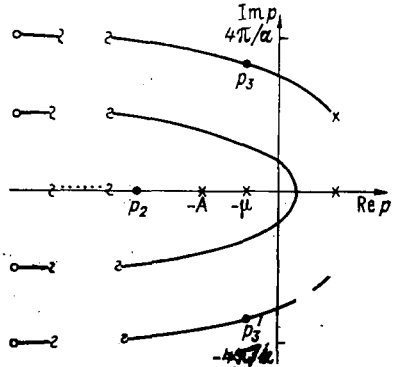


Рис. 6.11. Общее расположение корней характеристического уравнения (6.46) на комплексной плоскости.

корней может служить хорошей иллюстрацией динамики линеаризованной системы при разных режимах внешних условий.

Для случая $\tilde{B}g = 0$, уравнение (6.46) редуцируется к виду

$$(p + A)(p + \mu)(1 - b^* e^{-(p + \mu) \alpha}) = 0. \quad (6.47)$$

Уравнение (6.47) имеет следующие корни.

$$p = -A, \quad p = -\mu, \quad (6.48)$$

$$b^* \exp(-(\mu + p) \alpha) = 1.$$

Уравнение (6.48) имеет один действительный корень $p = \ln b^*/\alpha - \mu = \rho$ и комплексные корни, определяемые из условия $p = \rho \pm \pm i\omega$, откуда $\omega = 2\pi n/\alpha$ ($n = 1, 2, \dots$).

Общее расположение корней показано на рис. 6.11 для случая $b(a) = b^* \delta(a - \alpha)$. Ветви начинаются при $\tilde{B}g = 0$ (1) и проведены до $\tilde{B}g = +\infty$ (2). Корни уравнения (6.46) при каждом фиксированном значении $\tilde{B}g$ находятся на ветвях, как отмечено, например, точками P_i ($i = 1, 2, \dots$). Зная распределение корней для уравнения (6.46), можно получить частотные отклики на периодическое воздействие $u(t)$ для ресурса $R(i\omega)/U(i\omega)$ и общей плотности по-

пуляции $Y(i\omega)/U(i\omega)$. Поскольку первая пара комплексно сопряженных корней лежит очень близко к реальной оси, результирующая резонансная частота может быть бесконечно малой. Из рис. 6.11 видно, что существует область значений параметров, в которой линеаризованная модель переходит от устойчивости к неустойчивости, т. е. при изменении параметра взаимодействия Bg в определенной области, первая пара собственных значений пересекает мнимую ось. В этой точке в нелинейной системе наблюдаются колебания с малой амплитудой, которая в дальнейшем растет при увеличении Bg .

Если окно репродуктивности у консумента имеет конечную ширину γ , то уравнение (6.46) должно быть заменено на уравнение (6.44), и характеристическое уравнение приобретает вид

$$1 + \tilde{B}g / \{(p + A) [p + \mu - b^* e^{-(p+\mu)\alpha} (1 - e^{-(p+\mu)\gamma})]\} = 0.$$

Корни $p = -A$; $p = -\mu$ остаются на месте, как и в предыдущем случае, исследование комплексных корней оказывается более сложным, однако качественное поведение системы остается прежним.

6.5. Трофические системы с возрастным распределением

Объединяя несколько популяций с возрастным распределением, можно сформировать систему с трофическими взаимодействиями. Так, простейшая система «хищник—жертва» (рис. 6.12) может

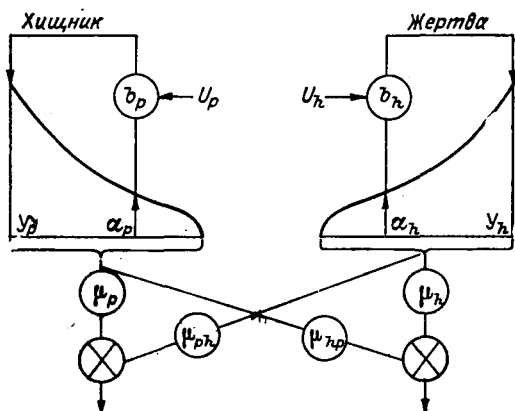


Рис. 6.12. Система «хищник—жертва» при наличии возрастной структуры популяций.

быть получена объединением двух уравнений типа (6.3), при этом в уравнении для жертвы коэффициент смертности заменяется на фактор смертности, зависящий от общей численности другого

вида [117, 119, 272]:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial a} &= -\mu_p(a, t) p, \\ p(0, t) &= \int_{\alpha_p}^{\alpha_p + \gamma_p} m_p(a', t, H(t - \tau)) p(a', t) da', \\ \frac{\partial h}{\partial t} + \frac{\partial h}{\partial a} &= -\mu_h(a, t, p) h, \\ h(0, t) &= \int_{\alpha_h}^{\alpha_h + \gamma_h} m_h(a', t) h(a', t) da', \\ H(t) &= \int_0^{\infty} h(a, t) da, \quad P(t) = \int_0^{\infty} p(a, t) da, \end{aligned} \quad (6.49)$$

где $h(a, t)$ — плотность возрастного распределения популяции жертвы; $p(a, t)$ — плотность хищника.

В простейшем случае, когда рождаемость как у хищника, так и у жертвы приходится на строго определенный возраст

$$\begin{aligned} m_p &= \bar{m}_p \delta(a - \alpha_p), \\ m_h &= \bar{m}_h \delta(a - \alpha_h), \end{aligned} \quad (6.50)$$

анализ, аналогичный проведенному в предыдущем параграфе, дает для отклонения общей численности хищника в частотном виде выражение

$$Y_p(s) = \frac{1}{s + \bar{\mu}_p} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_p s)} U_p(s) + \frac{\bar{\mu}_{ph}}{\bar{\mu}_p s} Y_h(s), \quad (6.51)$$

где $U_p(s)$ — вклад окружающей среды в рождаемость хищника. Для популяции жертвы имеем

$$Y_h(s) = \frac{1}{s + \bar{\mu}_h} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_h s)} U_h(s) - \frac{\bar{\mu}_{hp}}{\bar{\mu}_h s} Y_p(s). \quad (6.52)$$

Разрешая алгебраические уравнения (6.50) и (6.51) относительно $Y_p(s)$ и $Y_h(s)$, получим

$$\begin{aligned} \begin{bmatrix} Y_p(s) \\ Y_h(s) \end{bmatrix} &= \frac{s^2}{s^2 + \Omega^2} \begin{bmatrix} \frac{1}{s + \bar{\mu}_p} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_p s)} \\ -\frac{\bar{\mu}_{hp}}{\bar{\mu}_h s} \frac{1}{s + \bar{\mu}_p} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_p s)} \\ \frac{\mu_{ph}}{\mu_p s} \frac{1}{s + \bar{\mu}_h} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_h s)} \\ \frac{1}{s + \bar{\mu}_h} \frac{1}{1 - \exp(-\alpha_h s)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} U_p(s) \\ U_h(s) \end{bmatrix}, \end{aligned} \quad (6.53)$$

где

$$\Omega^2 = \frac{\mu_{ph} \mu_{hp}}{\mu_p \mu_h}.$$

Из (6.53) нетрудно видеть, что кроме резонансных членов $(1 - \exp(-\alpha_p))$ и $(1 - \exp(-\alpha_h))$, которые наблюдались в изолированных популяциях, общий отклик системы «хищник-жертва» характеризуется гармонической составляющей вида $(s^2 + \Omega^2)$ с частотой Ω .

В динамике каждой популяции появляются, как минимум, две синусоиды, приводящие к новому явлению — гармоническим «биениям» с частотой, пропорциональной разности между частотой внешнего воздействия и резонансными частотами. Период биений

для частот Ω_1 и Ω_2 равен $2\pi/(\Omega_1 - \Omega_2)$. Таким образом, явление «биений» оказывается новым динамическим свойством, присущим связанным системам.

Система «паразит—хозяин». Практические задачи борьбы с вредными насекомыми обусловили повышенное внимание к экспериментальному и теоретическому изучению динамики популяционных систем «паразит—хозяин» (насекомое и

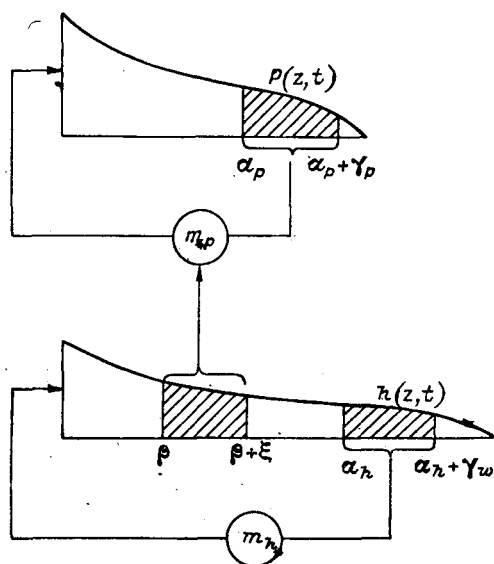


Рис. 6.13. Модельная схема «паразит—хозяин» для популяций с возрастным распределением.

его паразит). Наиболее интересное динамическое свойство систем «паразит—хозяин» с возрастным распределением было экспериментально обнаружено профессором Хаффекером в конце 1950-х годов [202, 208]. В течение нескольких лет Хаффекер поддерживал экспериментальную экосистему, состоящую из паразитирующих ос *Venturia canescens*, откладывающих свои яйца на личинки мотыльков *Anagasta kuhniella*. Хаффекер заметил, что очень скоро после начала эксперимента численности популяций начинают устойчиво колебаться. Колебания характеризуются возрастной структурой, имеющей практически дискретные поколения. Обычные модели «хищник—жертва» оказались недостаточными для объяснения этих колебаний, так как траектории на фазовой плоскости пересекаются.

Предполагая, что взрослые паразиты откладывают яйца в поздние стадии личинок хозяина и после вылупления из яиц личинки паразита поедают хозяина, общую модель взаимодействия паразита и хозяина можно записать в следующем виде [165]:

1) для паразита

$$\frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial a} = -\mu_p(a, t)p,$$

(6.54)

$$p(0, t) = \int_{a_p}^{a_p + \gamma_p} m_p(a, t, \tilde{H}_0) p(a, t) da,$$

2) для хозяина

$$\frac{\partial h}{\partial t} + \frac{\partial h}{\partial a} = -\mu_h(a, t, H, \tilde{H}_0, \tilde{P}_0)h,$$

$$h(0, t) = \int_{a_h}^{a_h + \lambda_h} m_h(a, t, \tilde{H}_0(t - \tau)) h da,$$

(6.55)

$$\tilde{H}_0(t) = \int_{\beta}^{\beta + \delta} h(a, t) da, \quad H(t) = \int_0^{\infty} h(a, t) da,$$

$$\tilde{P}_0(t) = \int_{a_p}^{a_p + \gamma_p} p(a, t) da, \quad P(t) = \int_0^{\infty} p(a, t) da,$$

где $p(a, t)$; $h(a, t)$ — плотности популяций паразита и хозяина; $P(t)$, $H(t)$ — общие количества особей паразитов и хозяев; $\tilde{H}_0(t)$ — число личинок хозяина, подверженных возможности заражения; $\tilde{P}_0(t)$ — число взрослых особей паразита.

Модельная схема системы «паразит—хозяин» представлена на рис. 6.13.

Центральное биологическое свойство модели — специфика взаимодействия двух популяций. Простейший вид взаимодействия может быть получен из предположения о случайном поиске каждым паразитом личинок хозяина, считая площадь «обследования» S_0 для одного паразита либо постоянной, либо зависящей от возраста встречающихся личинок хозяина $S_0(a)$. Если личинки хозяина распределены по плоскости равномерно, то вероятность поражения паразитом является пуассоновским процессом. Взаимодействие между паразитом и хозяином принимает вид

$$\left[\begin{array}{l} \text{Число зараженных личинок} \\ \text{хозяина возраста } a \end{array} \right] = bh(a) [1 - \exp(-S_0(a)P_0)].$$

(6.56)

Зараженный хозяин считается мертвым и заменяется яйцами в популяции паразита. Смертность хозяина имеет также некоторую зависимость от плотности. Плодовитость хозяина включает запаздывающий эффект, который определяется его питанием в прошлом.

Теоретический анализ показывает, что в системе «паразит—хозяин», так же, как и в других системах с возраст-специфическими взаимодействиями, можно наблюдать резонансные явления. Рассмотрим линеаризованный вариант уравнений (6.55). Пусть $X_p(a, s)$ и $X_h(a, s)$ — преобразования Лапласа для плотностей паразита и хозяина $p(a, t)$, $h(a, t)$. Определим преобразования для взаимодействующих популяционных сегментов как

$$\begin{aligned}\tilde{H}_0(s) &= \int_{\beta}^{\beta+\delta} X_h da, \\ \tilde{H}(s) &= \int_{\alpha_h}^{\alpha_h+\lambda_h} X_h da, \\ \tilde{P}(s) &= \int_{\alpha_p}^{\alpha_p+\gamma_p} X_p da, \\ Y_p(s) &= \int_0^{\infty} X_p da, \\ Y_h(s) &= \int_0^{\infty} X_h da.\end{aligned}\tag{6.57}$$

Преобразованная по Лапласу система (6.55) приобретает вид

$$\begin{aligned}\frac{dX_p}{da} &= -(s + \bar{\mu}_p) X_p, \\ X_p(0, s) &= C_1 \tilde{P}(s) + C_2 \tilde{H}_0(s), \\ \frac{dX_h}{dt} &= -(s + \bar{\mu}_h) X_h - v(A) \tilde{P}, \\ X_h(0, s) &= C_3 \tilde{H},\end{aligned}\tag{6.58}$$

где C_1, C_2, C_3 — константы линеаризации; $\gamma(a) = v$ в «окне» возрастов репродуктивности $(\beta, \beta + \delta)$ и равно нулю вне этого интервала.

Решая уравнения (6.58) для паразита, после интегрирования получим

$$\begin{aligned}\tilde{P}(s) &= G_1(s) \tilde{H}_0(s), \\ Y_p(s) &= G_2(s) \tilde{H}_0(s).\end{aligned}\tag{6.59}$$

Решая уравнения (6.58) для хозяина и проинтегрировав по подходящим интервалам, получим

$$\begin{aligned}\tilde{H}_0(s) &= G_3(s)\tilde{H}(s) + G_4(s)\tilde{P}(s), \\ \tilde{H}(s) &= G_5(s)\tilde{P}(s),\end{aligned}\tag{6.60}$$

$$Y_h(s) = G_6(s)\tilde{H}(s) + G_7(s)\tilde{P}(s),$$

где $G_i(s)$ ($i = 1, \dots, 7$) — функции переноса.

Каждая из функций переноса $G_i(s)$ ($i = 1, \dots, 7$) представляет собой комплексную функцию оператора запаздывания $\exp[-(s + \bar{\mu})a]$. Для хозяина паразит \tilde{H}_0 фактически является периодическим внешним воздействием, его роль состоит в возбуждении популяционных волн, которые дают сложный резонансный спектр. Фазовый портрет общих численностей популяций имеет в общем случае вид замкнутой кривой с несколькими пересечениями. Кроме простых резонансов, в системе возможны биения с периодом больше резонансного периода. Модель (6.54) в целом хорошо соответствует экспериментальным данным для систем «паразит—хозяин». Так, Мэй выполнил сравнение расчетов по модели (6.54) с функцией поиска в форме (6.56) с экспериментальными данными Барнетта по взаимодействию между оранжерейной белой мушкой *Trialeurodes vaporariorum* и ее паразитом *Encarsia formosa* [165]. Рисунок 6.14 показывает, что хорошее совпадение экспериментальных и модельных значений наблюдалось в течение 22 генераций насекомых. Динамика системы представляла собой усиливающиеся колебания, приводящие в конце концов к разрушению системы.

Тщательное исследование проводилось для математической модели, описывающей эксперименты Хаффекера (оса *Venturia canescens* и ее паразит *Anagasta kühniella*) [202, 326]. Один из вариантов эксперимента и его модельного описания показан на рис. 6.15. Как видно из рисунка, модель хорошо соответствует опытным данным. Динамические режимы модели исследовались при варьировании параметров v и b , отвечающих за поисковые возможности паразита. В соответствии с экспериментальной процедурой, в качестве начального условия рассматривалась популяция, состоящая только из взрослых самок. В отсутствие паразита популяция хозяина постепенно эволюционировала к стабильному непрерывному распределению, как показано на рис. 6.16. Этот же режим в ряде случаев наблюдается и при наличии паразита, режим получил название «непрерывной распределенной моды генерации» — CGM (continuous generation mode). Более интересным оказалось другое стабильное состояние, названное «дискретной модой генерации» — DGM (discrete generation mode), которое и наблюдалось Хаффекером экспериментально. Если обе популяции стартуют с некоторого числа особей, имеющих ограниченный диапазон возрастов, то в последующем возрастной профиль

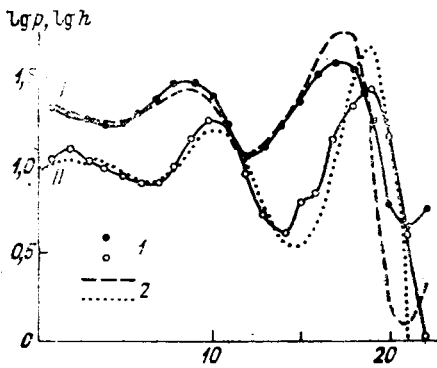


Рис. 6.14. Сопоставление расчетов по модели (6.54), (6.56) с экспериментальными данными по взаимодействию оранжевой мушки *Trialeurodes vaporariorum* (I) с ее паразитом *Encarsia formosa* (II) [165].

1 — экспериментальные данные, 2 — расчет по модели.

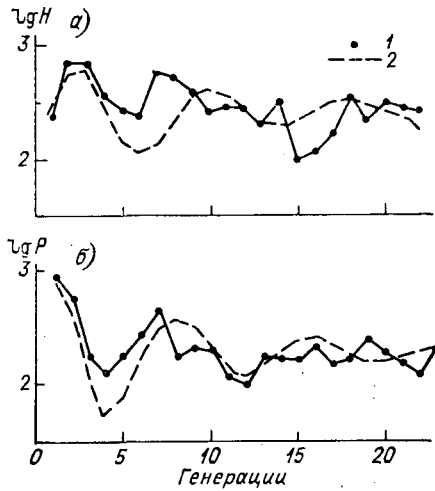


Рис. 6.15. Динамика экспериментальной системы (1) «паразит — хозяин» (оса *Venturia canescens* (a) и ее паразит *Anagasta kuhniella* (б)) и результаты расчетов (2) [202].

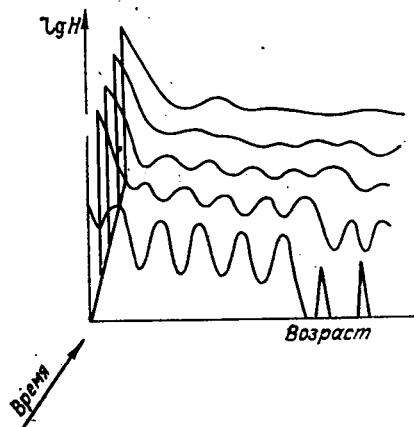


Рис. 6.16. Эволюция популяции хозяина к стабильному возрастному распределению в отсутствие паразита. Первоначальные волны индуцированы периодическим добавлением зрелых самок [326].

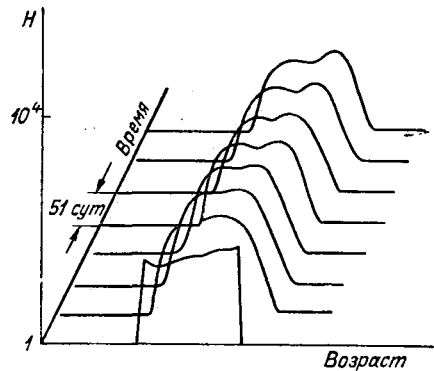


Рис. 6.17. Стробоскопическое изображение с периодом 51 сутки (время генерации хозяина) возрастного профиля популяции хозяина.

Первоначальный импульс переходит в стабильное периодическое распределение [326]. Режим «дискретная мода генерации».

поддерживает эту конфигурацию (рис. 6.17). Импульс проходит через генерацию, так что периодический осмотр каждой генерации дает стабильное конечное возрастное распределение. Паразит, имеющий время генерации примерно в два раза меньше, чем хозяин, дает также стабильное распределение типа DGM, состоящее из движущихся в противоположных направлениях волновых профилей. Таким образом, хотя вся система имеет период 51 день, каждый 25-й день возрастной профиль паразитов конденсируется в бимодальный движущийся волновой профиль, как показано на

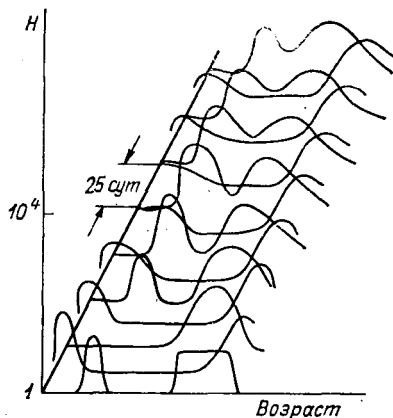


Рис. 6.18. Стробоскопическое изображение с периодом 25 сут (время генерации паразита) возрастного профиля генерации паразита.

Первоначальный импульс переходит в стабильное периодическое распределение. Режим
Режим «дискретная мода генерации».



рис. 6.18. Такая бимодальная структура наблюдалась экспериментально Хаффекером и была им названа термином «когенерация». Результирующий предельный цикл на фазовой плоскости

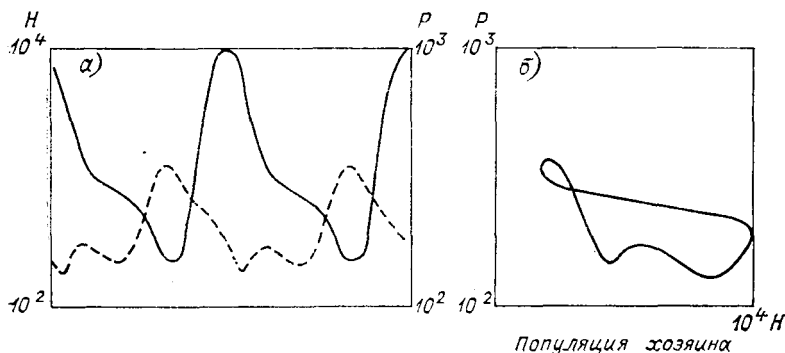


Рис. 6.19. Динамика общих численностей паразита и хозяина (а) и изображение процесса на фазовой плоскости (б) [202, 326].

(рис. 6.19) имеет одно пересечение из-за присутствия двух волн паразита на одну генерацию хозяина. Таким образом, в фазовом пространстве существуют два состояния — одно стационарное, другое в виде движущихся волн. Как показано в работе [165], эти два состояния обладают противоположной чувствительностью к изменениям параметров.

Чувствительность решений к малым вариациям параметров задается коэффициентами чувствительности, определенными как [280, 318]

$$\begin{aligned}\sigma_{\pi}^h(t, z) &= \frac{\partial h}{\partial \pi}(t, z, \pi), \\ \sigma_{\pi}^p(t, z) &= \frac{\partial p}{\partial \pi}(t, z, \pi),\end{aligned}\tag{6.61}$$

где π — любой исследуемый параметр (например, ν или b).

Набор уравнений для эволюции коэффициентов чувствительности можно получить, дифференцируя уравнения модели (6.55) по параметрам π . Полученные уравнения имеют вид

$$\begin{aligned}\frac{\partial \sigma_{\pi}^p}{\partial t} + \frac{\partial \sigma_{\pi}^p}{\partial a} &= -\mu_p \sigma_{\pi}^p, \\ \sigma_{\pi}^p(0, t) &= \int_{a_p}^{a_p + \nu_p} m_p \sigma_{\pi}^p da + \int_{a_p}^{a_p + \nu_p} \frac{\partial m}{\partial \pi} p da,\end{aligned}\tag{6.62}$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial \sigma_{\pi}^h}{\partial t} + \frac{\partial \sigma_{\pi}^h}{\partial a} &= -\mu_h \sigma_{\pi}^h - \frac{\partial \mu_h}{\partial \pi} h, \\ \sigma_{\pi}^h(0, t) &= \int_{a_h}^{a_h + \nu_h} m_h \sigma_{\pi}^h da.\end{aligned}$$

Чувствительность популяций к изменению параметров можно получить, интегрируя по всем возрастам и затем дифференцируя по параметрам:

$$\begin{aligned}\sigma_{\pi}^p(t) &= \int_0^{\infty} (m_p - \mu_p) \sigma_{\pi}^p da - \int_0^{\infty} \frac{\partial m_p}{\partial \pi} p da, \\ \sigma_{\pi}^h(t) &= \int_0^{\infty} (m_h - \mu_h) \sigma_{\pi}^h da + \int_0^{\infty} \frac{\partial \mu_h}{\partial \pi} h da.\end{aligned}\tag{6.63}$$

В целом уравнения чувствительности имеют ту же форму, что и линеаризованные уравнения для анализа устойчивости, но с решением первоначальной модели в качестве вынуждающей силы.

Исследование чувствительности модели к вариациям параметра поиска ν у паразита дает достаточно неожиданные результаты — в режиме дискретных мод с увеличением стационарной плотности хозяина плотность паразита уменьшается, в режиме непрерывных мод — наоборот. Таким образом, коэффициенты чувствительности σ_b^h и σ_b^p меняют знак при переходе от одного режима к другому. Экспериментальное подтверждение изменения знака чувствительности при смене динамических режимов дано в работе [326].

Глава 7

РАСПРЕДЕЛЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Ряд своеобразных явлений в жизни биологических сообществ связан с пространственными взаимодействиями между особями в популяциях и экосистемах. Этот круг проблем изучен сравнительно меньше, чем динамические процессы в пространственно однородных популяциях, что связано с трудностями как экспериментального, так и теоретического характера. В настоящей главе будут рассматриваться явления, которые в настоящее время имеют теоретическое обоснование и экспериментальное подтверждение — распространение изолированных волн популяций, миграции организмов, связанные с сигнальными взаимодействиями, пространственно неоднородные структуры в популяциях и т. д.

7.1. Общие сведения о динамических процессах в распределенных экологических системах

В предыдущих главах рассматривались точечные системы, в которых распределение особей по пространству, занимаемому системой, считалось однородным. На самом деле многие биоценозы являются пространственно распределенными системами, в которых возмущения распространяются с конечными скоростями. Распределенные экологические системы принадлежат к классу так называемых активных сред [123]. В активных средах в результате потери устойчивости однородного состояния возможно возникновение волн или пространственно неоднородных структур, устойчивых относительно малых возмущений. Механизмы возникновения пространственной неоднородности могут быть связаны как с диффузией, так и с направленными миграциями организмов, например по градиенту пищи или какого-либо фактора среды.

Биологические системы с диффузией имеют аналогию с распределенными химическими реакциями, интенсивно изучавшимися в последние годы [77, 123]. Основные динамические явления, которые могут возникать в распределенной системе с диффузионным переносом, можно получить из анализа общей схематической модели [123].

Пусть $X(r, t)$ — биомасса (или число особей) данного вида в единице пространства, зависящая от времени t и координаты r .

Общие кинетические уравнения взаимодействия организмов и их диффузии в пространстве имеют вид

$$\frac{\partial X_i}{\partial t} = F_i(X_1, \dots, X_n, r) + D_i \frac{\partial^2 X_i}{\partial r^2}, \quad (7.1)$$

где \tilde{D}_i — коэффициенты диффузии, F_i — функции взаимодействия между организмами.

Будем считать систему ограниченной по пространственной координате r с условием непроницаемости на границах

$$\left. \frac{\partial X_i}{\partial r} \right|_{r=0} = \left. \frac{\partial X_i}{\partial r} \right|_{r=L} = 0. \quad (7.2)$$

Пусть $\bar{X} = \{\bar{X}_1, \bar{X}_2, \dots, \bar{X}_n\}$ — стационарное, однородное по пространству решение точечной системы

$$\frac{dX_i}{dt} = F_i(X_1, \dots, X_n). \quad (7.3)$$

Для простоты будем считать, что начало координат перенесено в особую точку, т. е. $\bar{X}_1 = \bar{X}_2 = \dots = \bar{X}_n = 0$.

Для исследования устойчивости, как обычно, введем малое возмущение относительно однородного решения:

$$X'_i = X_i(r, t) - \bar{X}_i.$$

Линеаризованная приведенная система для модели (7.1) будет иметь вид

$$\frac{\partial X'_i}{\partial t} = \sum_{j=1}^n a_{ij} X'_j + D_i \frac{\partial^2 X'_i}{\partial r^2}, \quad (7.4)$$

где $a_{ij} = \left(\frac{\partial F_i}{\partial X_j} \right)_{X_j} = 0$.

Решение системы (7.4) можно представить в виде суперпозиции волн

$$X'_i = \alpha_i e^{p_k t + i k r}, \quad (7.5)$$

где k — волновое число, определяющее длину волны $\lambda_k = 2\pi/k$. Подставляя (7.5) в (7.4) и используя условие существования ее нетривиальных решений, получим дисперсионное уравнение, связывающее комплексные частоты $p_k = \delta_k + i\omega_k$, волновое число k и коэффициенты системы

$$p_k^n + q_{n-1}(k^2) p_k^{n-1} + \dots + q_0(k^2) = 0. \quad (7.6)$$

Если хотя бы одно значение комплексной частоты p_k имеет действительную часть δ_k больше нуля, то однородное решение $\{\bar{X}_i\}$ оказывается неустойчивым. Неустойчивости в активных кинетических системах подразделяются на два вида. В случае, когда дисперсионное уравнение для волны длиной λ_k имеет четное число корней p_k с $\delta_k > 0$, неустойчивость называют колебательной. Она приводит к появлению синхронных автоколебаний в пространстве и других типов автоволновых процессов. При нечетном числе корней имеет место неустойчивость Тьюринга, приводящая к образованию стационарных диссипативных структур.

Изучение конкретных моделей типа (7.1) показало, что автоволновые процессы в активных распределенных системах могут быть классифицированы на несколько типов: бегущий импульс (БИ), ведущий центр (ВЦ), синхронные автоколебания (СА),

спиральная волна (СВ) [77]. Для бегущего импульса характерно распространение возмущения в виде движущегося фронта или единичного импульса. Ведущий центр и спиральная волна представляют собой генерацию концентрических или спиральных волн точечным источником импульсной активности. Наиболее подробно перечисленные режимы изучены для химических систем, в настоящей главе будут рассмотрены аналогичные явления для биологических сообществ.

7.2. Распространение фронта возмущения в популяции

Одна из первых моделей, учитывающих пространственную протяженность популяции, была опубликована в статье А. И. Колмогорова, И. Г. Петровского и Н. С. Пискунова [78] в 1937 г. и посвящена динамике вытеснения в популяции одного генотипа другим, наиболее приспособленным к условиям среды.

Пусть на некоторой территории, заселенной каким-либо видом, особи, имеющие доминантный ген A , распространены в популяции с частотой p ($0 < p < 1$). Особи, обладающие признаком A , имеют преимущество в борьбе за существование по сравнению с особями, у которых аналогичный признак представлен рецессивным геном a . Относительная вероятность выживания особей с доминантными генотипами AA и Aa по сравнению с генотипом aa равна $(1 + \alpha)$, где α положительное, обычно малое число. Тогда в линейном приближении приращение концентрации за одно поколение составит

$$\Delta p = \alpha p (1 - p)^2. \quad (7.7)$$

В более общем случае концентрация доминантных особей в популяции зависит от пространственной координаты r . Поскольку в течение жизни особи случайно перемещаются (диффундируют) в пространстве, уравнение для p преобразуется к виду

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial r^2} + \alpha p (1 - p)^2. \quad (7.8)$$

Пусть в начальный момент времени особи с доминантным генотипом (AA и Aa) занимают область $r < r_0$, а особи с рецессивным генотипом aa занимают область $r \geq r_0$ с плотностью, равной 1. Граница раздела с возрастанием времени t будет распространяться слева направо, со временем установится асимптотический профиль плотности на границе раздела, как показано на рис. 7.1. Форму этого профиля можно найти, если считать, что она при $t \rightarrow \infty$ не должна меняться, а сам профиль перемещается со скоростью V .

Вводя автомодельную переменную $\eta = r - Vt$, вместо уравнения (7.8) получим уравнение в обыкновенных производных

$$D \frac{d^2 p}{d\eta^2} + \bar{V} \frac{dp}{d\eta} + \alpha p (1 - p)^2 = 0. \quad (7.9)$$

Уравнение (7.9) удовлетворяет граничным условиям ($p(z) = 1$ при $r \rightarrow -\infty$; $p(z) = 0$ при $r \rightarrow +\infty$) при единственной асимптотически устойчивой скорости распространения фронта

$$\bar{V} = 2\sqrt{aD}.$$

Вводя безразмерную переменную $\gamma = r\bar{V}/\sqrt{a}$, вместо (7.9) получим

$$\frac{dp}{d\gamma} = \frac{1}{4} \frac{d^2p}{d\gamma^2} + p(1-p)^2, \quad (7.10)$$

откуда следует, что ширина переходной области пропорциональна $\sqrt{D/a}$. Невозмущенная часть пространства неустойчива к любой положительной флюктуации, т. е. случайно занесенная особь гено-

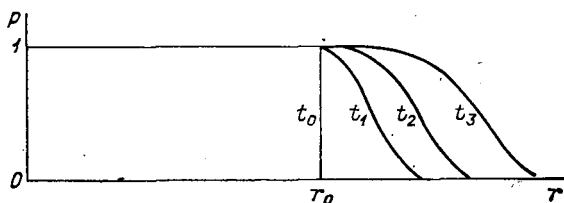


Рис. 7.1. Установление асимптотического профиля плотности для доминантного гена.

типа *A* в любой точке может дать очаг распространения доминантного гена, таким образом, потенциально возмущение может двигаться со скоростью V , большей \bar{V} . Если считать, что для возникновения очага доминирующего гена нужна некоторая минимальная критическая численность особей, то возмущение распространяется с единственной скоростью \bar{V} .

Существует сравнительно немного экспериментальных работ, где распространение генов в распределенной популяции изучалось в контролируемых условиях, преимущественно в качестве объекта опытов использовались популяции плодовой мушки дрозофилы, генные мутации которой хорошо изучены; один из таких экспериментов с *Drosophila funebris* описан в работе [129, 132].

Значительно больше экспериментальных свидетельств имеется о несколько иной форме распространения фронта возбуждения в популяциях — уединенной популяционной волне (УПВ). Явление УПВ наблюдается при внезапных вспышках численности популяции у некоторых видов, например, саранчи, леммингов и т. д. Возникающие при критической скученности стресс и недостаток пищи вызывают в определенный момент времени однонаправленное движение плотной массы животных, носящее характер нашествий. Эти массовые движения животных подробно описаны Ч. Элтоном в книге [159]. До недавнего времени, однако, нашествия животных изучались на чисто качественном уровне, один из немногих примеров построения математической модели реально наблюдавшейся популяционной волны жука — амброзиевого листоеда в Ставро-

польском крае описан в работе [75]. Работа эта отражает характерные для экологической системы особенности образования фронта возмущения, основана на большом количестве данных наблюдений и в этом плане заслуживает достаточно подробного рассмотрения.

Жук амброзиевый листоед был завезен из США для борьбы с широко распространившимся на юге СССР карантинным сорняком — амброзией полыннолистой (*Ambrosia artemisiifolia*). Семена амброзии попали на территорию СССР во время войны 1941—1945 гг. с американским зерном вследствие ослабления карантинного контроля. В послевоенные годы вид амброзии захватил огромные территории на юге европейской части СССР, в Закавказье, Казахстане, Приморском крае, заглушая посевы культурных растений. Амброзия не имеет в этих местностях естественных

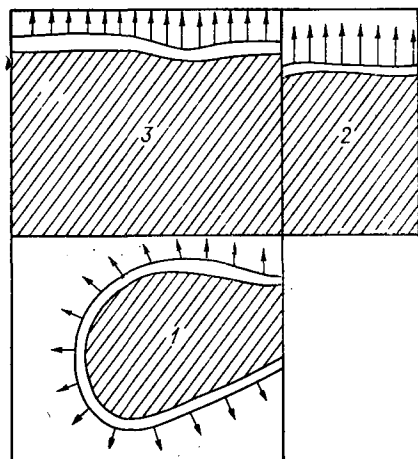


Рис. 7.2. Движение уединенной популяционной волны амброзиевого листоеда по посевам многолетних трав, засоренных амброзией.

1—3 — номера участков, заштрихованные области полностью освобождены от амброзии. Положение фронтов приведено на состояние 15.07.85 г.

вредителей, не поедается большинством теплокровных животных, пыльца амброзии является источником массовой аллергии у людей (амброзиевый поллиноз) в летнее время. Для биологической борьбы с амброзией Зоологическим институтом АН СССР был предложен естественный вредитель амброзии в США — амброзиевый полосатый листоед (*Zygogramma suturalis*). Амброзиевый листоед впервые был интродуцирован на местности в Ставропольском крае в 1978 г. Начиная с третьего поколения жука в 1981 г. границы разрастающейся популяции определялись по зонам высокой плотности листоеда и описывались неправильной формы кругами, однако положение зон высокой плотности оставалось в течение сезона фиксированным и изменялось только со следующим сезоном. В седьмом поколении (1985 г.) впервые в популяции жуков была зарегистрирована уединенная популяционная волна (УПВ) — устойчивая незатухающая волна насекомых, движущаяся без изменения формы с постоянной скоростью. Для УПВ характерна необычно высокая концентрация насекомых в узкой полосе — до 5000 шт/м². В тылу волны остается пространство, где амброзия полностью уничтожена, на карте посевов видно, что движение УПВ напоминает распространение степного пожара (рис. 7.2). Скорость движения фронта волны достигала 3 м/сут. Жуки не покидали

зону волны, пока длился волновой процесс. Формирование УПВ происходило на всей территории ареала вредителя по мере достижения критической численности в местах колонизации.

Модель УПВ в популяции амброзиевого листоеда была сформулирована в работе [75]. В качестве базовой была использована классическая модель Колмогорова—Петровского—Пискунова (КПП), изложенная в начале параграфа. Новым элементом (типичным для экосистем) явилось введение в формулу для потока насекомых в дополнение к диффузионному члену, соответствующему хаотическому расползанию жуков, члена, пропорционального градиенту плотности корма, показывающего способность жуков к поиску пищи.

Общее уравнение для плотности жуков $\vec{n}(\vec{r}, t)$ (число особей/м²) имеет вид

$$\frac{\partial \vec{n}}{\partial t} = -\nabla \vec{I} + f(\vec{n}), \quad (7.11)$$

где $\vec{I}(\vec{r}, t)$ — вектор потока насекомых, $f(\vec{n})$ — изменение численности жуков за счет рождаемости и смертности.

Вектор потока насекомых $\vec{I}(\vec{r}, t)$ записывается формулой

$$\vec{I} = -D\nabla \vec{n} + B\nabla \vec{p}. \quad (7.12)$$

Первый член в (7.12) описывает обычный процесс диффузии, второй член пропорционален градиенту плотности кормового растения: $\vec{p}(\vec{r}, t)$ — плотность амброзии (г/м²), B — коэффициент эффективности поиска пищи.

К (7.11) и (7.12) добавляется уравнение, описывающее изменение плотности кормового растения (амброзии) под влиянием насекомых

$$\frac{\partial \vec{p}}{\partial t} = -A\vec{n}, \quad (7.13)$$

где A — количество амброзии, съедаемое одной особью в сутки. В итоге система уравнений, описывающая взаимодействие «ресурс—потребитель» на плоскости, имеет вид

$$\frac{\partial \vec{n}}{\partial t} = D\Delta \vec{n} - \nabla (B\nabla \vec{p}) + f(\vec{n}), \quad (7.14)$$

$$\frac{\partial \vec{p}}{\partial t} = -A\vec{n},$$

где $\Delta = \partial^2/\partial x^2 + \partial^2/\partial y^2$.

Представим решение в виде плоской волны, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью V . Вводя автомодельную переменную $\xi = x - x_0 - Vt$, имеем $\vec{n}(\vec{r}, t) = \vec{n}(\xi)$; $\vec{p}(\vec{r}, t) = \vec{p}(\xi)$.

Граничные условия для системы (7.14) определяются выражениями

$$\begin{aligned} \vec{n}(\xi)|_{\xi \rightarrow \pm \infty} &= 0, \\ \vec{p}(\xi)|_{\xi \rightarrow -\infty} &= 0, \\ \vec{p}(\xi)|_{\xi \rightarrow +\infty} &= p_0. \end{aligned} \quad (7.15)$$

В результате замены переменных имеем

$$\frac{\partial n}{\partial x} = n', \quad \frac{\partial n}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial n}{\partial t} = -Vn'.$$

Система (7.14) приобретает вид

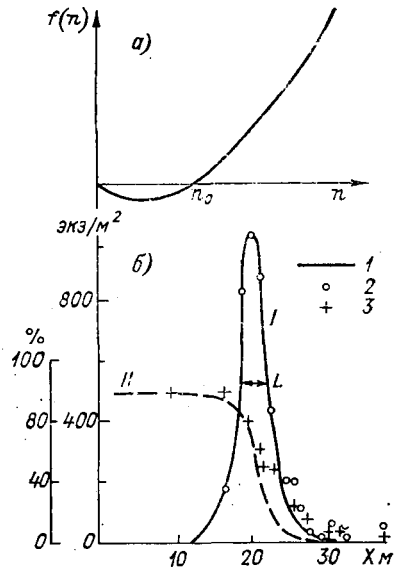
$$\begin{aligned} -Vn' &= Dn'' - (Bp')' + f(n), \\ Vp' &= An, \end{aligned}$$

откуда получаем обыкновенное дифференциальное уравнение второго порядка

$$-Vn' = Dn'' - \left(B \frac{A}{V} n\right)' + f(n). \quad (7.16)$$

Рис. 7.3. Вид функции роста популяции $f(n)$ в зависимости от ее плотности (а) и форма уединенной популяционной волны (б) амброзиевого листоеда (I) и вызываемая им волна пораженности (%) амброзии (II).

I — расчет по модели; 2, 3 — данные экспериментальных наблюдений (на 9.07.85 г., одно из полей).



Для случая $B = \text{const}$ уравнение (7.16) приобретает вид

$$Dn'' + \left(V - \frac{AB}{V}\right)n' + f(n) = 0. \quad (7.17)$$

Это уравнение имеет решение, удовлетворяющее граничным условиям (7.15), только в случае равенства нулю члена при n' . Отсюда скорость волны

$$V = \sqrt{AB}, \quad (7.18)$$

т. е. скорость волны зависит от количества амброзии, съедаемой одним насекомым в сутки, и коэффициента эффективности поиска пищи. Кроме того, предполагается, что для существования популяции нужна минимальная критическая плотность жуков, и функция $f(n)$ имеет вид, изображенный на рис. 7.3 а. Если использовать простейшую аппроксимацию $f(n)$ квадратичным полиномом

$$f(n) = \frac{E_0}{n_0} (n^2 - En),$$

то уравнение (7.17) легко проинтегрировать, и в результате получим профиль волны в виде

$$n(\xi) = \frac{3n_0}{2 \operatorname{ch}^2(\omega\xi)}, \quad \omega = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}}, \quad (7.19)$$

где $\operatorname{ch}(\omega\xi)$ — гиперболический косинус.

Возвращаясь к исходным переменным, получаем окончательное выражение для формы УПВ в виде

$$n(x, t) = \frac{3n_0}{2 \operatorname{ch}^2 \left[\frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}} (x - x_0 - Vt) \right]}. \quad (7.20)$$

Волна насекомых имеет симметричную форму (см. рис. 7.3 б).

Для концентрации амброзии $\rho(\xi)$ имеем

$$\rho(\xi) = \frac{A}{V} \int_{-\infty}^{\xi} n(\xi) d\xi.$$

После интегрирования получим

$$\rho(\xi) = 3n_0 \sqrt{\frac{AD}{BE}} \{ \operatorname{th}(\omega\xi) + 1 \}, \quad (7.21)$$

где $\operatorname{th}(\omega\xi)$ — гиперболический тангенс.

Сравнивая (7.21) с граничным условием (7.15), получим

$$\rho_0 = 6n_0 \sqrt{\frac{AD}{BE}}.$$

Окончательная формула для концентрации амброзии имеет вид

$$\rho(x, t) = \frac{\rho_0}{2} \left\{ \operatorname{th} \left[\frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}} (x - x_0 - Vt) \right] + 1 \right\}. \quad (7.22)$$

Как видно из рис. 7.3, согласие расчета с экспериментальными данными хорошее даже для приведенного простейшего варианта модели. На этом примере отчетливо просматриваются отличия распределенных экологических систем от химических, а именно — наличие направленных миграций особей недиффузионной природы, а также трофические взаимодействия, приводящие к «перекачке» биомассы из одного компонента экосистемы в другой. В целом модели типа базовой системы Колмогорова—Петровского—Пискунова, дополненные экологическими взаимодействиями между видами, по-видимому, являются достаточными для описания механизмов, управляющих процессами распространения возмущений в популяциях.

7.3. Сигнальные явления в распределенных популяциях

Интересные пространственные явления в биосистемах связаны с сигнальными взаимодействиями. В последние годы особенно интенсивно изучаются явления химического взаимодействия в популя-

циях одноклеточных организмов, что связано с попытками найти эволюционно сложившиеся механизмы, управляющие образованием и развитием многоклеточных организмов, синхронностью развития органов и т. д.

Наиболее изучена в настоящее время простая экологическая система, демонстрирующая процесс пространственного агрегирования популяции одноклеточных амёб *Dictyostelium discoideum* в многоклеточные агрегаты — плодовые тела, внутри которых происходят превращения, характерные для многоклеточных организмов: дифференцировка, морфогенез и т. д.

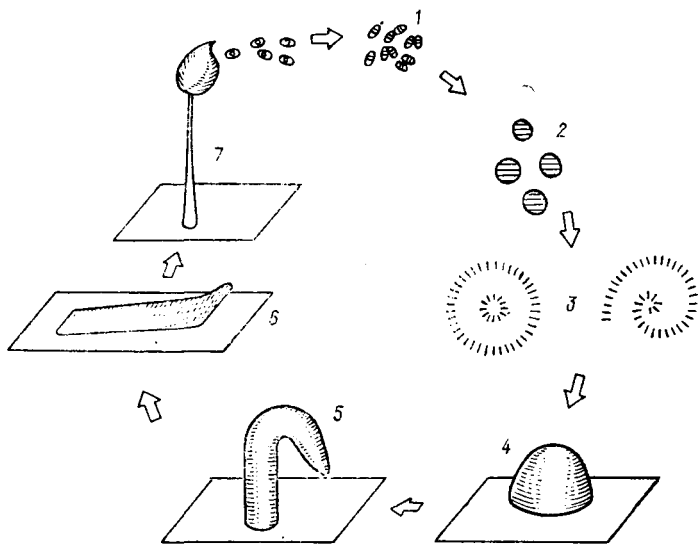


Рис. 7.4. Схема жизненного цикла *D. discoideum*.

1 — вегетационная фаза; 2 — доволновая кластеризация клеток; 3 — волновая агрегация; 4 — ранний агрегат; 5 — промежуточная форма; 6 — мигрирующий слизень; 7 — плодовое тело.

При достаточном количестве пищи в лабораторной культуре амёб *D. discoideum*, выращиваемых на агаре, наблюдается равномерное распределение особей. После истощения запасов пищи и достаточно высокой плотности популяции (примерно $7 \cdot 10^4$ кл/см²) приблизительно через восемь часов голодания начинается коллективный волновой процесс собирания амёб в плотные многоклеточные агрегаты, образующие мигрирующий слизень, а затем плодовое тело [30]. Схема превращений в популяции *D. discoideum* показана на рис. 7.4.

Подробное изучение показало, что агрегационные движения амёб управляются хемоаттрактантом — акразинном (3',5'-цАМФ). При голодании отдельные амёбы, составляющие небольшую часть популяции, в импульсном режиме начинают выделять цАМФ в окружающую среду. Акразин диффундирует в окружающей среде,

вызывая хемотаксис амёб к центру возбуждения. Кроме того, в ответ на внешний стимул возбуждения, амёбы начинают также производить цАМФ внутриклеточно и выделять его в среду. Примерно к восьмому часу интерфазы движение клеток приобретает характер расходящихся от дискретных центров спиральных и круговых волн. Видимые волны клеточных движений являются «динамическими портретами» скрытых волн секреции цАМФ. В каждый момент движутся лишь те клетки, которые находятся на переднем фронте волны цАМФ (рис. 7.5) [317]. Скорость перемещения волны составляет около 20 мкм/мин для клеток и 300 мкм/мин для цАМФ. Частота волны — 0,1... 0,15 мин⁻¹; длина волны — 2... 3 мм.

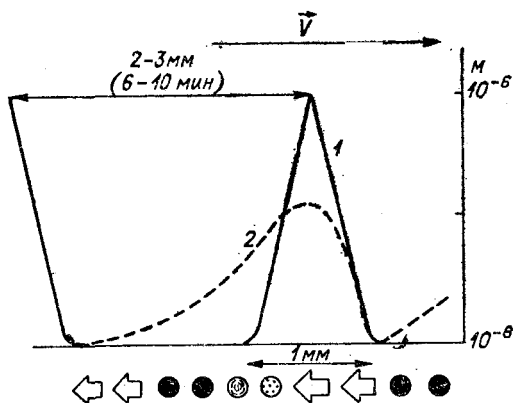


Рис. 7.5. Фронт циклической волны АМФ (1), адаптационный процесс (2) и движение клеток амёбы *D. discoideum*.

В начале исследования целесообразно рассмотреть точечную модель возникновения неустойчивого состояния у амёб с ритмическим испусканием цАМФ.

Экспериментально установлено, что процесс образования цАМФ является автокаталитическим и, кроме того, зависит от концентрации ингибитора U . Зависимость скорости образования цАМФ $f(C, U)$ от концентрации цАМФ C и концентрации ингибитора U показана на рис. 7.6.

Уравнения, описывающие образование и взаимодействие цАМФ и ингибитора, имеют вид [30, 161]

$$\frac{\partial C}{\partial t} = f(C, U) - qC, \quad (7.23)$$

$$\frac{\partial U}{\partial t} = vSC - \omega U,$$

где q , v , ω — кинетические коэффициенты; S — медленно изменяющийся параметр, имеющий смысл концентрации предшественника ингибитора.

На плоскости параметров (C, U) изоклины $\dot{U} = 0$ имеют вид прямых 1—4 (рис. 7.7), изоклина $\dot{C} = 0$ имеет вид кривой $ABMN$.

В положениях 1 и 4 стационарные точки системы асимптотически устойчивы. В положении 3 на участке возрастания изоклины

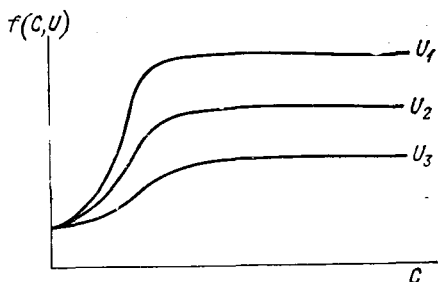


Рис. 7.6. Зависимость скорости производства цАМФ от концентрации цАМФ C и концентрации ингибитора $U (U_1 < U_2 < U_3)$.

точка M колебательно неустойчива. При должном виде функции $f(C, U)$ в системе образуется устойчивый предельный цикл самоподдерживающихся колебаний концентраций C и U . Режим соот-

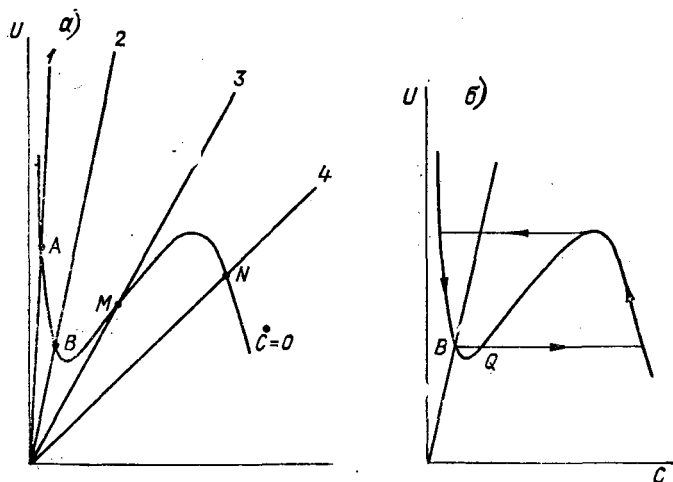


Рис. 7.7. Нульизоклины системы (7.23) на фазовой плоскости (U, C) .

а: 1—4 положения изоклины $\dot{U} = 0$ при четырех значениях управляющего параметра $S_1 > S_2 > S_3 > S_4$; б — фазовая траектория системы (7.23) в ходе релаксации к устойчивой т. В после внешнего возмущения.

ветствует автономному ритмическому испусканию цАМФ и достигается при определенном истощении запаса предшественника ингибитора S . В таком режиме работают клетки, автономно испускающие цАМФ и образующие центры волнового процесса.

На падающем участке изоклины $\dot{C} = 0$ система, как нетрудно видеть, способна к возбуждению внешним стимулом цАМФ конеч-

ной амплитуды. Действительно, в окрестности точки Q (см. рис. 7.7б) сравнительно небольшого начального возмущения ΔC достаточно, чтобы выйти за пределы притяжения стационарной точки B .

В этом случае при релаксации к равновесному состоянию система совершает цикл, в ходе которого сначала нарабатывается, а затем распадается цАМФ. Эта ситуация соответствует реакции возбуждения амёб в ответ на внешнее возмущение.

Таким образом, оба наблюдаемых режима в модели естественно следуют за монотонным изменением параметра S , уменьшение которого зависит от истощения запасов пищи. В местах клеточных сгустков значение S первым становится ниже порога возбуждения (точка M на рис. 7.7), тогда как в остальной части пространства клетки находятся в возбуждённом состоянии.

Определим условия распространения автоколебаний в пространстве. Рассмотрим отдельный сгусток (кластер) клеток, полагая, что приближенно в нем $S = \text{const}$. Поскольку перемещение клеток мало по сравнению с диффузией цАМФ в среде, движением клеток в модели пренебрегаем.

Добавляя к локальной кинетике (7.24) член, отвечающий диффузии цАМФ, получим систему

$$\frac{\partial C}{\partial t} = f(C, U) - qC + D_c \nabla^2 C, \quad (7.24)$$

$$\frac{\partial U}{\partial t} = vSC - \omega U.$$

Граничным условием для кругового кластера будем считать отсутствие диффузионного потока цАМФ:

$$I_c = -D_c \nabla_n C = 0. \quad (7.25)$$

Стационарное состояние системы — точка (C_0, U_0) .

Рассмотрим «мягкий» режим зарождения автоколебаний, ограничиваясь наименьшими нелинейными вкладками в функцию $f(C, U)$. В приближении малых амплитуд функция $f(C, U)$ может быть представлена в виде

$$f(C, U) = f(C_0, U_0) + f'_c c - |f'_u| u - \gamma c^3, \quad (7.26)$$

где $c = C - C_0$; $u = U - U_0$.

При заданной $f(C, U)$ система (7.24) приобретает вид

$$\frac{\partial c}{\partial t} = (f'_c - q)c - |f'_u| u - \gamma c^3 + D_c \nabla^2 c, \quad (7.27)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = v c S - \omega u,$$

или

$$c_{tt} - \rho c_t + 3\gamma c_t c^2 - D_c \nabla^2 c_t + \sigma c + \gamma \omega c^3 - D_c \omega \nabla^2 c = 0, \quad (7.28)$$

где

$$\sigma = \text{Det } \hat{F}, \quad \rho = \text{Spur } \hat{F},$$

$$\hat{F} = \begin{vmatrix} f'_c - q & -|f'_u| \\ \nu S & -\omega \end{vmatrix}.$$

Прежде чем работать с нелинейной моделью (7.27), определим характер поведения малых отклонений от стационарной точки в линейном приближении. Это дает представление о ведущих степенях свободы—«нормальных модах» системы. Пространственная зависимость нормальных мод определяется собственными функциями оператора Лапласа $\nabla^2 = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} r \frac{\partial}{\partial r} + \frac{1}{r^2} \frac{\partial^2}{\partial \varphi^2}$ в области с круговой границей; временная зависимость экспоненциальна. Таким образом, решение линеаризованной системы (7.27) для малых отклонений от

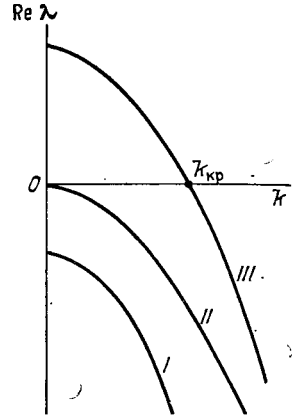


Рис. 7.8. Графический вид дисперсионной зависимости $\text{Re } \lambda(k)$ для линеаризованной системы (7.30).

стационарной точки (C_0, U_0) может быть задано в виде суперпозиции нормальных мод

$$\Psi_{nm} = e^{\lambda(k_{nm})t} I_n(k_{nm}r) e^{in\varphi}, \quad (7.29)$$

где $I_n(k_{nm}r)$ — функция Бесселя n -го порядка; k_{nm} — разрешенные значения волнового числа при заданных граничных условиях (m — номер локального экстремума функции I_n).

Дисперсионное уравнение для $\lambda(k)$ находится после подстановки (7.29) в линеаризованную около (C_0, U_0) систему (7.27). Графический вид зависимости $\lambda(k)$ приведен на рис. 7.8; кривые I, II, III на рисунке соответствуют устойчивости однородного состояния, критической точке и длинноволновой колебательной неустойчивости.

Существенные нормальные моды возмущений однородного состояния — это те из набора (7.29), для которых при заданной степени заkritичности $k_{nm} < k_{кр}$. При любом размере кластера данному условию удовлетворяет мода, соответствующая однородному возмущению $k = 0$. Пока R мало, других мод с положительным инкрементом нет. С увеличением R значения k_{nm} убывают как $1/R$. Захождение в интервал $(0, k_{кр})$ нетривиальных значений волнового

числа происходит в следующем порядке: k_{11} , k_{02} , k_{12} , соответственно моды Ψ_{11} , Ψ_{02} , Ψ_{12} последовательно приобретают положительный инкремент. Иной способ возбуждения той же последовательности состоит в уменьшении бифуркационного параметра p , в этом случае порог $k_{кр}$ сдвигается в область больших k .

По мере увеличения числа нерелаксирующих мод анализ уравнения (7.28) сильно усложняется [164]. Если оставить лишь две моды Ψ_{00} и Ψ_{11} , возбуждающиеся первыми, то уже в этом приближении возможна теоретическая трактовка экспериментально наблюдаемых режимов.

Полное представление решения уравнения (7.28), включающее

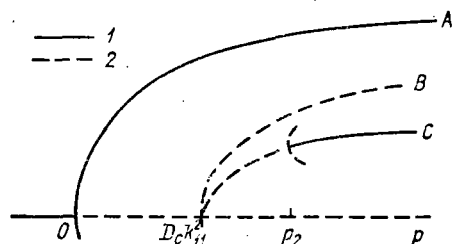


Рис. 7.9. Диаграмма ветвления автоколебательных режимов при увеличении параметра p в (7.30).

1 — устойчивые режимы; 2 — неустойчивые; A — синхронные автоколебания; B — стоячая волна, C — круговая бегущая волна.

все возможные действительные комбинации мод Ψ_{00} и Ψ_{11} , имеет вид

$$c(r, \varphi, t) = S(t) \sin \Omega t + C(t) \cos \Omega t + X^{(1)}(t) I_1(k_{11}, r) \cos \Omega t \cos \varphi + \\ + X^{(2)}(t) I_1(k_{11}, r) \cos \Omega t \sin \varphi + X^{(3)}(t) I_1(k_{11}, r) \sin \Omega t \sin \varphi + \\ + X^{(4)}(t) I_1(k_{11}, r) \sin \Omega t \cos \varphi. \quad (7.30)$$

В силу близости к порогу колебательной неустойчивости зависимость амплитуд от времени должна быть медленной по сравнению с осциллирующей частью.

После подстановки решения (7.29) в (7.28), использования соотношений ортогональности

$$\int_0^{2\pi} d\varphi \psi_i \psi_k = 0, \quad i, k = 0; 1; 2, \quad i \neq k,$$

где $\Psi_0 = 1$, $\Psi_1 = I_1 \sin \varphi$, $\Psi_2 = I_1 \cos \varphi$, отбрасывания высших гармоник, получаем систему обыкновенных дифференциальных уравнений для амплитуд S , C , $X^{(i)}$ ($i = 1; 4$).

Укажем существенные стационарные решения [161].

Первыми при прохождении бифуркационного параметра через нуль из исходного стационарного состояния возникают пространственно-однородные колебания с амплитудой $C = (2p/3\gamma)^{1/2} (S, X^{(i)} = 0)$:

$$c(r, \varphi, t) = C \cos \Omega t, \quad \Omega^2 = \sigma + p\omega, \quad \sigma > 0. \quad (7.31)$$

Данное решение существует при закритической бифуркации $p > 0$, если $\gamma > 0$ (рис. 7.9).

Два других решения отходят от уже неустойчивого однородного состояния при $\rho = \rho_1^c = D_c k_{11}^2$. Это круговая бегущая волна

$$c(r, \varphi, t) = X_1 I_1(k_{11} r) \cos(\Omega t + \varphi), \quad (7.32)$$

где

$$X_1 = \frac{2}{\sqrt{3}} \left(\frac{\mu^3}{\gamma} \frac{\delta_1}{\delta_2} \right)^{1/2}, \quad \mu = \rho - \rho_1^c, \quad \delta_i = \int_0^R I_1^{2i} \frac{dr}{R},$$

и стоячая волна вида

$$c(r, \varphi, t) = X_2 I_1(k_{11} r) \cos \Omega t \cos \varphi, \quad (7.33)$$

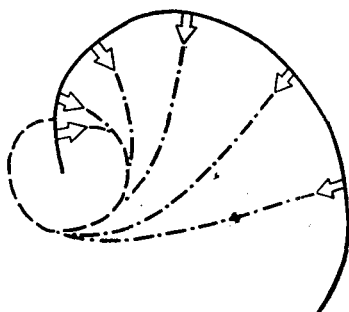


Рис. 7.10. Спиральный фронт концентрационной волны цАМФ, возбуждаемой круговой волной внутри кластера.

Стрелками показаны направления перемещения амёб на переднем фронте волны цАМФ.

где

$$X_2 = \frac{4}{3} \left(\frac{\mu}{\gamma} \frac{\delta_1}{\delta_2} \right)^{1/2}.$$

Остальные стационарные решения получаются из уже перечисленных путем сдвига точки отсчета фазы φ и времени t .

Исследование на асимптотическую устойчивость дает следующие результаты: режим синхронных колебаний (7.31) устойчив в области своего существования, стоячая волна (7.33) — всюду неустойчива, бегущая круговая волна (7.32) становится устойчивой вследствие вторичной бифуркации на определенном удалении от порога зарождения.

В возбудимой среде, окружающей кластер, круговое пятно, колеблющееся как целое, порождает разбегающиеся концентрическими кругами волны, а бегущая по круговой границе кластера волна возбуждения — спиральные вращающиеся волны цАМФ. Градиент концентрации цАМФ в каждой точке агрегационного поля задает вектор клеточных перемещений. Для спирального фронта концентрационной волны цАМФ перемещения амёб происходят по спиральным траекториям, сходящимся к круговой границе кластера (рис. 7.10). Клетки, первоначально находившиеся внутри кластера, двигаясь по градиенту цАМФ, перемещаются к периферии круга, так что на месте прежнего клеточного кластера образуется пустое пространство. Описанные результаты теоретиче-

ского анализа хорошо соответствуют экспериментально наблюдавшимся картинам агрегационного поля амёб *D. discoideum* [161].

Таким образом, модель реакционно-диффузионного типа качественно хорошо описывает спонтанное возникновение коллективных процессов, связанных с химической сигнализацией в популяции подвижных одноклеточных амёб *Dictyostelium discoideum*. Возникновение таких явлений нередко «портит» результаты экосистемных экспериментов, так, например, колебания «хищник—жертва» в системе *Dictyostelium discoideum* — *E. coli*, описанные в п. 4.4, прекратились, по-видимому, именно из-за агрегационного поведения амёб *D. discoideum*.

Агрегационные явления в популяциях исследуются в настоящее время не только на модельной системе *D. discoideum*, но и в сообществах подвижных бактерий *Escherichia coli*, а также на некоторых других биологических объектах.

7.4. «Пятнистые структуры» в биологических сообществах

Агрегирование особей в пространстве может наблюдаться не только в отдельные моменты времени при неблагоприятных условиях среды, но существовать достаточно длительное время, образуя стационарные пространственно неоднородные структуры. Возникновение в популяциях неоднородных структур, обычно имеющих форму «пятен», отражает взаимодействие двух противоположно направленных факторов:

необходимости концентрирования особей одного вида в группы для повышения выживаемости за счет кооперативных эффектов (совместное выделение метаболитов для кондиционирования среды и химической защиты; увеличение надежности сигнального оповещения об опасности, улучшение условий размножения и т. д.);

внутри- и межвидовой борьбы особей за индивидуальное выживание в условиях ограниченных ресурсов пищи и пространства.

Ниже будет рассмотрено явление образования пространственной структуры в водной экосистеме, отражающее особенности пространственной группировки особей в популяциях.

«Пятна» фитопланктона. Внимание гидробиологов давно привлекало необъяснимое явление, наблюдающееся во всех достаточно крупных водоемах — несмотря на подвижность и хорошую перемешиваемость поверхностных слоев воды, «цветение» микроводорослей планктона происходит не равномерно по всей площади водоема, а отдельными «пятнами» размером от нескольких метров до нескольких километров, разделенными пространствами, обедненными планктоном. Наблюдения показали, что «пятнистость» развития водорослей обусловлена не только неоднородностью распределения биогенных элементов и температуры и существует также в местах с исходно равномерным распределением этих показателей. Предпринимались многочисленные попытки объяснить

это явление выеданием водорослей зоопланктоном, которому приписывалась тенденция мигрировать в направлении градиента плотности пищи. Математические модели типа «хищник—жертва» с диффузией и миграцией хищников указывают на возможность существования неоднородных структур [11, 129, 130], тем не менее с биологической точки зрения такое объяснение не может считаться удовлетворительным. Действительно, экспериментально установлено, что зоопланктон активно избегает больших скоплений фитопланктона, поскольку в области пятна цветения создаются высокие концентрации экзометаболитов микроводорослей (фенолы, антибиотики и другие аллелопатические вещества), что в ряде случаев приводит к угнетению и гибели не только зоопланктона, но и рыб [134]. Выеданию зоопланктоном обычно подвергаются разреженные или отмирающие популяции микроводорослей.

Таким образом, «пятнистость» фитопланктона представляет собой, по-видимому, чисто популяционный эффект. Словесная модель появления пятна цветения может быть сформулирована следующим образом. Как было показано в п. 2.8, для перехода популяции микроводорослей в стадию активного роста необходимо наличие определенной минимальной концентрации собственных экзометаболитов в среде. Экзометаболиты выделяются в водную среду самими клетками, при этом время достижения необходимой концентрации определяется, с одной стороны, начальной локальной концентрацией клеток, а с другой стороны — скоростью рассеяния экзометаболитов в окружающей среде. При возникновении локальных благоприятных условий (слабая перемешиваемость вод, микроскопление клеток, повышенная температура) успевают нарабатываться необходимая концентрация экзометаболитов, и начинается экспоненциальное размножение клеток, приводящее к образованию пятна. Косвенным подтверждением описанного механизма является тот факт, что интенсивное цветение в водоеме начинается после нескольких дней теплой и безветренной погоды; с другой стороны, для предотвращения цветения вод в водохранилищах используется метод искусственного интенсивного перемешивания вод.

Дальнейшее увеличение пятна цветения определяется запасом биогенных элементов в воде и скоростью их выедания водорослями. Первоначально в центре пятна микроводоросли размножаются наиболее быстро, по краям — медленнее, затем, после истощения биогенов в центре пятна, водоросли начинают отмирать, пятно принимает вид расходящегося кольца, которое постепенно становится неустойчивым и разрушается.

Полная модель образования и разрушения пятна цветения пока не создана, наиболее близкой по механизму описания процесса является модель Ю. А. Домбровского и Г. С. Маркмана [63, 64].

Двумерная модель распределения фитопланктона в водоеме с учетом диффузии, взаимодействия с метаболитами и потребления лимитирующего биогенного элемента питания может быть опи-

сана следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{\partial X}{\partial t} &= D^X \frac{\partial^2 X}{\partial r^2} + X [-\delta + (\alpha_0 + \gamma M) S], \\ \frac{\partial S}{\partial t} &= D^S \frac{\partial^2 S}{\partial r^2} - (\alpha_0 + \gamma M) X S + C, \\ \frac{\partial M}{\partial t} &= D^M \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} + \beta X - \varepsilon M,\end{aligned}\quad (7.34)$$

где $X(r, t)$ — плотность фитопланктона; $S(r, t)$ — концентрация лимитирующего биогенного элемента; $M(r, t)$ — концентрация метаболитов; D^X и D^S — коэффициенты диффузии для фитопланктона и биогенов; D^M — коэффициент диффузии метаболитов; C — скорость поступления биогенов; β — коэффициент экскреции метаболитов; ε — коэффициент их распада. Зависимость скорости роста α от концентрации метаболитов M предполагается линейной функцией $\alpha = \alpha_0 + \gamma M$.

Если предположить, что метаболиты не влияют на рост водорослей ($\gamma = 0$), то первые два уравнения системы (7.34) отделяются и поведение решений оказывается простым: величины X и S независимо от начальных условий и параметров системы стремятся к распределению, однородному по пространству и стационарному по времени. Аналогичный вид имеют решения модели при $\gamma < 0$ (ингибирующее действие метаболитов).

Наиболее интересные динамические режимы появляются в модели при стимулирующем действии метаболитов: $\gamma > 0$.

При математическом исследовании модели целесообразно перейти к безразмерным переменным

$$\begin{aligned}X &= \frac{C}{\delta} X', \\ S &= \frac{C}{\delta} S', \\ M &= \frac{C}{\delta} M', \\ t &= \frac{1}{\delta} t', \\ r &= \left(\frac{D^M}{\delta}\right)^{1/2} \rho\end{aligned}$$

(далее штрихи у безразмерных переменных будут опускаться). В безразмерных переменных система (7.34) приобретает вид

$$\begin{aligned}\frac{\partial X}{\partial t} &= d_1 \frac{\partial^2 X}{\partial \rho^2} + X [(a + pM) S - 1], \\ \frac{\partial S}{\partial t} &= d_2 \frac{\partial^2 S}{\partial \rho^2} + 1 - (a + pM) X S, \\ \frac{\partial M}{\partial t} &= \frac{\partial^2 M}{\partial \rho^2} + bX - lM,\end{aligned}\quad (7.35)$$

где

$$a = \alpha_0 C / \delta^2, \quad p = \gamma c^2 / \delta^3, \quad b = \beta / \delta, \quad l = \varepsilon / \delta, \quad d_1 = \frac{D^X}{D^M}, \quad d_2 = \frac{D^S}{D^M}.$$

Уравнения (7.35) имеют единственное однородное по пространству решение

$$X_0 = 1, \quad M_0 = \frac{b}{l}, \quad S_0 = \left(a + \frac{pb}{e} \right)^{-1}. \quad (7.36)$$

Изучение модели начнем с рассмотрения точечного варианта системы (7.35), отражающего поведение траекторий во времени. Соответствующая (7.35) система обыкновенных дифференциальных уравнений имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{X} &= X(a + pM)S - X, \\ \dot{S} &= -X(a + pM)S + 1, \\ \dot{M} &= bX - lM. \end{aligned} \quad (7.37)$$

Устойчивость пространственно-однородного решения (7.36) определяется в линейном приближении характеристическим уравнением

$$\lambda^3 + (\mu + l)\lambda^2 + \left[\mu(l + l) - l + \frac{al}{\mu} \right] \lambda + l\mu = 0, \quad (7.38)$$

$$\mu = a + \frac{bp}{l}.$$

При μ , близких к нулю, все $\text{Re } \lambda < 0$, особая точка устойчива. С увеличением μ устойчивость нарушается, критические значения μ можно определить из равенства нулю условия Раусса—Гурвица

$$(l + l)\mu^3 + l(l - l)\mu^2 + l(a - l)\mu + al^2 = 0. \quad (7.39)$$

Это уравнение в зависимости от значений параметров (a, l) либо не имеет ни одного положительного корня, либо имеет два положительных корня: $0 < \mu_{**} < \mu_*$.

Из (7.38), (7.39) следует, что при $\mu < \mu_{**}$ особая точка (7.36) есть устойчивый фокус, при $\mu > \mu_{**}$ — устойчивый узел. При $\mu = \mu_*$ или $\mu = \mu_{**}$, (7.36) — есть особая точка типа «центр». При $\mu_{**} < \mu < \mu_*$ особая точка (7.36) — седло-фокус второго рода (входящий одномерный «ус» и двумерный выходящий); как показали численные расчеты, особая точка в этом случае окружена предельным циклом, на который наматываются все траектории. Форма предельного цикла в проекции на плоскость (X, S) и динамика решений точечной модели (7.37) показаны на рис. 7.11.

Рассмотрим, далее, пространственно-временную динамику модели (7.35). Устойчивость однородного по пространству решения (7.36) будем определять при различных значениях коэффициента экскреции b , который будет бифуркационным параметром.

Вводя возмущения $\xi(\rho, t)$, $\eta(\rho, t)$ ($X = X_0 + \xi$, $S = S_0 + \eta$, $M = M_0 + \zeta$) в (7.35), в линейном приближении получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial t} &= \mu \eta + p \zeta / \mu + d_1 \frac{\partial^2 \xi}{\partial \rho^2}, \\ \frac{\partial \eta}{\partial t} &= -\xi - \mu \eta - p \zeta / \mu + d_2 \frac{\partial^2 \eta}{\partial \rho^2}, \\ \frac{\partial \zeta}{\partial t} &= l(\mu - a) \xi / p - l \zeta + \frac{\partial^2 \zeta}{\partial \rho^2}, \\ \mu &= (a + pb/l) > 0. \end{aligned} \quad (7.40)$$

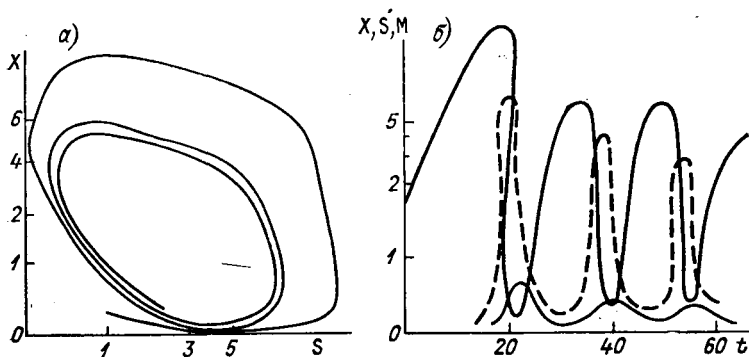


Рис. 7.11. Траектории модели (7.37) на фазовой плоскости (а) и во времени (б).

X — биомасса; M — концентрация лимитирующего биогена; S — концентрация метаболита; $a = 0,1$; $p = 3$; $b = 0,1$; $l = 1$.

Считая для простоты, возмущения периодическими по пространственной координате ρ , решение (7.40) ищем в виде

$$(\xi(\rho, t), \eta(\rho, t), \zeta(\rho, t)) = e^{\lambda t} (\tilde{\xi}, \tilde{\eta}, \tilde{\zeta}) \cos \omega \rho, \quad (7.41)$$

где $\tilde{\xi}$, $\tilde{\eta}$, $\tilde{\zeta}$ — неизвестные числовые коэффициенты, волновое число ω изменяется непрерывно от нуля до бесконечности. Протяженность водоема предполагается достаточно большой.

Подставляя (7.41) в (7.40) и приравнявая нулю определитель полученной однородной системы, получим характеристическое уравнение для определения λ :

$$\begin{aligned} \lambda^3 + \lambda^2 [\mu + l + u(1 + d_1 + d_2)] + \lambda [u^2(d_1 + d_2) + d_1 d_2] + \\ + u [(d_1 \mu + l(d_1 + d_2) + \mu) + \mu + l \mu + l a / \mu - l] + \\ + (\mu + u d_1 \mu + u^2 d_1 d_2)(l + u) - l(1 - a / \mu) u d_2 = 0, \end{aligned} \quad (7.42)$$

где $u = \omega^2$.

При $b = 0$ ($\mu = a$), все $\text{Re } \lambda < 0$ и однородное решение (7.36) устойчиво. С ростом b свободный член в (7.42) меняет знак, проходя при некотором b^* через нуль, что соответствует переходу од-

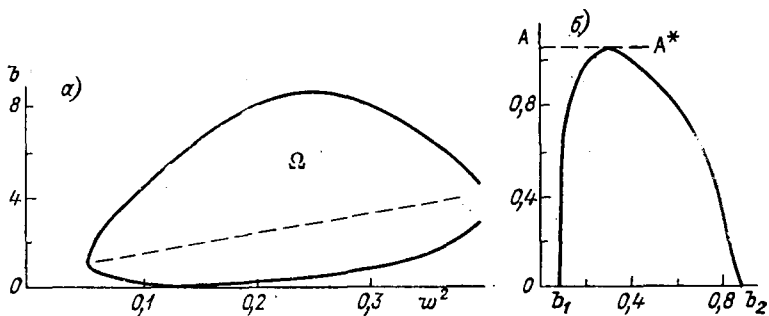


Рис. 7.12. Значения параметров, при которых реализуются устойчивые периодические решения системы (7.34).

α — область существования на плоскости (b, ω^2) при $a = 0,1$; $l = 1$; $p = 1$; $d_1 = 1$; $d_2 = 0$; β — зависимость амплитуды основной гармоники от коэффициента экскреции b .

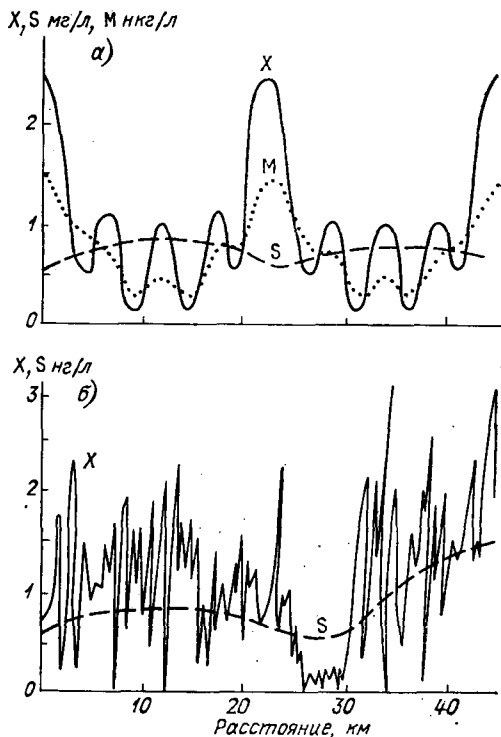


Рис. 7.13. Пространственное распределение компонент экосистемы фитопланктона.

α — расчет по модели (7.34) при $a = 0,1$; $l = 7,2$; $p = 1$; $d_1 = 0,1$; $d_2 = 100$; β — результаты натуральных измерений [63].

ного из корней $\hat{\lambda}$ в правую часть комплексной полуплоскости. В этом случае от (7.36) ответвляется решение системы (7.35) вида $\bar{y} = \bar{\varphi}(\rho)$, где $\bar{\varphi}(\rho)$ — периодическая вектор-функция пространственной координаты. Численный анализ показывает, что при b , близких к b^* , существуют устойчивые периодические по пространству решения системы (7.35); область Ω в плоскости (b, u) , ограничивающая область существования неоднородных по пространству решений нелинейной системы, показана на рис. 7.12 а. Изменение амплитуды решения (первой гармоники в разложении решения в ряд Фурье) в зависимости от b внутри области Ω представлено на рис. 7.12 б. В точке b_1 на границе области Ω происходит мягкое рождение периодического решения из равновесного режима, далее с возрастанием b амплитуда возрастает до A^* , затем уменьшается до нуля в точке b_2 на верхней границе области Ω .

При расчетах стационарного по времени пространственно-неоднородного решения модели (7.35) наиболее интересный результат получается для случая, когда коэффициент диффузии фитопланктона много меньше коэффициента диффузии биогенов, т. е. $d_1 \ll d_2$, что соответствует реальной ситуации. Как видно из рис. 7.13 а, пространственное распределение биогенов в водной среде остается почти однородным, в то время как в распределении планктона выделяются резкие пики. Именно такое распределение наблюдается экспериментально при пространственных замерах численности фитопланктона и концентраций биогенных элементов (рис. 7.13 б).

Глава 8

МОДЕЛИРОВАНИЕ МНОГОВИДОВЫХ ЭКОСИСТЕМ

В предыдущих главах в основном рассматривались динамические модели экосистем, применение которых оправдано при исследовании сравнительно простых систем, состоящих из небольшого числа компонент. В действительности же биотические сообщества могут включать в себя многие миллионы особей, принадлежащих сотням и тысячам видов. Очевидно, что моделирование сложного экологического сообщества путем последовательного динамического описания всех входящих в него видов является крайне неэффективным методом вследствие как чрезмерно большого числа получаемых уравнений, так и отсутствия детальных знаний о поведении и свойствах отдельных видов.

Таким образом, необходима разработка новых подходов к моделированию многовидовых экосистем, позволяющих существенно сократить размерность модели, ввести интегральные параметры для характеристики экосистемы в целом.

8.1. Видовое разнообразие сообществ

Одним из важнейших интегральных параметров биотического сообщества является видовое разнообразие. Разнообразие видов обычно рассматривается в двух аспектах: общее число видов в сообществе (видовое богатство) и относительное распределение видов по численности или биомассе. Математически число видов в сообществе с численностью от N до $N+dN$ может быть выражено формулой

$$dS_T = S(N)dN, \quad (8.1)$$

где $S(N)$ — вероятностная функция распределения видов по численности. При помощи функции $S(N)$ может быть определено как общее число видов S_T , так и суммарная численность особей в сообществе N_T :

$$S_T = \int_0^{\infty} S(N) dN, \quad N_T = \int_0^{\infty} NS(N) dN. \quad (8.2)$$

При дискретном распределении вместо интегралов следует писать суммы, однако при достаточно большом числе особей в популяциях различия между дискретным и непрерывным распределениями становятся несущественными.

Различные формы распределения числа видов. В математической экологии рассматриваются следующие основные типы распределений: логнормальное распределение, распределение сломанного стержня (распределение Мак-Артура), распределение геометрических рядов и логсерий (логарифмических рядов) [61, 144, 247].

В стандартной форме логнормальное распределение имеет вид

$$S(N) = S_0 \exp [-(\ln N - \ln N_0)^2 / (2\sigma^2)], \quad (8.3)$$

где S_0 — максимальное значение $S(N)$ при $N=N_0$; σ — гауссовская ширина распределения.

В экологической литературе для логнормального распределения используются обозначения Престона, предложившего изображать численность видов на шкале

$$R = \log_2 (N/N_0). \quad (8.4)$$

При этом ранги значимости видов (октавы) на оси R соответствуют удваивающимся оценкам значимости при переходе от одной октавы к следующей, т. е. последовательные октавы характеризуют удвоение численности популяций [287]. Колоколообразная нормальная кривая Престона описывает распределение числа видов соответствующих рангов:

$$S(R) = S_0 \exp (-a^2 R^2), \quad (8.5)$$

где $a = (2\sigma^2)^{-1/2}$.

В соответствии с (8.2) общее число видов в сообществе

$$S_T \approx S_0 \pi^{1/2} / a \approx (\pi^{1/2} / a) \exp (a^2 R_{\max}^2). \quad (8.6)$$

При логнормальном распределении весьма мало видов с очень высокой значимостью и очень малочисленных, но много видов со средней значимостью. В общем случае логнормальное распределение двухпараметрическое. Однако на практике широкое распространение получило так называемое каноническое логнормальное распределение, использующее один независимый параметр. Меем показано, что каноническая гипотеза Престона, вероятно, является следствием математических свойств логнормального распределения [247]. Например, в диапазоне от 20 до 10^4 видов параметр ширины распределения a изменяется от 0,30 до 0,13, т. е. малочувствителен к изменению числа видов и может быть в среднем принят равным $a=0,2$. В соответствии с центральной статистической предельной теоремой логнормальное распределение может наблюдаться, когда относительная значимость видов управляется большим числом независимых факторов.

Рассмотрим уравнение роста популяции

$$dN_i/dt = r_i(t) N_i, \quad (8.7)$$

где $r_i(t)$ — скорость роста. Интегрируя (8.7), получим

$$\ln N_i(t) = \ln N_i(0) + \int_0^t r_i(t') dt'. \quad (8.8)$$

Если интеграл от скорости роста в (8.8) является суммой случайных величин, то по центральной предельной теореме он будет нормальной функцией. Следовательно, $\ln N_i(t)$ будет нормально распределенной величиной, что дает логарифмически нормальное распределение для численностей популяций.

Логнормальное распределение подтверждается для разных групп организмов (обычно при выборках, содержащих более

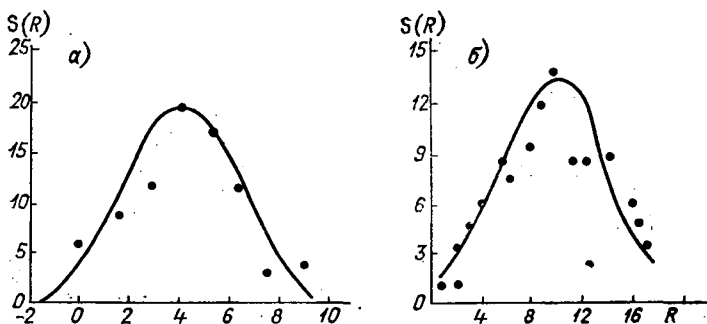


Рис. 8.1. Примеры логнормального распределения обилия видов для гнездящихся птиц [287] (а) и растений смешанных лесов (б) [324].

100 видов): птиц, пчел, муравьев, диатомовых водорослей, растений и др. (рис. 8.1).

Распределение сломанного стержня является значительно более выровненным, чем логнормальное. Оно характеризуется одним параметром, общим числом видов в сообществе S_T

$$S(N) = [S_T(S_T - 1)/N_T] (1 - N/N_T)^{S_T - 2}. \quad (8.9)$$

Более обычна дискретная форма представления распределения, предложенная Мак-Артуром [236]

$$N_i = (N_T/S_T) \sum_{n=i}^{S_T} 1/n. \quad (8.10)$$

Для $S_T \gg 1$

$$N_i = (N_T/S_T) \ln(S_T/i). \quad (8.11)$$

С биологической точки зрения распределение сломанного стержня можно наблюдать для сравнительно гомогенных групп видов, случайно распределяющих между собой некоторое фиксированное количество управляющего ресурса (который геометрически представляется в форме некой палки, на которой случайно выбира-

ются ($S_T - 1$) точек, после чего палка (стержень) в этих точках разламывается). Длина получающихся при этом частей (отрезков) стержня пропорциональна обилию вида (8.10).

В отличие от логнормального распределения, где действует много независимых факторов, распределение сломанного стержня характеризуется одним управляющим ресурсом. В природных условиях это распределение наблюдается в статистике небольших учетов для таксономически родственных организмов гомогенных сообществ, например, для гнездящихся птиц ограниченных участков леса, хищных брюхоногих моллюсков и рыб (рис. 8.2). Модель сломанного стержня может привести к недооценке наиболее многочисленных видов и переоценке наименее обильных.

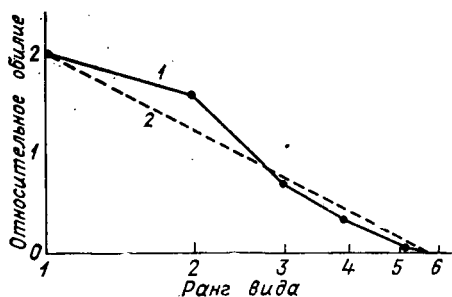


Рис. 8.2. Примеры распределения видового обилия типа сломанного стержня для рыбы (*Percidae*).

1 — наблюдаемое распределение, 2 — ожидаемое [219].

Распределения геометрических и логарифмических рядов характеризуются двумя параметрами. В частности, для распределения логарифмических рядов (логсерий) имеет место выражение

$$S(N) = \alpha X^N / N, \quad (8.12)$$

где α и X — параметры распределения; N — численность популяции (целое положительное число). Общее число видов определяется соотношением

$$S_T = -\alpha \ln(1 - X). \quad (8.13)$$

Величина S_T может быть выбрана в качестве одного из двух параметров распределения.

Для распределений геометрических и логарифмических рядов характерно очень сильное доминирование видов. Эти распределения могут проявляться для сообществ с одним управляющим ресурсом и иерархическим делением экологической ниши, когда наиболее доминирующий вид занимает некоторую k -ю часть ниши, следующий по рангу вид занимает часть k от оставшегося объема ниши и т. д. В результате получается распределение обилия видов в форме геометрической прогрессии, или статистически более реалистичное распределение логсерий. В природных условиях эти распределения наблюдаются весьма редко, например, для некоторых сообществ растений, обитающих в суровых условиях среды,

а также для некоторых групп насекомых на ранних стадиях сукцессии [61].

На практике для наглядного представления разнообразия видов строятся графики, где по оси ординат (обычно в логарифмическом масштабе) откладывается численность (биомасса, продуктивность, или другие меры значимости видов), а по оси абсцисс — ранжированная последовательность видов от наиболее обильного до самого малочисленного. Примеры различных типов кривых

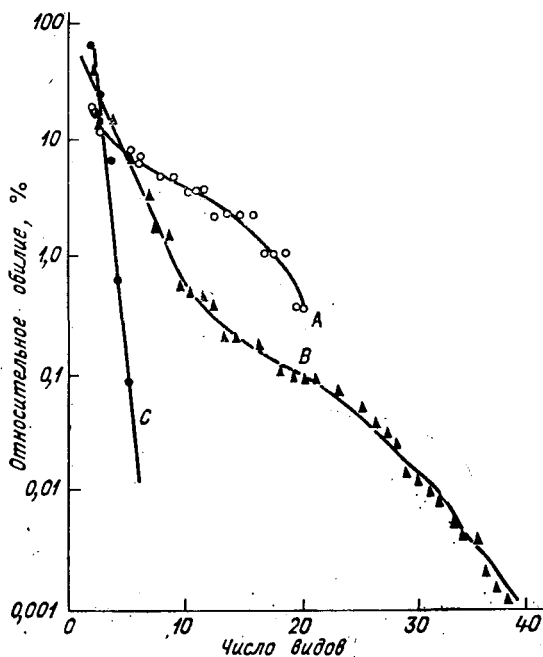


Рис. 8.3. Кривые относительной значимости видов для природных сообществ [247].

значимости видов представлены на рис. 8.3 [247]. Кривая А характеризует распределение типа сломанного стержня. Она построена по данным наблюдений за численностью видов в относительно небольшом сообществе птиц. Кривая С иллюстрирует распределение геометрических серий и получена для субальпийского сообщества растений. Наконец, кривая В выражает логнормальное распределение для сообщества растений в опадающем лесу. Хорошо видно, что форма логнормального распределения является промежуточной между наиболее выровненным распределением сломанного стержня и круто спадающим распределением геометрических серий. Кривые значимости видов характеризуют как видовое богатство, так и относительное обилие видов. Чем выше кривая, и чем более она пологая, тем больше при данном числе

видов видовое разнообразие. Крутизна кривой усиливается при уменьшении разнообразия и увеличении доминирования видов. В стрессовых ситуациях вид кривой заметно меняется, она становится более крутой. В этом плане кривые значимости видов могут использоваться для оценки воздействия антропогенных факторов на видовую структуру сообществ.

Индексы видового разнообразия. Для количественного описания видового разнообразия предложен ряд показателей [105, 144, 247]. Наибольшее распространение в качестве меры разнообразия получил заимствованный из теории информации индекс Шеннона

$$H = - \sum_{i=1}^{S_T} p_i \ln p_i, \quad (8.14)$$

где $p_i = N_i/N_T$ — относительная численность каждого вида. При вычислении H иногда применяют логарифм с основанием два для оценки величины индекса в битах. Для оценки выровненности распределения видов используется индекс Пиелу

$$l = H / \ln S_T. \quad (8.15)$$

Значения индекса Шеннона могут быть определены для различных типов распределения $S(N)$ по следующей формуле:

$$\langle H \rangle = - \int (N/N_T) \ln (N/N_T) S(N) dN. \quad (8.16)$$

Для ожидаемой дисперсии статистических флуктуаций имеет место выражение

$$\sigma_H^2 = \int [(N/N_T) \ln (N/N_T)]^2 S(N) dN - \langle H \rangle^2 / S_T. \quad (8.17)$$

Таблица 8.1

Значения индекса видового разнообразия H для $S_T \gg 1$ [247]

Распределение числа видов	Среднее значение индекса H
Логнормальное (параметр γ)	$(1 - \gamma^2) \ln S_T$ (малые γ)
	$2\gamma\pi^{-1/2} \sqrt{\ln S_T}$ ($\gamma \approx 1$)
	Const (большие γ)
Каноническое логнормальное	$2\pi^{-1/2} \sqrt{\ln S_T}$
Однородное	$\ln S_T$
Сломанного стержня	$\ln S_T - 0,42$
Геометрических рядов (параметр k)	$\text{Const} = -\frac{1}{k} \ln(1 - k) + \ln\left(\frac{1 - k}{k}\right)$
Логсерий (параметр α)	$\text{Const} = \ln \alpha + 0,58$

Примечание. Параметр общего логнормального распределения $\gamma = \ln 2 / (2\alpha\sqrt{\ln S_0})$.

Результаты расчета кривых зависимости H от S_T показывают, что кривые являются практически неразличимыми при относительно небольшом числе видов в сообществе. Аналитические аппроксимации при $S_T \gg 1$ для различных типов распределений представлены в табл. 8.1. Однородное распределение и распределение сломанного стержня являются более разнообразными (имеют большие значения H), чем логнормальное распределение (с $\gamma=1$), которое в свою очередь является более разнообразным, чем распределение геометрических рядов или логсерий. Однако при небольшом числе видов индекс разнообразия H является нечувствительным к характеру распределения [247]. Кривые зависимости

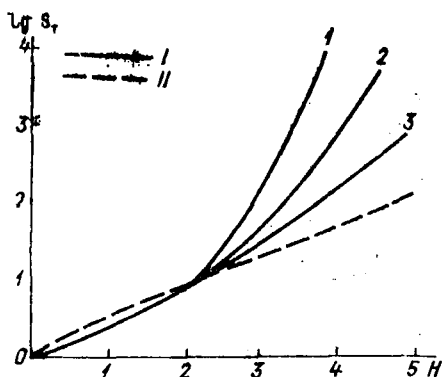


Рис. 8.4. Значение индекса разнообразия Шеннона H в зависимости от общего числа видов S_T .

1 — логнормальное распределение: 1) $\gamma = 1,3$; 2) $\gamma = 1,0$ — каноническое распределение; 3) $\gamma = 0,7$; II — распределение «сломанного стержня» [247].

$H(S_T)$ для логнормального распределения и распределения сломанного стержня представлены на рис. 8.4. При большом числе видов $S_T \gg 1$ для оценки статистических флуктуаций σ_H для распределения сломанного стержня имеем

$$\sigma_H/H \sim 1/\sqrt{S_T}. \quad (8.18)$$

Для канонического логнормального распределения

$$\sigma_H/H \sim 0,9/\ln S_T. \quad (8.19)$$

Широкое распространение получил также индекс доминирования Симпсона

$$C = \sum_{i=1}^{S_T} p_i^2. \quad (8.20)$$

Величина C тем больше, чем сильнее доминирование одного или нескольких видов. Величина, обратная индексу Симпсона $D=1/C$ (или $1-C$), может быть использована в качестве индекса видо-

вого разнообразия. Индекс D проявляет более сильные различия между различными типами распределений, чем H . В табл. 8.2 приведена асимптотика D при достаточно большом числе видов $S_T \gg 1$. Можно показать, что индексы разнообразия H и D коррелируют между собой (табл. 8.3). Нетрудно видеть, что распределения сломанного стержня, геометрических и логарифмических рядов дают сходные отношения зависимостей $H(S_T)$, тогда как логнормальное распределение приводит к иному типу зависимости.

Таблица 8.2

Асимптотические оценки индекса разнообразия D при $S_T \gg 1$ [247]

Тип распределения	Среднее значение	
Логнормальное (параметр γ)	$\text{Const} (S_T)^{2(1-\gamma)^2}$	$(\gamma < 1)$
	$\frac{(2\gamma - 1)\gamma}{(\gamma - 1)^2 \ln 2}$	$(\gamma > 1)$
Каноническое логнормальное	$\pi \ln S_T / \ln 2$	$(\gamma = 1)$
Однородное	S_T	
Сломанного стержня	$S_T/2$	
Геометрических рядов (параметр k)	$(2 - k)/k$	
Логсерий (параметр α)	α	

Таблица 8.3

Асимптотическая зависимость между индексами разнообразия H и D при $S_T \gg 1$ [247]

Тип распределения	Асимптотика $H(D)$
Каноническое логнормальное	$H = (2/\pi) (D \ln 2)^{1/2}$
Однородное	$H = \ln D$
Сломанного стержня	$H = \ln D + 0,27$
Геометрических рядов	$H = \ln D + 0,31$
Логсерий	$H = \ln D + 0,58$

Об области применимости информационной меры разнообразия. Можно показать, что максимальному значению индекса разнообразия отвечает такая структура сообщества, при которой все виды имеют одинаковую значимость и не существует доминирующих видов. Однако данные наблюдений свидетельствуют об обратном: природные сообщества имеют четкую иерархическую структуру со сравнительно небольшим числом массовых видов и

большой группой относительно малочисленных видов. Таким образом, ситуации, характеризующиеся максимальными значениями H , нереалистичны. Вместе с тем в ряде случаев, в частности, на ранних стадиях развития сообществ, действительно наблюдается увеличение индекса видового разнообразия H . Кроме того, при нарушении устойчивости сообщества зачастую имеет место снижение разнообразия, т. е. в определенных условиях изменения разнообразия H могут быть связаны с устойчивостью и направленностью развития сообществ. Для корректного использования индекса разнообразия Шеннона необходимо иметь четкое представление об области применимости информационной меры к описанию биотических сообществ. Эта мера (информационная энтропия) используется в задачах статистической физики и теории информации для описания ансамблей слабовзаимодействующих объектов. Однако, биотические сообщества, как правило, представляют собой системы с определяющим значением межвидовых связей, т. е. системы с сильными взаимодействиями. Интуитивно границы применимости информационной энтропии осознаются многими исследователями, которые используют индексы разнообразия для описания отдельных частей сообщества или таксономических групп и не определяют видовое разнообразие всей экосистемы в целом.

Для учета иерархической структуры сообщества и взаимосвязей между видами предложено модифицировать информационную меру разнообразия Шеннона [130, 304]:

$$\tilde{H} = - \sum_i \varphi_i \ln \varphi_i, \quad (8.21)$$

где

$$\varphi_i = p_i I_i / I, \quad I = \sum p_i I_i, \quad p_i = N_i / N, \quad I_i = \sum_j I_{ij}.$$

Здесь I_{ij} — трофический индекс i -го вида в j -й цепи (общее число звеньев, связывающих все вершины данной трофической цепи и предшествующих i -й вершине); I_i — общий трофический индекс i -го вида; I — сложность сообщества; φ_i — трофическая частота i -го вида, учитывающая не только обилие (относительную численность вида N_i), но и его роль в трофической структуре сообщества.

Можно показать, что максимальной величине разнообразия \tilde{H}_{\max} отвечает структура с различными значениями численности видов. При этом наблюдается распределение, напоминающее реально наблюдаемые пирамиды численностей (биомасс) видов.

Разнообразие и устойчивость. Распространено мнение, что более сложные по своей видовой структуре сообщества являются и более устойчивыми. Полагается, что с учетом различий в приспособленности видов к изменениям окружающей среды, более многочисленные по видовому составу сообщества лучше приспособлены к воздействию возмущающих факторов, чем сообщества из малого числа видов. Однако в действительности связь между разнообразием и устойчивостью оказывается более сложной [105, 130]. Дей-

ствительно, многие стабильные экосистемы (такие, как коралловые рифы) обладают высоким видовым разнообразием. Вместе с тем, многочисленные виды, вступая в конкурентную борьбу, могут дестабилизировать экосистему. В природных условиях практически никогда не достигается максимально возможное разнообразие H , т. е. одинаковая значимость всех видов. Реально достижимые индексы разнообразия не превышают 80 % максимальной выровненности [105]. На основании математических моделей и эмпирических данных высказано предположение о возможном возрастании стабильности системы при увеличении ее видового

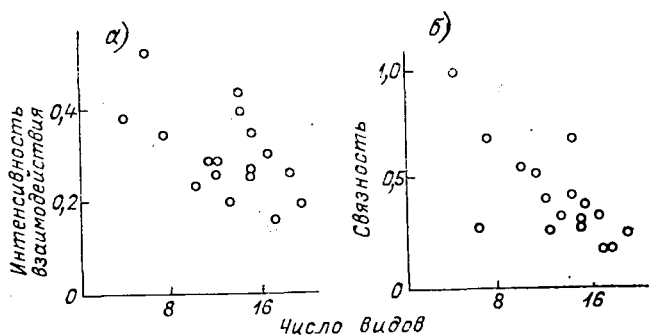


Рис. 8.5. Интенсивность взаимодействия (а) и связность (б) для луговых травостоев [251].

разнообразия, если при этом происходит уменьшение средней связности (характеризующей число пищевых связей относительно общего возможного их числа) или средней силы взаимодействия между связанными видами [33]. Мак-Нафтоном [251] показано, что в исследованных им 17 луговых травостоях при возрастании числа видов сосудистых растений уменьшаются как интенсивность взаимодействия между видами, так и связность, при этом произведение связности на число видов оставалось сравнительно постоянным (4,7) при изменении S_T от 4 до 19 видов (рис. 8.5). Аналогичная зависимость получена также для ряда других сообществ [176]. В основе механизма, удерживающего произведение связности на число видов примерно на одном уровне, вероятно, лежит тенденция к организации биотических сообществ в некоторые субъединицы или гильдии видов, взаимосвязанных в качестве элементов саморегулирующейся подсистемы.

8.2. Статистическая механика вольтерровских систем

При изучении экосистем исследователи часто имеют дело с ансамблем видов, различающихся начальными условиями. Так, устойчивые океанические сообщества пелагиали, как правило, су-

ществуют только при стабильных круговоротах воды. Такие круговороты возникают вследствие крупномасштабных движений океанических вод, способствующих разделению толщи воды на естественные объемы, в которых абиотические факторы формируют разные условия и где обитают различные сообщества [66]. Поскольку измерения гидробиологических параметров производятся обычно с борта корабля, или какого-либо другого объекта, мимо которого течение пронесет сообщества с разными начальными условиями, в данном случае исследуется ансамбль сообществ. Еще одним примером ансамбля сообществ могут служить сообщества микроорганизмов перифитона, развивающиеся на погружаемых в воду в разные моменты времени предметах [53]. Другой причиной, обуславливающей разброс параметров сообщества и также приводящей к понятию ансамбля, является случайная составляющая в характеристиках физического состояния водных масс. Следует также иметь в виду, что уже трех- и четырехмерные нелинейные динамические модели в ряде случаев имеют странные аттракторы в фазовом пространстве, т. е. демонстрируют хаотическое поведение (см. гл. 5).

А. Лотка одним из первых обратил внимание на возможность использования для описания биотических сообществ методов статистической физики [231]. Статистическая механика сообществ для специального класса моделей вольтерровского типа была построена Э. Кернером [215, 216].

Рассмотрим сообщество, состоящее из n видов с численностями (биомассами) N_i ($i=1, n$). Предполагается, что поведение численностей видов во времени описывается уравнениями

$$dN_i/dt = \varepsilon_i N_i + \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_i N_j, \quad (8.22)$$

где ε_i , β_i и α_{ij} — коэффициенты системы. Коэффициенты ε_i определяют изменения численности организмов i -го вида в отсутствие других видов, они могут быть положительными или отрицательными. Однако все ε_i не могут быть одного знака в реально существующих системах, так как при отрицательных значениях ε_i все виды исчезают с течением времени, а при положительных значениях ε_i происходит бесконечное нарастание численностей видов. Сумма в правой части уравнения (8.22) отражает трофическое взаимодействие i -го вида с остальными видами. В. Вольтерра предположил, что матрица взаимодействия антисимметрична: $\alpha_{ij} = -\alpha_{ji}$. Если считать, что межвидовые взаимодействия полностью определяются коэффициентами α_{ij} (при $\beta_i=1$), то из антисимметрии матрицы взаимодействий следует, что коэффициенты потребления и усвоения пищи одинаковы, т. е. вся поедаемая биомасса жертвы переходит в биомассу хищника. Поскольку последнее неверно, для каждого вида вводятся коэффициенты эквивалентности β_i .

Следует отметить, что при формулировке уравнений (8.22) в явной или неявной форме сделан ряд допущений, накладывающих серьезные ограничения на область их применимости: предполагается неограниченность пищевых ресурсов для жертв; предполагается постоянство экологических коэффициентов во времени; не учитывается фактор насыщения в пищевых взаимодействиях между хищниками и жертвами; не учитывается временное запаздывание во взаимодействиях между видами; предполагается пространственная однородность в распределении видов. Несмотря на эти упрощения, модель Вольтерра на качественном уровне объяснила ряд экспериментальных явлений в динамике численностей взаимодействующих видов. Благодаря своей физичности и относительной простоте уравнения Вольтерра явились удобным модельным объектом, сыгравшим важную роль в развитии необходимой интуиции для понимания поведения природных экосистем.

Еще В. Вольтерра [45] обратил внимание на аналогию уравнений (8.22) с уравнениями классической механики. Однако в том виде, как они записаны, эта аналогия не прослеживается достаточно четко, так как физически осмысленные значения переменных могут быть только положительными, в механике же координаты и скорости принимают как положительные, так и отрицательные значения. Следуя Э. Кернеру, для преодоления этой трудности удобно перейти в (8.22) к новым переменным

$$v_i = \ln(N_i/q_i), \quad (8.23)$$

где q_i — положительные стационарные решения (8.22):

$$\varepsilon_i \beta_i + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} q_j = 0. \quad (8.24)$$

Отметим, что уравнения (8.24) в силу антисимметрии матрицы α_{ij} имеют решения только для случая четного числа видов. Это является недостатком модели.

В новых переменных уравнения (8.22) примут вид

$$\beta_i \, dv_i/dt = \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} q_j (e^{v_j} - 1). \quad (8.25)$$

Переменные v_i в физической области меняются от $-\infty$ до $+\infty$. Умножая (8.25) на $q_i(e^{v_i} - 1)$ и суммируя по i от 1 до n с учетом антисимметрии α_{ij} , получаем

$$\sum_{i=1}^n \beta_i q_i (e^{v_i} - 1) \, dv_i/dt = 0,$$

или, после интегрирования

$$H = \sum_{i=1}^n \tau_i (e^{v_i} - v_i) = \text{const}, \quad (8.26)$$

где $\tau_i = \beta_i q_i$. Уравнения движения (8.22) могут быть теперь переписаны в виде, напоминающем уравнения Гамильтона:

$$dv_i/dt = \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \partial H / \partial v_j, \quad (8.27)$$

где $\gamma_{ij} = \alpha_{ij} / \beta_j$. Интеграл движения H имеет все свойства гамильтониана в механике.

По аналогии с механикой оказывается возможным ввести и лагранжиан

$$L = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n \gamma_{ij}^{-1} v_i \dot{v}_j - H. \quad (8.28)$$

Рассмотрим ансамбль биотических сообществ, описываемых уравнениями (8.25), но различающихся начальными условиями. В фазовом пространстве состояние каждого из сообществ представляет собой точку, а состояние ансамбля — ансамбль точек. Если взять достаточное число биологических ассоциаций, то в фазовом пространстве, следуя Дж. В. Гиббсу, можно ввести жидкость с плотностью $\rho(v_1, v_2, \dots, v_n)$, которая описывает поведение ансамбля. Так как число точек в ансамбле не изменяется (жидкость нигде не порождается и не уничтожается), можно записать уравнение неразрывности

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \sum_{i=1}^n \frac{\partial \rho}{\partial v_i} \frac{dv_i}{dt} + \sum_{i=1}^n \rho \frac{\partial}{\partial v_i} \frac{dv_i}{dt} = 0. \quad (8.29)$$

Последняя сумма в (8.29) исчезает в силу антисимметрии α_{ij} , т. е. $\alpha_{ii} = 0$. Таким образом, для исследуемой системы выполняется теорема Лиувилля.

По аналогии со статистической механикой могут быть введены микроканонический и канонический ансамбли с соответствующими функциями распределения

$$\begin{aligned} \rho &= \rho_0 \delta(H - H_0), \\ \rho_v &= \exp[(\Psi - H_v)/\theta], \end{aligned} \quad (8.30)$$

где $\delta(H - H_0)$ — функция Дирака; H_v — величина H для подсистемы, состоящей из v видов, выбранных из системы, содержащей n видов; θ — универсальный параметр; Ψ — выбирается из условия нормировки канонического распределения.

Величина $\rho_v(v_1, v_2, \dots, v_v) d\Gamma_v$ представляет собой вероятность того, что член ансамбля (в статистическом равновесии) будет находиться в объеме $d\Gamma_v$ около точки (v_1, v_2, \dots, v_v) . Для среднего значения функции $f(v)$ имеем

$$\bar{f} = \int f \rho_v d\Gamma_v. \quad (8.31)$$

В частности, для отклонений от стационарных значений $y_i = N_i - q_i$ имеют место следующие выражения:

$$\begin{aligned} \langle y_i \rangle &= 0, \\ \langle y_i^2 \rangle &= \theta q_i / \beta_i, \\ \langle y_i^p \rangle &= \frac{\theta}{\beta_i} (p-1) [\langle y_i^{p-1} \rangle + q_i \langle y_i^{p-2} \rangle], \\ \langle f_1(y_1) \dots f_n(y_n) \rangle &= \langle f_1(y_1) \rangle \dots \langle f_n(y_n) \rangle. \end{aligned} \quad (8.32)$$

Из (8.32) следует, что среднее по ансамблю от N_i есть q_i :

$$\langle N_i \rangle = q_i. \quad (8.33)$$

Для средних по времени имеем

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \int_0^T \frac{d \ln N_i}{dt} dt \rightarrow 0. \quad (8.34)$$

Поэтому в (8.22)

$$\varepsilon_i + \frac{1}{\beta_i} \sum_{i=1}^n \alpha_{ij} \frac{1}{T} \int_0^T N_j dt \rightarrow 0, \quad (8.35)$$

откуда следует, что

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T N_j dt = q_i, \quad (8.36)$$

т. е. средние по ансамблю и по времени значения N_i равны между собой. Однако, как будет показано ниже, эргодичности все же нет, так как для более высоких моментов равенство средних по ансамблю и средних по времени не выполняется.

Для выяснения физического смысла параметра θ (аналога «температуры» биотического сообщества) выразим его в (8.32) в явном виде:

$$\theta = \frac{\beta_i}{q_i} \langle y_i^2 \rangle = \frac{\beta_i}{q_i} \overline{(N_i - q_i^2)}. \quad (8.37)$$

Иными словами, «температура» сообщества измеряется одним числом, общим для всех видов, которое определяется средним квадратом отклонения N_i от его стационарного значения.

Исходя из распределения (8.30) могут быть получены все основные термодинамические соотношения. Э. Кернер нашел аналог закона Дюлонга — Пти, общее правило термодинамического смещения сообществ с разными «температурами», аналоги энтропии и свободной энергии.

Интегрируя фазовую плотность распределения по всем координатам, кроме одной, Э. Кернер получил распределение, аналогич-

ное известному распределению Максвелла—Больцмана в статистической механике:

$$P(n_i) dn_i = \text{const } n_i^{X_i-1} \exp(-X_i n_i) dn_i, \quad (8.38)$$

$$X_i = \beta_i q_i / \theta.$$

При очень больших θ распределение (8.38) сводится к распределению Фишера, примененному для описания обилия разных видов тропических бабочек (рис. 8.6) [190]. Другие типы распределения для обилия видов были рассмотрены выше в п. 8.1. Распределение Фишера удовлетворительно описывает некоторые типы выборок и соответствует части кривой логарифмически нормального распределения при высоких значениях обилия [247]. Теоретические представления, разработанные Э. Кернером, применялись для изучения осцилляторных свойств решений вольтерровских уравнений и оценки стабильности экосистем [135, 215]. Б. Гудвин [55] использовал идею, аналогичную идее Э. Кернера, для построения

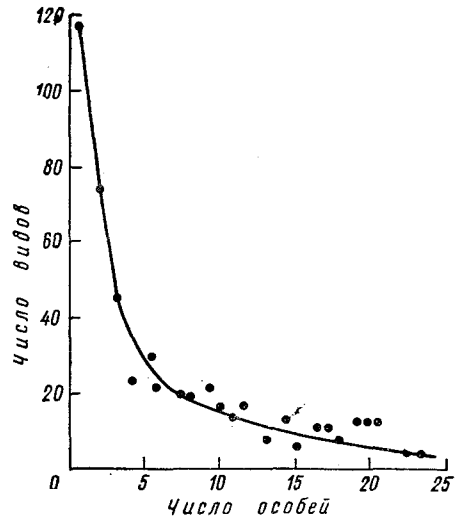


Рис. 8.6. Распределение Фишера для обилия тропических бабочек [190].

статистической механики биохимических систем. Были предложены также и другие статистические характеристики для описания сообществ, например информационная мера видового разнообразия, базирующаяся на понятии ансамбля слабо взаимодействующих объектов (см. п. 8.1).

• **Неэргодичность вольтерровских систем.** Подход Э. Кернера основан на формальном перенесении методов классической статистической механики на описание ансамблей сообществ. Таким образом, вопросы обоснования теории Э. Кернера, так же, как и в статистической механике, упираются в доказательство свойств размешивания и эргодичности решений уравнений В. Вольтерра, причем эти вопросы в экологии имеют гораздо большее значение, чем в физике. Как правило, физические системы имеют короткие времена релаксации — порядка долей секунды. Например, время релаксации по скоростям молекул идеального газа составляет около 10^{-9} с. Биологические системы обладают гораздо большими характерными временами. Так, одно из самых коротких характерных времен в экологии — время деления некоторых видов бакте-

рий составляет 20 мин. Для многих видов время жизни поколения измеряется годами.

Макроскопическое поведение физических систем характеризуется необратимостью. Это означает, что функция распределения по состояниям с течением времени стремится к равновесной. Для экосистем вопросы, связанные с экспериментальной проверкой установления статистической необратимости, изучены недостаточно. Работы Э. Кернера подвергались критике за то, что в них равновесное распределение Гиббса было распространено на описание неравновесных флуктуаций [52].

Предпринимались попытки обосновать работы Э. Кернера [198]. В частности, было показано, что если число видов достаточно велико и частоты колебаний системы вблизи стационарного состояния являются независимыми случайными величинами, фазовые средние удовлетворяют уравнениям для временных средних. Однако эргодичность, утверждающая равенство временных и фазовых средних при бесконечно больших временах, не объясняет процесс релаксации. Например, можно представить систему, траектория которой заполняет поверхность заданной энергии подобно тому, как медленно прецессирующий эллипс заполняет площадь кольца. При усреднении за очень большой промежуток времени равенство временных и фазовых средних будет выполняться, но за малое время такое равенство не будет выполнено даже приблизительно. Чтобы время релаксации имело разумное значение, система должна обладать свойством «размешивания» [82]. Для систем размешивающегося типа близкие вначале траектории в фазовом пространстве расходятся очень быстро, так что расстояние между ними возрастает по экспоненциальному закону. Если расстояние между траекториями не меняется или уменьшается, то статистическое рассмотрение системы не имеет смысла. В общем случае свойство размешивания оказывается тесно связанным со свойствами кривизны конфигурационной поверхности $H = \text{const}$. Можно показать, что для уравнений вольтерровского типа вблизи стационарного состояния условие размешиваемости не выполняется [198]. Из (8.25) нетрудно получить уравнение для расстояния Δv_i между фазовыми точками на двух разных траекториях v_i и v'_i , которые выходили из близких друг к другу точек в начальный момент времени:

$$\beta_i \frac{d}{dt} \Delta v_i = \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} q_j (e^{v_j} - e^{v'_j}). \quad (8.39)$$

Умножив левую и правую части этого выражения на $q_i (e^{v_i} - e^{v'_i})$ и просуммировав по i при малых Δv_i , получим

$$\sum_{i=1}^n \beta_i q_i \frac{\Delta v_i^2}{2} = \text{const}. \quad (8.40)$$

С другой стороны, вблизи стационарных состояний для самих траекторий будем иметь

$$H = \sum_{i=1}^n \beta_i q_i (1 + v_i^2/2) = \text{const.} \quad (8.41)$$

Сравнение (8.41) и (8.40) показывает, что если начальные значения $|\Delta v_i|$ малы по сравнению с v_i , то траектории никогда не разойдутся достаточно далеко, т. е. размешивания нет.

Как показано в [62, 198], вблизи стационарного состояния система уравнений (8.22) также оказывается и неэргодичной.

Сказанное выше не означает, что для описания сообществ нельзя вводить вероятностную функцию распределения. Переход к статистическому описанию неравновесных сообществ может быть произведен различными способами: при помощи уравнения Фоккера—Планка [198], теории А. А. Власова [43], аппарата кинетических уравнений для систем многих частиц [107], метода неравновесного статистического оператора [69]. И. П. Павлоцким получены общие решения кинетических уравнений динамических вольтерровских моделей сообществ в приближениях А. А. Власова и Л. Больцмана [107]. Показано, что статистическое описание не дает для вольтерровских моделей экосистем новых результатов по сравнению с динамическим описанием и не приводит автоматически к сокращению описания экологических систем.

Таким образом, необходима разработка новых методов статистического описания экосистем, более адекватных природе биотических сообществ.

8.3. Кинетические уравнения для описания макродинамики многовидовых экосистем

Несмотря на то что прямое перенесение методов статистической физики на исследование многовидовых биотических сообществ встречается с трудностями, можно построить теоретический аппарат для описания макроскопических экологических величин, характеризующих поведение системы в целом. Обычно при разработке имитационных моделей природных экосистем в качестве макропараметров выбираются биомассы или численности популяций трофических уровней (экологических групп), в которые включаются виды с однотипными пищевыми связями. В качестве критериев, по которым вычленяют экологические группы, как правило, используют: особенности пространственного распределения и сезонной динамики развития видов; идентичность функциональной зависимости от абиотических параметров среды; сходство процессов обмена веществом и характера взаимодействий с другими компонентами системы; принадлежность к определенному трофическому уровню и т. п.

При выделении экологически однородных групп таксономические различия могут оказаться менее существенными, чем эко-

лого-физиологические. В целом учитывая, что информация о взаимосвязях видов с другими видами и параметрами среды обитания полностью содержится в эколого-физиологических коэффициентах, в качестве интегрального критерия выделения экологических групп можно принять относительную близость значений эколого-физиологических параметров видов в пределах экологической группы.

Многочисленные эмпирические данные свидетельствуют о неслучайном характере структуры биотических сообществ и входящих в них экологических групп (или гильдий видов).

В частности, структура сообществ характеризуется следующими макроскопическими свойствами (признаками):

число трофических уровней в пищевых цепях обычно не превышает трех или четырех, кроме того, в каждую пищевую цепь входит по крайней мере один продуцент, а пищевые цепи из трех видов не образуют петель;

обнаружено сравнительно постоянное отношение числа видов «жертв» к числу видов «хищников» для различных типов сообществ, приблизительно равное 3:4 [61, 176, 181];

для многих сообществ обнаружена весьма стабильная трофическая структура, определяемая взаимодействиями между видами. Например, для фауны широколиственных деревьев Великобритании и Южной Африки обнаружены сходные соотношения видов в гильдиях, связанных с деревьями, между растительоядными (18,7 — 26,7 %), фауной эпифитов (2,3 — 6,7 %) и хищными насекомыми (15,6 — 24,9 %), при общем числе видов в гильдиях, изменявшихся в пределах 105—337 [260]. В работе [177] для 62 пищевых сетей выделены три группы видов: верховные хищники (не служащие жертвой для других хищников), промежуточные виды (хищники и одновременно жертвы) и низовые виды (жертвы). Показано, что в среднем доля видов каждого типа была постоянной, независимо от общего числа видов; это свидетельствует о существовании стабильной трофической структуры исследованных сообществ.

Обнаружены организованные ассоциации (гильдии) видов в сообществах, взаимодействующие с другими гильдиями [61]. Таким образом, предположение о существовании сравнительно однородных экологических групп в трофической структуре сообществ имеет достаточное эмпирическое обоснование.

При моделировании многокомпонентных систем обычно (в явной или чаще в неявной форме) предполагается, что уравнения для трофических уровней (экологических групп) имеют ту же форму, что и уравнения для отдельных видов, что в общем случае некорректно. Такое предположение может быть справедливо только в случае, если все виды в пределах группы имеют одинаковые характеристики. Более реалистичным является допущение о том, что эколого-физиологические коэффициенты видов, входящих в группу, различаются, но эти различия малы по сравнению с некоторыми средними значениями коэффициентов, харак-

терными для экологической группы в целом. Используя отклонения от средних значений коэффициентов в качестве малых параметров, можно построить кинетические уравнения для описания динамики трофических уровней (трофических групп) экологических систем [18, 62].

Уравнения для трофических уровней двухуровневой вольтерровской системы. Рассмотрим сначала случай построения кинетических уравнений для двухуровневой системы вольтерровского типа, динамика видов которой описывается следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dM_{ж}^i}{dt} &= \varepsilon_{ж}^i M_{ж}^i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ж}^{ij} M_{ж}^i M_{х}^j, \\ \frac{dM_{х}^k}{dt} &= -\varepsilon_{х}^k M_{х}^k + \sum_{j=1}^m \gamma_{х}^{kj} M_{х}^k M_{ж}^j, \end{aligned} \quad (8.42)$$

где $M_{ж}^i$ — биомасса i -го вида жертв; $M_{х}^k$ — биомасса k -го вида хищников; $\varepsilon_{ж}^i$ и $\varepsilon_{х}^k$ — соответственно коэффициенты рождаемости жертв и смертности хищников; $\gamma_{ж}^{ij}$ — коэффициент потребления хищниками жертв; $\gamma_{х}^{kj}$ — коэффициент перехода (усвоения) биомассы жертв в биомассу хищников; n и m — число видов хищников и жертв соответственно. Все коэффициенты считаются постоянными положительными величинами. Как правило, $\gamma_{х}^{ij} \cong a\gamma_{ж}^{ij}$, где $a < 1$ (обычно $a = 0,1 \dots 0,2$), т. е. только часть съеденной пищи переходит в биомассу хищника. Будем считать, что коэффициенты системы (8.42) можно представить в виде

$$\begin{aligned} \varepsilon_{ж}^i &= \varepsilon_{ж} + \Delta\varepsilon_{ж}^i, & \varepsilon_{х}^k &= \varepsilon_{х} + \Delta\varepsilon_{х}^k, \\ \gamma_{ж}^{ij} &= \gamma_{ж} + \Delta\gamma_{ж}^{ij}, & \gamma_{х}^{kj} &= \gamma_{х} + \Delta\gamma_{х}^{kj}, \end{aligned} \quad (8.43)$$

где

$$\begin{aligned} \Delta\varepsilon_{ж}^i &= \varepsilon_{ж}^i - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \varepsilon_{ж}^i, & \Delta\varepsilon_{х}^k &= \varepsilon_{х}^k - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \varepsilon_{х}^i, \\ \Delta\gamma_{ж}^{ij} &= \gamma_{ж}^{ij} - \frac{1}{mn} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \gamma_{ж}^{ij}, \\ \Delta\gamma_{х}^{kj} &= \gamma_{х}^{kj} - \frac{1}{mn} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \gamma_{х}^{ij}. \end{aligned}$$

Предположим, что различия в коэффициентах видов в пределах экологической группы являются малыми по сравнению со средними значениями параметров группы

$$\begin{aligned} |\Delta\varepsilon_{ж}^i| &\ll \varepsilon_{ж}, & |\Delta\varepsilon_{х}^k| &\ll \varepsilon_{х}, \\ |\Delta\gamma_{ж}^{ij}| &\ll \gamma_{ж}, & |\Delta\gamma_{х}^{kj}| &\ll \gamma_{х}. \end{aligned} \quad (8.44)$$

Поставим задачу перехода от уравнений для биомасс отдельных видов к уравнениям для «макроскопических» переменных, т. е. для биомасс экологических групп (трофических уровней)

$$M_{\text{ж}} = \sum_{i=1}^m M_{\text{ж}}^i, \quad M_{\text{х}} = \sum_{i=1}^n M_{\text{х}}^i. \quad (8.45)$$

Подставляя (8.43) в (8.42) и производя суммирование по всем видам, входящим в соответствующие трофические уровни, получим

$$\begin{aligned} \frac{dM_{\text{ж}}}{dt} &= M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}} + \sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i - \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \Delta \gamma_{\text{ж}}^{ij} M_{\text{ж}}^i M_{\text{х}}^j, \\ \frac{dM_{\text{х}}}{dt} &= M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}} - \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \Delta \gamma_{\text{х}}^{ij} M_{\text{х}}^i M_{\text{ж}}^j. \end{aligned} \quad (8.46)$$

Здесь

$$\bar{M}_{\text{х}} = \varepsilon_{\text{ж}} - \gamma_{\text{ж}} M_{\text{ж}}, \quad \bar{M}_{\text{ж}} = -\varepsilon_{\text{х}} + \gamma_{\text{х}} M_{\text{х}}. \quad (8.47)$$

Из (8.46) нетрудно видеть, что в нулевом приближении по разбросу коэффициентов уравнения для трофических уровней переходят в классические уравнения В. Вольтерра для системы «хищник—жертва». Чтобы получить более точные уравнения, продифференцируем (8.46) по времени и подставим вместо производных $\dot{M}_{\text{х}}^i$ и $\dot{M}_{\text{ж}}^i$ их значения из уравнений (8.42). В результате, пренебрегая величинами второго порядка малости по разбросу коэффициентов и используя (8.46), получим

$$\begin{aligned} \ddot{M}_{\text{ж}} &= \frac{d}{dt} (M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}}) + \bar{M}_{\text{х}} (\dot{M}_{\text{ж}} - M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}}) + \bar{M}_{\text{ж}} \dot{M}_{\text{ж}} - \\ &\quad - M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}} - \bar{M}_{\text{ж}} \sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i, \\ \ddot{M}_{\text{х}} &= \frac{d}{dt} (M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}}) + \bar{M}_{\text{ж}} (\dot{M}_{\text{х}} - M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}}) + \bar{M}_{\text{х}} \dot{M}_{\text{х}} - \\ &\quad - M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}} + \bar{M}_{\text{х}} \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i. \end{aligned} \quad (8.48)$$

Теперь нетрудно избавиться от величин $\sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i$ и

$\sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i$, продифференцировав (8.48) еще раз по времени, а затем используя выражения (8.46) и (8.48). Введем обозначения

$$\begin{aligned} L_{\text{ж}} &= \ddot{M}_{\text{ж}} - \left[\frac{d}{dt} (M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}}) + (\dot{M}_{\text{ж}} - M_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}}) (\bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{ж}}) \right], \\ L_{\text{х}} &= \ddot{M}_{\text{х}} - \left[\frac{d}{dt} (M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}}) + (\dot{M}_{\text{х}} - M_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}}) (\bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{ж}}) \right]. \end{aligned} \quad (8.49)$$

Используя (8.49), уравнения (8.48) можно записать в виде

$$\begin{aligned} L_{\text{ж}} &= - \sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i \bar{M}_{\text{ж}}, \\ L_{\text{х}} &= \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i \bar{M}_{\text{х}}. \end{aligned} \quad (8.50)$$

Дифференцируя (8.50), получим

$$\begin{aligned} \dot{L}_{\text{ж}} &= L_{\text{ж}} \dot{\bar{M}}_{\text{ж}} / \bar{M}_{\text{ж}} - \bar{M}_{\text{ж}} \bar{M}_{\text{х}} \sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i, \\ \dot{L}_{\text{х}} &= L_{\text{х}} \dot{\bar{M}}_{\text{х}} / \bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{х}} \bar{M}_{\text{ж}} \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i. \end{aligned} \quad (8.51)$$

Здесь мы пренебрегли малыми второго порядка после использования уравнений (8.46). Окончательно уравнения для трофических уровней после замены сумм их выражениями из (8.50) будут иметь вид

$$\begin{aligned} \dot{L}_{\text{ж}} &= L_{\text{ж}} \dot{\bar{M}}_{\text{ж}} / \bar{M}_{\text{ж}} + \bar{M}_{\text{х}} L_{\text{ж}}, \\ \dot{L}_{\text{х}} &= L_{\text{х}} \dot{\bar{M}}_{\text{х}} / \bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{ж}} L_{\text{х}}. \end{aligned} \quad (8.52)$$

В общем случае, чтобы получить уравнения для макроскопических величин, т. е. для трофических уровней, из уравнений для микроскопических величин, т. е. уравнений для видов, необходимо последовательно провести замену одних функций времени $M_{\text{ж}}^i(t)$ и $M_{\text{х}}^i(t)$ на другие функции:

$$\begin{aligned} M_{\text{ж}}, \dot{M}_{\text{ж}}, \ddot{M}_{\text{ж}}, \dots, d^{m-1} M_{\text{ж}} / dt^{m-1}, \\ M_{\text{х}}, \dot{M}_{\text{х}}, \ddot{M}_{\text{х}}, \dots, d^{n-1} M_{\text{х}} / dt^{n-1}. \end{aligned}$$

Для определения стационарных состояний из (8.52) получаем уравнения

$$\begin{aligned} \bar{M}_{\text{х}}^2 M_{\text{ж}} (\bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{ж}}) &= 0, \\ \bar{M}_{\text{ж}}^2 M_{\text{х}} (\bar{M}_{\text{х}} + \bar{M}_{\text{ж}}) &= 0, \end{aligned} \quad (8.53)$$

т. е. $\bar{M}_{\text{х}} = 0$ и $\bar{M}_{\text{ж}} = 0$, что соответствует стационарным состояниям нулевого приближения по разбросу коэффициентов. Исследуем решения уравнений (8.52) вблизи стационарных состояний:

$$M_{\text{ж}} = \varepsilon_{\text{х}} / \gamma_{\text{х}} + \mu, \quad M_{\text{х}} = \varepsilon_{\text{ж}} / \gamma_{\text{ж}} + \nu, \quad (8.54)$$

где μ и ν — малые добавки (по сравнению с величинами стационарных биомасс трофических уровней). Из (8.47) находим

$$\bar{M}_{\text{ж}} = \gamma_{\text{х}} \mu, \quad \bar{M}_{\text{х}} = -\gamma_{\text{ж}} \nu. \quad (8.55)$$

Так как $\dot{\bar{M}}_{\text{ж}} / \bar{M}_{\text{ж}}$ и $\dot{\bar{M}}_{\text{х}} / \bar{M}_{\text{х}}$ имеют нулевой порядок малости соответственно по μ и ν , а $L_{\text{ж}}$ и $L_{\text{х}}$ — первый порядок малости, то вторыми

членами в правой части (8.52) можно пренебречь. Тогда (8.52) легко интегрируются, и мы будем иметь

$$L_{ж} = A\bar{M}_{ж}, \quad L_x = B\bar{M}_x, \quad (8.56)$$

где A и B — постоянные интегрирования. Сравнение уравнений (8.56) и (8.50) показывает, что

$$A = - \sum_{i=1}^m \Delta \varepsilon_{ж}^i M_{ж}^i, \quad B = \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_x^i M_x^i. \quad (8.57)$$

Используя (8.49), (8.54) и (8.55), запишем (8.56) в виде

$$\begin{aligned} \ddot{\mu} + \varepsilon_x \dot{\gamma}_{ж} / \gamma_x &= A \gamma_x \mu, \\ \ddot{v} - \dot{\mu} \varepsilon_{ж} \gamma_x / \gamma_{ж} &= -B \gamma_{ж} v. \end{aligned} \quad (8.58)$$

Система линейных уравнений (8.58) может быть легко проинтегрирована. Из второго уравнения (8.58) получаем

$$\dot{\mu} = \frac{\gamma_{ж}}{\varepsilon_{ж} \gamma_x} (\ddot{v} + B \gamma_{ж} v). \quad (8.59)$$

Дифференцируя первое уравнение (8.58) и подставляя $\dot{\mu}$ из (8.59), получим

$$\overset{\dots}{v} + (B \gamma_{ж} - A \gamma_x + \varepsilon_x \varepsilon_{ж}) \ddot{v} - AB \gamma_x \gamma_{ж} v = 0. \quad (8.60)$$

Характеристическое уравнение для (8.60) имеет вид

$$\lambda^4 + (B \gamma_{ж} - A \gamma_x + \varepsilon_x \varepsilon_{ж}) \lambda^2 - AB \gamma_x \gamma_{ж} = 0.$$

Корнями этого уравнения будут

$$\begin{aligned} \lambda_{1, 2, 3, 4} &= \pm \{ -(\varepsilon_x \varepsilon_{ж} + B \gamma_{ж} - A \gamma_x) / 2 \pm \\ &\pm [(\varepsilon_x \varepsilon_{ж} + B \gamma_{ж} - A \gamma_x)^2 / 2 + AB \gamma_x \gamma_{ж}]^{1/2} \}^{1/2}. \end{aligned} \quad (8.61)$$

Необходимо отметить, что учет второго приближения по $\Delta \varepsilon$ и $\Delta \gamma$ приводит к тем же значениям характеристических частот. Таким образом, динамика биомассы трофических уровней в исследуемом случае может быть описана суммой двух колебаний — быстрого и медленного. Для того чтобы проиллюстрировать процесс наложения колебаний различных масштабов, на ЭВМ была решена конкретная система уравнений для шестивидовой трофической системы. На рис. 8.7 показана динамика биомасс трофических уровней жертв и хищников, а также динамика биомасс видов, слагающих эти уровни. Отчетливо видны два характерных периода колебаний. Если привести данный пример к масштабу времени, наблюдаемому в реальных водоемах, то быстрые колебания будут давать изменения биомасс в течение сезона (период этих колебаний составляет несколько месяцев), в то время как медленные колебания отдельных видов показывают, что из нескольких близких видов организмов отдельные виды могут в течение ряда лет находиться в подавленном состоянии, но иногда давать значитель-

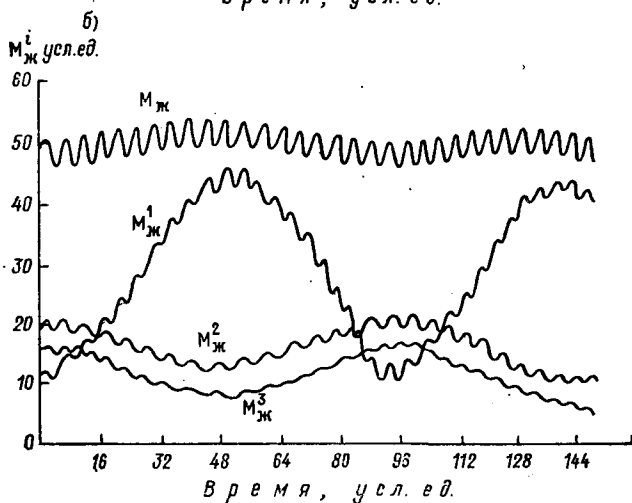
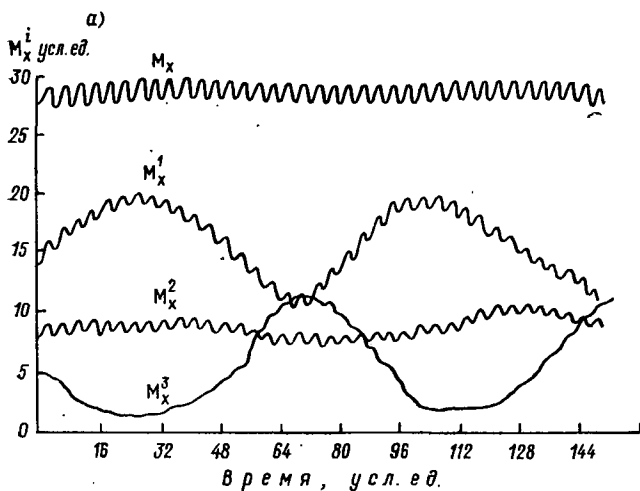


Рис. 8.7. Изменение биомасс хищников (а) и жертв (б) в двухуровневой трофической системе для случая слабого рассогласования коэффициентов.

$M_{ж}$, M_x — общая биомасса соответственно жертв и хищника; $M_{ж}^i$, M_x^i — биомасса отдельных видов ($i=1,3$); значения коэффициентов: $\epsilon_{ж}^i = 3 \pm 0,3$; $e_x^i = 1 \pm 0,1$; $\gamma_{ж}^{ij} = 0,11 \pm 0,02$; $\gamma_x^{ij} = 0,02 \pm \pm 0,004$.

ную биомассу. Из рисунков видно, что медленные частоты одинаковы для всех видов и совпадают с медленными частотами для трофических уровней. Ниже будет показано, что этот результат справедлив не только в данном частном случае, но и при произвольном числе видов на уровне.

Динамика видов двухуровневого вольтерровского биоценоза. Будем рассматривать систему уравнений (8.42) с ограничениями на коэффициенты (8.43). Перейдем в (8.42) к отклонениям от стационарного состояния

$$M_{\text{ж}}^i = Q_{\text{ж}}^i (1 + \mu_{\text{ж}}^i), \quad M_{\text{х}}^i = Q_{\text{х}}^i (1 + \mu_{\text{х}}^i). \quad (8.62)$$

Если $\mu_{\text{ж}}^i \ll 1$, $\mu_{\text{х}}^i \ll 1$, то

$$\begin{aligned} d\mu_{\text{ж}}^i/dt &= - \sum_{j=1}^n \gamma_{\text{ж}}^{ij} Q_{\text{ж}}^j \mu_{\text{х}}^j, \\ d\mu_{\text{х}}^i/dt &= \sum_{j=1}^n \gamma_{\text{х}}^{ij} Q_{\text{ж}}^j \mu_{\text{ж}}^j. \end{aligned} \quad (8.63)$$

Дифференцируя первое уравнение (8.63) по времени и подставляя в него затем $\mu_{\text{ж}}^i$ из второго, получим

$$\begin{aligned} \frac{d^2 \mu_{\text{ж}}^i}{dt^2} + \sum_{k=1}^n [(A + B^i + C^k) Q_{\text{ж}}^k \mu_{\text{ж}}^k + \Gamma_{ik} \mu_{\text{ж}}^k] &= 0, \\ A = \gamma_{\text{ж}} \gamma_{\text{х}} \sum_{j=1}^n Q_{\text{х}}^j, \quad B_{\text{х}}^i = \gamma_{\text{х}} \sum_{j=1}^n \Delta \gamma_{\text{ж}}^{ij} Q_{\text{х}}^j, \\ C^k = \gamma_{\text{ж}} \sum_{j=1}^n Q_{\text{х}}^j \Delta \gamma_{\text{х}}^{jk}, \quad \Gamma_{ik} = \sum_{j=1}^n \Delta \gamma_{\text{ж}}^{ij} Q_{\text{х}}^j Q_{\text{ж}}^k. \end{aligned} \quad (8.64)$$

Уравнение для нахождения характеристических чисел имеет вид

$$\|\lambda^2 \delta_{ik} + (A + B^i + C^k) Q_{\text{ж}}^k + \Gamma_{ik}\| = 0, \quad (8.65)$$

где i — индекс строк; k — индекс столбцов.

Прделаем с определителем (8.65) следующие операции: вычтем из первой строки вторую, из второй третью, из третьей четвертую и т. д.; в полученном определителе прибавим первый столбец ко второму, новый второй столбец к третьему и т. д., затем вынесем из-под знака определителя множитель $\prod_{i=1}^{n-1} (B^i - B^{i+1})$, разделив каждую i -ю строку от первой до $(n-2)$ соответственно на $(B^i - B^{i+1})$; затем вычтем из первой строки вторую, из второй третью, ..., из $(n-2)$ -й — $(n-1)$ -ю. Заметим, что если для какой-либо строки окажется, что разность $B^i - B^{i+1} = 0$ (или имеет второй порядок малости), то с этой строкой не надо производить больше никаких операций, поскольку она уже приведена к нужному виду. Далее вынесем за знак определителя множитель

$\prod_{i=1}^{n-1} (B^i - B^{i+1})$, умножив при этом каждый i -й столбец на $(B^i - B^{i+1})$ от первого до (n) столбца соответственно. В получившемся определителе прибавим первый столбец ко второму, новый второй столбец к третьему и т. д. до $(n-1)$ столбца включительно. Если пренебречь членами третьего порядка малости по разбросу коэффициентов, то в результате получим

$$\prod_{j=1}^{n-2} \left[\sum_{k=1}^j \sum_{s=1}^k \sum_{l=1}^2 \frac{\Gamma_{j+l-1, s} - \Gamma_{j+l, s}}{B^{j+l-1} - B^{j+l}} (-1)^l (B^k - B^{k+1}) + \lambda^2 \right] \times$$

$$\times \left| \begin{array}{l} \lambda^2 + \sum_{j=1}^{n-1} (B^j - B^{j+1}) \sum_{i=1}^j Q_{ж}^i + \sum_{i=1}^n Q_{ж}^i + \sum_{s=1}^n \frac{\Gamma_{n-1, s} - \Gamma_{n, s}}{B^{n-1} - B^n} \\ + \sum_{j=1}^{n-1} \sum_{i=1}^j \frac{\Gamma_{n-1, i} - \Gamma_{n, i}}{B^{n-1} - B^n} (B^j - B^{j+1}) \\ \sum_{j=1}^{n-1} (B^j - B^{j+1}) \sum_{i=1}^j (A + B^n + C^i) Q_{ж}^i \quad \lambda^2 + \sum_{i=1}^n (A + B^n + C^i) \times \\ \times Q_{ж}^i + \sum_{s=1}^n \Gamma_{n, s} \end{array} \right| =$$

$$= 0.$$

Решая последнее уравнение, получим

$$\lambda_j^2 = - \sum_{k=1}^j \sum_{s=1}^k \sum_{l=1}^2 \frac{\Gamma_{j+l-1, s} - \Gamma_{j+l, s}}{B^{j+l-1} - B^{j+l}} (-1)^l (B^k - B^{k+1}),$$

$$j = 1, 2, \dots, (n-2),$$

$$\lambda_{n-1}^2 \cong - \varepsilon_x \varepsilon_{ж} \Gamma,$$

$$\lambda_n^2 \cong - \gamma_x \gamma_{ж} \sum_{i=1}^n Q_{ж}^i \sum_{i=1}^n Q_x^i \approx - \varepsilon_x \varepsilon_{ж}.$$

Отсюда видно, что виды колеблются с двумя характерными частотами, соответствующими быстрым и медленным колебаниям биомасс трофических уровней.

Уравнения макродинамики экосистем с произвольным числом трофических групп. Рассмотренный выше метод построения кинетических уравнений для биомасс трофических уровней допускает обобщение для более реалистичных моделей многовидовых экосистем. Пусть система уравнений, описывающих динамику биомасс отдельных видов экосистемы, имеет следующую форму:

$$\frac{dM_i^\alpha}{dt} = \varepsilon_i^\alpha M_i^\alpha + \beta_i^\alpha M_i^\alpha M_0 + \sum_{\delta=1}^n \sum_{j=1}^{n_\delta} \gamma_{i\delta}^\alpha M_i^\alpha M_j^\delta, \quad \alpha = \overline{1, n}, \quad i = \overline{1, n_\alpha},$$

$$(8.66)$$

где M_i^α — биомасса i -го вида трофического уровня (группы) α ; ε_i^α — коэффициенты смертности видов; β_i^α — коэффициенты фото-

синтеза продуцентов (для консументов этот коэффициент равен нулю); $\gamma_{ij}^{\alpha\delta}$ — коэффициенты взаимодействия между видами различных трофических групп (предполагается, что $\gamma_{ij}^{\alpha\alpha} = 0$); M_0 — концентрация лимитирующего биогенного элемента в среде; n — число трофических групп в системе; n_α — число видов в трофической группе α . Коэффициенты модели в общем случае могут зависеть от внешних абиотических факторов (температуры, освещенности и др.) и меняться во времени.

Для широкого класса экосистем круговорот биогенных элементов является замкнутым:

$$\sum_{\alpha=1}^n \sum_{i=1}^{n_\alpha} M_i^\alpha + M_0 = M_\Sigma = \text{const.} \quad (8.67)$$

Для описания проточных систем необходимо задать закон изменения концентрации лимитирующего биогенного элемента в среде $M_0(t)$ как функцию времени.

Предположим, что различия в коэффициентах видов в пределах экологической группы являются малыми по сравнению со средними значениями параметров группы

$$\varepsilon_i^\alpha = \varepsilon_\alpha + \Delta\varepsilon_i^\alpha, \quad \beta_i^\alpha = \beta_\alpha + \Delta\beta_i^\alpha, \quad (8.68)$$

$$\gamma_{ij}^{\alpha\delta} = \gamma_{\alpha\delta} + \Delta\gamma_{ij}^{\alpha\delta},$$

где

$$|\Delta\varepsilon_i^\alpha| \ll \varepsilon_\alpha, \quad |\Delta\beta_i^\alpha| \ll \beta_\alpha, \quad |\Delta\gamma_{ij}^{\alpha\delta}| \ll \gamma_{\alpha\delta}.$$

Поставим задачу перехода от уравнений для биомасс видов M_i^α

к уравнениям для биомасс экологических групп $M_\alpha = \sum_{i=1}^{n_\alpha} M_i^\alpha$.

Подставив (8.68) в (8.66) и произведя суммирование по i до n_α , получим

$$\begin{aligned} \frac{dM_\alpha}{dt} &= F_\alpha M_\alpha + \Delta F_\alpha, \\ F_\alpha &= \varepsilon_\alpha + \beta_\alpha M_0 + \sum_{\delta=1}^n \gamma_{\alpha\delta} M_\delta, \\ \Delta F_\alpha &= a_\alpha + c_\alpha + \sum_{\delta=1}^n b_{\alpha\delta}, \\ a_\alpha &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta\varepsilon_i^\alpha M_i^\alpha, \\ c_\alpha &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta\beta_i^\alpha M_i^\alpha M_0, \\ b_{\alpha\delta} &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} \Delta\gamma_{ij}^{\alpha\delta} M_i^\alpha M_j^\delta. \end{aligned} \quad (8.69)$$

Нетрудно видеть, что уравнения для экологических (трофических) групп (8.69) отличаются по форме от уравнений для отдельных видов членами a_α , c_α , $b_{\alpha\delta}$, отражающими разброс коэффициентов видов. Уравнения для экологических групп совпадают с уравнениями для видов, только если разброс коэффициентов равен нулю. При этом в нулевом приближении (без учета разброса параметров) получаем

$$\tilde{M}_i^\alpha(t) = M_\alpha(t) M_i^\alpha(0)/M_\alpha(0), \quad (8.70)$$

т. е. как это и следовало ожидать, биомассы видов изменяются во времени и синхронно с биомассой экологической группы, если их коэффициенты одинаковы.

Дифференцируя a_α , c_α , $b_{\alpha\delta}$ по времени и используя разброс коэффициентов в качестве малого параметра, с учетом (8.66) и (8.70), с точностью до членов третьего порядка малости по разбросу коэффициентов получим

$$\begin{aligned} \frac{dM_\alpha}{dt} &= F_\alpha M_\alpha + a_\alpha + c_\alpha + \sum_{\delta=1}^n b_{\alpha\delta}, \\ \frac{da_\alpha}{dt} &= F_\alpha a_\alpha + A_\alpha, \\ \frac{dc_\alpha}{dt} &= [F_\alpha + (dM_0/dt)/M_0] c_\alpha + c_\alpha, \\ \frac{db_{\alpha\delta}}{dt} &= (F_\alpha + F_\delta) b_{\alpha\delta} + B_{\alpha\delta}, \end{aligned} \quad (8.71)$$

$$\begin{aligned} A_\alpha &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta \varepsilon_i^\alpha \Delta \tilde{F}_i^\alpha \tilde{M}_i^\alpha, \\ C_\alpha &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta \beta_i^\alpha \Delta \tilde{F}_i^\alpha \tilde{M}_i^\alpha M_0, \\ B_{\alpha\delta} &= \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} \Delta \gamma_{ij}^{\alpha\delta} (\Delta \tilde{F}_i^\alpha + \Delta \tilde{F}_j^\delta) \tilde{M}_i^\alpha \tilde{M}_j^\delta, \\ \Delta \tilde{F}_i^\alpha &= \Delta \varepsilon_i^\alpha + \Delta \beta_i^\alpha M_0 + \sum_{\delta=1}^n \sum_{j=1}^{n_\delta} \Delta \gamma_{ij}^{\alpha\delta} \tilde{M}_j^\delta. \end{aligned}$$

Уравнения (8.71) представляют собой замкнутую систему уравнений для биомасс трофических групп (уровней) многовидовой экосистемы. Эта система имеет существенно меньшую размерность, нежели исходная система уравнений (8.66) для биомасс видов. В случае двухуровневой экосистемы, например, для описания биомасс трофических уровней, имеем всего семь уравнений в (8.71), тогда как система, описывающая динамику видов, мо-

жет включать в себя сотни и даже тысячи уравнений. Исследуем уравнения (8.71) на примере двухуровневой модели. Вблизи положения равновесия $M_\alpha = \bar{M}_\alpha + m_\alpha$, где m_α — отклонения от равновесных значений биомасс \bar{M}_α . Линеаризуя (8.69) по m_α и дифференцируя затем dm_α/dt по времени, систему (8.71) можно преобразовать к следующему виду:

$$\begin{aligned} \frac{d^2 m_1}{dt^2} = & -(\beta_1 + \overline{\Delta\beta_1}) \bar{M}_1 dm_1/dt - (\gamma_{21} \overline{\Delta\gamma_{12}} + B_1) \bar{M}_1 \bar{M}_2 m_1 - \\ & - (\gamma_{12} + \beta_1 + \overline{\Delta\beta_1}) \bar{M}_1 dm_2/dt, \end{aligned} \quad (8.72)$$

$$\begin{aligned} \frac{d^2 m_2}{dt^2} = & \gamma_{21} \bar{M}_2 dm_1/dt - (\beta_1 \overline{\Delta\gamma_{21}} + B) \bar{M}_1 \bar{M}_2 m_1 - \\ & - [(\gamma_{12} + \beta_1) \overline{\Delta\gamma_{21}} + B + B_2] \bar{M}_1 \bar{M}_2 m_2, \end{aligned}$$

где

$$\begin{aligned} \overline{\Delta\beta_1} &= \sum_{i=1}^{n_1} \Delta\beta_i^{(1)} \rho_{1i}, \\ \overline{\Delta\gamma_{12}} &= \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \Delta\gamma_{ij}^{(12)} \rho_{1i} \rho_{2j}, \quad \overline{\Delta\gamma_{21}} = \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \Delta\gamma_{ji}^{(21)} \rho_{2j} \rho_{1i}, \\ B &= \overline{\Delta\gamma_{21} \Delta\beta_1} = \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \Delta\gamma_{ji}^{(21)} \Delta\beta_i^{(1)} \rho_{1i} \rho_{2j}, \\ B_1 &= \overline{\Delta\gamma_{12} \Delta\gamma_{21}} = \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \Delta\gamma_{il}^{(12)} \Delta\gamma_{li}^{(21)} \rho_{1i} \rho_{1l} \rho_{2j}, \\ B_2 &= \overline{\Delta\gamma_{21} \Delta\gamma_{12}} = \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \sum_{k=1}^{n_2} \Delta\gamma_{ji}^{(21)} \Delta\gamma_{ik}^{(12)} \rho_{1i} \rho_{2j} \rho_{2k}. \end{aligned}$$

Здесь \bar{M}_{1i} , \bar{M}_{2j} — стационарные значения биомасс видов; $\rho_{1i} = \bar{M}_{1i}/\bar{M}_1$; $\rho_{2j} = \bar{M}_{2j}/\bar{M}_2$.

Нетрудно убедиться, что для характеристического уравнения имеет место выражение

$$\begin{aligned} \lambda^4 + (\beta_1 + \overline{\Delta\beta_1}) \bar{M}_1 \lambda^3 + \bar{M}_1 \bar{M}_2 [\gamma_{21} (\gamma_{12} + \beta_1 + \overline{\Delta\gamma_{12}} + \overline{\Delta\beta_1}) + \\ + (\gamma_{12} + \beta_1) \overline{\Delta\gamma_{21}} + B + B_1 + B_2] \lambda^2 + \bar{M}_1 \bar{M}_2 (\beta_1 \beta_2 + \\ + \gamma_{12} \overline{\Delta\beta_1} \overline{\Delta\gamma_{21}} - \gamma_{12} B) \lambda + \bar{M}_1^2 \bar{M}_2^2 \gamma_{21} (\gamma_{12} + \beta_1) \overline{\Delta\gamma_{12}} \overline{\Delta\gamma_{21}} = 0. \end{aligned} \quad (8.73)$$

Исследуя (8.73) по критерию Рауса—Гурвица, находим, что стационарное решение системы для биомасс трофических уровней является устойчивым, если выполняются неравенства

$$\overline{\Delta\gamma_{12}} \overline{\Delta\gamma_{21}} > 0, \quad (8.74)$$

$$\beta_1 (\overline{\Delta\gamma_{21} \Delta\gamma_{12}} - \overline{\Delta\gamma_{21}} \overline{\Delta\gamma_{12}}) > \gamma_{12} (\overline{\Delta\gamma_{21} \Delta\beta_1} - \overline{\Delta\gamma_{21}} \overline{\Delta\beta_1}).$$

Отсюда следует, что устойчивость стационарного решения двухуровневой экосистемы определяется характером корреляций между отклонениями коэффициентов. Если отклонения коэффициентов трофического взаимодействия имеют один и тот же знак, и скоррелированы положительно, то стационарное решение для биомасс трофических уровней оказывается устойчивым в случаях, когда изменения коэффициентов $\Delta\gamma_{ji}^{(21)}$ и $\Delta\beta_i^{(1)}$ коррелируют отрицательно или изменяются независимо друг от друга, или изменения коэффициентов фотосинтеза и трофического взаимодействия коррелируют положительно, однако теснота этой взаимосвязи меньше корреляции между изменениями (отклонениями) коэффициентов трофического взаимодействия. В частности, устойчивое равновесное состояние реализуется, если $\gamma_{ji}^{(21)} = a\gamma_{ij}^{(12)}$ (где $a = \text{const}$), при отсутствии корреляции между изменениями коэффициентов фотосинтеза продуцентов и межвидовых трофических связей, или при ее сравнительно небольшом значении. Если же изменения коэффициентов потребления и усвоения биомассы продуцентов консументами находятся в отрицательной корреляционной связи, а отклонения $\Delta\gamma_{ji}^{(21)}$ и $\Delta\beta_i^{(1)}$ скоррелированы положительно или нейтрально, то устойчивость системы нарушается.

Представляет интерес, что для двухуровневых систем вольтерровского типа характеристическое уравнение (8.73) превращается в биквадратное:

$$\lambda^4 + \overline{M}_1\overline{M}_2(\gamma_{12}\gamma_{21} + \gamma_{21}\overline{\Delta\gamma}_{12} + \gamma_{12}\overline{\Delta\gamma}_{21} + B_1 + B_2)\lambda^2 + \overline{M}_1^2\overline{M}_2^2\gamma_{12}\gamma_{21}\overline{\Delta\gamma}_{12}\overline{\Delta\gamma}_{21} = 0. \quad (8.75)$$

Характеристические корни этого уравнения с учетом малости величин $\overline{\Delta\gamma}_{12}$ и $\overline{\Delta\gamma}_{21}$ по сравнению с γ_{12} и γ_{21} могут быть записаны в виде

$$\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0 \left[1 + \frac{1}{2} \left(\frac{\overline{\Delta\gamma}_{12}}{\gamma_{12}} + \frac{\overline{\Delta\gamma}_{21}}{\gamma_{21}} + \frac{B_1 + B_2}{\gamma_{12}\gamma_{21}} - \frac{\overline{\Delta\gamma}_{12}\overline{\Delta\gamma}_{21}}{\gamma_{12}\gamma_{21}} \right) \right], \quad (8.76)$$

$$\lambda_{3,4} = \pm i\omega_0 \left[\frac{\overline{\Delta\gamma}_{12}\overline{\Delta\gamma}_{21}}{\gamma_{12}\gamma_{21}} \right]^{1/2},$$

где

$$\omega_0 = (\gamma_{12}\gamma_{21}\overline{M}_1\overline{M}_2)^{1/2}.$$

Таким образом, как это уже отмечалось выше, в двухуровневых вольтерровских системах биомассы трофических уровней совершают колебания вблизи положения равновесия с двумя частотами, одна из которых определяется средними значениями коэффициентов и во много раз превосходит другую частоту, обусловленную разбросом коэффициентов около средних значений, т. е. динамика двухуровневой системы может быть описана суммой быстрого и медленного колебаний. На временных интервалах, со-

измеримых с периодом быстрых колебаний T_1 , уравнения динамики экологических групп будут практически совпадать с уравнениями для видов, тогда как на длительных интервалах времени T_2 , обратных среднему значению разброса коэффициентов, это совпадение может не иметь места, что важно учитывать при построении имитационных моделей экосистем.

Большой интерес представляет изучение динамики системы в случае, когда условия устойчивости стационарного решения нарушаются. Поскольку суммарное количество вещества в системе ограничено, это означает либо элиминацию некоторых видов и переход в новое равновесное состояние, либо установление в системе режима автоколебаний или стохастических флуктуаций (см. гл. 5).

Полученные результаты находятся в качественном согласии с данными анализа Фурье многолетней динамики элементов морской экосистемы микроорганизмов, свидетельствующими о существовании по крайней мере трех типов колебаний: с периодом в несколько месяцев, годовых и многолетних [53].

8.4. Кинетические уравнения для описания поведения многовидовых экосистем в пространстве

Размерность исходной системы уравнений для описания многовидовых сообществ может быть существенно снижена при некоторых упрощающих предположениях не только для точечных (пространственно однородных) моделей (см. п. 8.3), но и для моделей распределенных экосистем [53].

Рассмотрим многовидовую экосистему с замкнутым круговоротом вещества по лимитирующему биогенному элементу, однородность пространственного распределения которой нарушена. Дополняя общие уравнения динамики видов точечной модели (8.66) выражениями для пространственных потоков, получим [53]

$$\begin{aligned} \frac{\partial M_i^\alpha(\vec{x}, t)}{\partial t} + \nabla \vec{I}_i^\alpha = & \left[-\varepsilon_i^\alpha + \sum_{\delta=1}^n \sum_{j=1}^{n_\delta} \gamma_{ij}^{\alpha\delta} M_j^\delta(\vec{x}, t) + \right. \\ & \left. + \beta_i^\alpha M_0(\vec{x}, t) \right] M_i^\alpha(\vec{x}, t), \end{aligned} \quad (8.77)$$

$$\frac{\partial M(\vec{x}, t)}{\partial t} + \nabla \vec{I}_0 + \sum_{\alpha=1}^n \sum_{i=1}^{n_\alpha} \vec{I}_i^\alpha = 0,$$

где $M_i^\alpha(\vec{x}, t)$ — плотность биомассы i -го вида трофического уровня (экологической группы) α ; $M_0(\vec{x}, t)$ — концентрация лимитирующего биогенного элемента; $M(\vec{x}, t)$ — суммарная концентрация

биомассы системы в единице объема воды:

$$M(\vec{x}, t) = M_0(\vec{x}, t) + \sum_i^n \sum_{\alpha}^{n_{\alpha}} M_i^{\alpha}(\vec{x}, t), \quad (8.78)$$

\vec{I}_i^{α} и \vec{I}_0 — векторы потоков:

$$\vec{I}_i^{\alpha} = \sum_j^n \sum_{\delta}^{n_{\delta}} d_{ij}^{\alpha\delta} M_i^{\alpha}(\vec{x}, t) \nabla M_j^{\delta}(\vec{x}, t) - D_i^{\alpha} \nabla M_i^{\alpha}(\vec{x}, t), \quad (8.79)$$

$$\vec{I}_0 = -D_0 \nabla M_0(x, t).$$

Здесь D_i^{α} и D_0 — коэффициенты диффузии; $d_{ij}^{\alpha\delta}$ — матрица коэффициентов, описывающая перемещение консументов в направлении возрастания плотности питания.

При выборе потоков (8.79) допускается, что гидродинамическим переносом и миграциями организмов, обусловленными внешними физическими причинами, можно пренебречь. Корректный учет этих факторов требует решения гидродинамической части задачи, что является самостоятельной проблемой.

Исследование (8.77) в общем случае — очень сложная задача, поэтому ограничимся изучением поведения системы вблизи однородного по пространству распределения. Как и ранее, будем считать, что коэффициенты системы обладают малым разбросом в пределах каждой экологической группы. Это позволит осуществить переход от динамики видов к динамике экологических групп, т. е. существенно снизить размерность задачи, так как число экологических групп обычно на несколько порядков меньше числа видов. Переходя в (8.77) к отклонениям от положения равновесия и производя суммирование уравнений по i от 1 до n_{α} , в линейном приближении получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial m_{\alpha}}{\partial t} - Q_{\alpha} \bar{m}_{\alpha} - D_{\alpha} \nabla^2 m_{\alpha} + \sum_{\delta=1}^n d_{\alpha\delta} Q_{\alpha} \nabla^2 m_{\delta} &= \sum_{\delta=1}^n \sum_{k=1}^2 y_k^{\alpha\delta} + y_3^{\alpha}, \\ \frac{\partial m}{\partial t} - \sum_{\alpha=1}^n D_{\alpha} \nabla^2 m_{\alpha} - D_0 \nabla^2 m_0 + \sum_{\alpha=1}^n \sum_{\delta=1}^n d_{\alpha\delta} Q_{\alpha} \nabla^2 m_{\delta} &= \\ &= \sum_{\alpha=1}^n \sum_{\delta=1}^n y_2^{\alpha\delta} + \sum_{\alpha=1}^n y_3^{\alpha}, \\ \bar{m}_{\alpha} &= \sum_{\delta=1}^n \gamma_{\alpha\delta} m_{\delta} + \beta_{\alpha} m_0, \\ y_1^{\alpha\delta} &= \sum_{i=1}^{n_{\alpha}} \sum_{j=1}^{n_{\delta}} \Delta \gamma_{ij}^{\alpha\delta} Q_i^{\alpha} m_j^{\delta}, \\ y_2^{\alpha\delta} &= \sum_{i=1}^{n_{\alpha}} \sum_{j=1}^{n_{\delta}} \Delta d_{ij}^{\alpha\delta} Q_i^{\alpha} \nabla^2 m_j^{\delta}, \\ y_3^{\alpha} &= \sum_{i=1}^{n_{\alpha}} \Delta D_i^{\alpha} \nabla^2 m_i^{\alpha}, \end{aligned} \quad (8.80)$$

где Q_i^α и Q — стационарные, однородные в пространстве решения (8.77); $Q_\alpha = \sum_{i=1}^{n_\alpha} Q_i^\alpha$; $\gamma_{\alpha\delta}$; β_α ; D_α ; $d_{\alpha\delta}$ — средние значения коэффициентов, причем

$$|\Delta\gamma_{ij}^{\alpha\delta}| \ll \gamma_{\alpha\delta}, \quad |\Delta\beta_i^\alpha| \ll \beta_\alpha, \quad |\Delta d_{ij}^{\alpha\delta}| \ll d_{\alpha\delta}, \quad |\Delta D_i^\alpha| \ll D_\alpha,$$

$$m_i^\alpha = M_i^\alpha - Q_i^\alpha, \quad m = M - Q, \quad m_\alpha = \sum_{i=1}^{n_\alpha} m_i^\alpha, \quad m_0 = m - \sum_{\alpha=1}^n m_\alpha.$$

Для сокращения записи в отклонениях от положения равновесия $m_i^\alpha(x, t)$ опущена зависимость от координаты \vec{x} и времени t . Дифференцируя $y_k^{\alpha\delta}$; y_3^α по времени и пренебрегая величинами второго порядка малости в разбросе коэффициентов, получим

$$\begin{aligned} \partial y_1^{\alpha\delta} / \partial t &= D_\delta \nabla^2 y_1^{\alpha\delta} + \bar{m}_\delta \Delta \gamma_{\alpha\delta} + m_0 \bar{\Delta} \gamma_{\alpha\delta}, \\ \partial y_2^{\alpha\delta} / \partial t &= D_\delta \nabla^2 y_2^{\alpha\delta} + \nabla^2 \bar{m}_\delta \Delta d_{\alpha\delta} + \nabla^2 m_0 \bar{\Delta} d_{\alpha\delta}, \\ \partial y_3^\alpha / \partial t &= D_\alpha \nabla^2 y_3^\alpha + \nabla^2 \bar{m}_\alpha \Delta D_\alpha + \nabla^2 m_0 \bar{\Delta} D_\alpha. \end{aligned}$$

$$\Delta \gamma_{\alpha\delta} = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} Q_i^\alpha Q_j^\delta \Delta \gamma_{ij}^{\alpha\delta},$$

$$\bar{\Delta} \gamma_{\alpha\delta} = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} Q_i^\alpha Q_j^\delta \beta_j^\delta \Delta \gamma_{ij}^{\alpha\delta},$$

(8.81)

$$\Delta d_{\alpha\delta} = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} Q_i^\alpha Q_j^\delta \Delta d_{ij}^{\alpha\delta},$$

$$\bar{\Delta} d_{ij}^{\alpha\delta} = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \sum_{j=1}^{n_\delta} Q_i^\alpha Q_j^\delta \beta_j^\delta \Delta d_{ij}^{\alpha\delta},$$

$$\Delta D_\alpha = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta D_i^\alpha Q_i^\alpha,$$

$$\bar{\Delta} D_\alpha = \sum_{i=1}^{n_\alpha} \Delta D_i^\alpha \beta_i^\alpha Q_i^\alpha.$$

Соотношения (8.80), (8.81) представляют собой замкнутую систему уравнений для определения величин m_α , характеризующих динамику экологических групп вблизи положения равновесия.

Исследуем поведение (8.80), (8.81) на примере двухуровневой системы. В этом случае уравнения динамики можно записать более компактно, если сделать дополнительное предположение о равенстве коэффициентов диффузии $D_i^\alpha = D_0 = D$. Дифференцируя

(8.80) по времени и затем последовательно исключая с помощью (8.81) $y_1^{\alpha\delta}$, $y_2^{\alpha\delta}$, получим

$$\begin{aligned}\frac{\partial L_\alpha}{\partial t} &= DL_\alpha + \bar{m}_\delta \Delta \gamma_{\alpha\delta} + \bar{m}_0 \Delta \bar{\gamma}_{\alpha\delta} + \Delta d_{\alpha\delta} \nabla^2 \bar{m}_\delta + \Delta \bar{d}_{\alpha\delta} \nabla^2 m_0, \\ \frac{\partial L}{\partial t} &= DL + \sum_{\alpha=1}^2 \sum_{\delta=1}^2 [\Delta d_{\alpha\delta} \nabla^2 \bar{m}_\delta + \Delta \bar{d}_{\alpha\delta} \nabla^2 m_0], \\ &\alpha = 1, 2,\end{aligned}\quad (8.82)$$

где

$$\begin{aligned}L_\alpha &= \frac{\partial m_\alpha}{\partial t} - Q_\alpha m_\alpha - D \nabla^2 m_\alpha - \beta_\alpha Q_\alpha m_\alpha, \\ L &= \frac{\partial m}{\partial t} + \sum_{\alpha=1}^2 \sum_{\delta=1}^2 d_{\alpha\delta} Q_\alpha \nabla^2 m_\delta - D \nabla^2 m.\end{aligned}$$

Рассмотрим частный случай (8.82), соответствующий системам вольтерровского типа. Будем искать решение (8.82) в виде разложений

$$\sum_{k, \omega} B_{k, \omega} \exp [i(\omega t - \vec{k} \vec{x})]. \quad (8.83)$$

Подставляя (8.83) в (8.82) и раскрывая характеристический определитель системы, нетрудно убедиться в том, что дисперсионное уравнение является биквадратным относительно величины $i\omega^2 + Dk^2$. Решая его, находим, что дисперсионные соотношения между временной и пространственными частотами имеют вид

$$\begin{aligned}\omega_{1,2} &= iDk^2 \pm [-a_0 - a_1 - a_2 + a_1 a_2 / a_0]^{1/2}, \\ \omega_{3,4} &= iDk^2 \pm [-a_1 a_2 / a_0]^{1/2},\end{aligned}\quad (8.84)$$

где

$$\begin{aligned}a_0 &= Q_1 Q_2 (\gamma_{12} + d_{12} k^2) (\gamma_{21} + d_{21} k^2), \\ a_1 &= k^4 d_{21} \Delta d_{12} + k^2 (\gamma_{21} \Delta d_{12} + d_{21} \Delta \gamma_{12}) + \gamma_{21} \Delta \gamma_{12}, \\ a_2 &= k^4 d_{12} \Delta d_{21} + k^2 (\gamma_{12} \Delta d_{21} + d_{12} \Delta \gamma_{21}) + \gamma_{12} \Delta \gamma_{21}.\end{aligned}$$

Для антисимметричных матриц $\gamma_{ij}^{\alpha\delta}$ и $d_{ij}^{\alpha\delta}$ подкоренные выражения в (8.84) являются положительными величинами. Отсюда получаем, что вблизи положения равновесия биомассы двухуровневой системы совершают колебания с двумя частотами («быстрой» $\omega_{1,2}$ и «медленной» $\omega_{3,4}$), зависящими от волновых чисел k . Этот результат является обобщением полученного ранее вывода о существовании двухчастотного режима в вольтерровских системах на случай неоднородных в пространстве сообществ. Как видно из (8.84), диффузия приводит к затуханию волновых возмущений в системе, особенно при больших значениях k , что находится в соответствии с результатами В. В. Алексеева [11] для двухкомпо-

нентной системы «хищник—жертва». При отсутствии диффузии в системе возникают «бегущие» волны.

Исследуем возможность существования стационарных решений (8.82). Используя (8.84) для стационарного распределения в отсутствие диффузии, получим

$$\begin{aligned} k_{1,2} &= \pm (-\gamma_{21}/d_{21})^{1/2}, & k_{3,4} &= \pm (-\gamma_{12}/d_{12})^{1/2}, \\ k_{5,6} &= \pm (-\Delta\gamma_{21}/\Delta d_{21})^{1/2}, & k_{7,8} &= \pm (-\Delta\gamma_{12}/\Delta d_{12})^{1/2}. \end{aligned} \quad (8.85)$$

Из (8.85) следует, что волновые числа $k_{1,2}$ и $k_{3,4}$ являются чисто мнимыми, в то время как $k_{5,6}$ и $k_{7,8}$ могут быть как мнимыми, так и действительными. Это означает, что либо стационарное распределение в отсутствие диффузии будет аperiodическим, либо, если $\Delta\gamma_{ij}$ и Δd_{ij} имеют разные знаки, в системе будут наблюдаться незатухающие в пространстве колебания.

Если перемещения организмов происходят только путем диффузии, то в стационарном случае из (8.84) для волновых чисел получаем следующие выражения:

$$\begin{aligned} k_{1,2,3,4} &\approx (\omega_0/D)^{1/2} (\pm 1/\sqrt{2} \pm i/\sqrt{2}), \\ k_{5,6,7,8} &\approx \left(-\frac{\gamma_{12}\gamma_{21}\Delta\gamma_{12}\Delta\gamma_{21}}{D^2\omega_0^2} \right)^{1/4} (\pm 1/\sqrt{2} \pm i/\sqrt{2}), \end{aligned} \quad (8.86)$$

где

$$\omega_0^2 = -\gamma_{12}\gamma_{21}Q_1Q_2 > 0.$$

Выражения (8.86) свидетельствуют о том, что в пространстве наблюдаются стационарные колебания с двумя различными масштабами — высокочастотные, определяемые средними значениями параметров, и низкочастотные, обусловленные разбросом коэффициентов модели. Полученные результаты находятся в соответствии с данными наблюдений над морскими сообществами, в которых, наряду с мелкомасштабными, происходят крупномасштабные изменения численности видов в пространстве [49]. В общем случае стационарные распределения видов будут периодическими или аperiodическими структурами, в зависимости от соотношений коэффициентов модели.

Глава 9

ФИЗИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМ

Основные сведения о строении и функционировании экосистем были получены в результате натуральных наблюдений в природе. Однако переход к количественному исследованию экосистем, созданию математических моделей природных сообществ сразу показал трудности работы с материалом, полученным в ходе таких наблюдений, его неполноту и зависимость от многих неконтролируемых факторов. Эксперимент, позволяющий многократно воспроизводить одну и ту же ситуацию, создавать фиксированные внешние условия среды, дает максимальную количественную информацию и возможность перехода к построению математических моделей.

Физической моделью экосистемы называют часть экосистемы, пространственно отделенную от окружающей среды в целях проведения экспериментальных работ. Физические модели сравнительно малых размеров (по сравнению с естественными размерами экосистем) условно называют микрокосмами, более крупные установки — мезо- и макрокосмами.

Экспериментальные работы с использованием микрокосмов проводились уже в XIX в., однако в настоящее время масштабы работ на физических моделях экосистем резко возросли в связи с проблемами оценки последствий интенсивного антропогенного воздействия на окружающую среду.

Несмотря на широкое использование микрокосмов в современной экологии, методология физического моделирования экосистем еще не разработана. В настоящей главе на основе имеющегося опыта моделирования будут рассмотрены теоретические и экспериментальные особенности функционирования искусственно изолированных экосистем и даны оценки их возможностей и ограничений для решения тех или иных экспериментальных задач.

Наибольшее внимание будет уделено моделям водных экосистем, однако многие принципы моделирования, изложенные ниже, применимы и к моделям наземных экосистем.

9.1. Микрокосмы

Водными микрокосмами обычно называют экспериментальные экосистемы объемом от нескольких миллилитров до нескольких сотен литров. Существуют два принципиально различных способа формирования биологических сообществ в микрокосмах. Первый

способ основан на составлении экосистемы микрокосма из чистых культур отдельных видов организмов, помещенных в искусственно приготовленную среду; это так называемые синтетические (гното-биотические) микрокосмы. Ряд экспериментальных исследований, выполненных на синтетических микрокосмах, уже упоминался в предыдущих главах — это работы по изучению конкуренции и трофических взаимодействий Гаузе (см. п. 3.1), Тилмана (см. п. 3.2.4), Дрейка и др. (см. п. 4.1), сложные исследования по эволюции полностью замкнутых микрокосмов [54, 110, 111] и т. д. Многовидовые полностью синтетические микрокосмы были созданы Таубом [305]. Микрокосмы Тауба состояли из стеклянных сосудов емкостью 1 л с искусственно приготовленной водной средой и искусственными седиментами. В систему были помещены 10 видов водорослей, три вида простейших, три вида зоопланктона. Все виды предварительно культивировали отдельно. Эксперименты продолжались восемь недель, наблюдалась естественная картина динамики — вспышка водорослей, затем быстрый рост простейших и зоопланктона, после чего цикл повторялся, но с более низкими численностями видов.

Опыт работы с синтетическими микрокосмами показал, что они пригодны для моделирования отдельных биологических взаимодействий между видами (конкурентных, трофических, метаболических), не связанных с пространственным распределением особей. Тем не менее прямой перенос результатов, полученных на синтетических микрокосмах, на поведение природных экосистем невозможен по следующим причинам:

видовой состав синтетических микрокосмов ограничен немногими видами, легко поддающимися культивированию;

как правило, потоки вещества не сбалансированы, многие биологические процессы отсутствуют или протекают с недостаточной интенсивностью (в частности, декомпозиция отмершей органики);

в связи с трудностями анализа биологических проб в микрокосмах искусственно создаются высокие концентрации микроорганизмов, не встречающиеся в природе.

Некоторые другие недостатки синтетических микрокосмов, связанные с их размерами, являются общими и для других типов микрокосмов и будут рассмотрены ниже.

Второе направление в конструировании микрокосмов — микрокосмы, заполненные биотой из естественных водоемов. В такие системы обычно вносится природная вода, содержащая фито- и зоопланктон, дно покрывается слоем естественных седиментов, вносятся также отдельные виды макрофитов и макрофауны (моллюски, молодь рыб). Обычные объемы «естественных» микрокосмов — от 1 до 1000 л. Основная цель экспериментов на таких микрокосмах — получение динамического подобия функционирования сложной природной экосистемы водоема в контролируемых условиях.

Насколько осуществима эта цель в микроэкосистемах, рассмотрим на примере нескольких хорошо изученных экспериментальных

установок. Основное внимание будет уделяться следующим аспектам:

степень совпадения динамики микрокосма с реальным водоемом;

вопроизводимость результатов между лабораторными повторностями;

искажение динамики экосистемы микрокосма по сравнению с природной вследствие несоответствия пространственных размеров, световых и температурных полей, отсутствия отдельных звеньев в экосистеме, незамкнутости круговорота вещества, недостатка общего запаса вещества в системе.

Серия экспериментов в микрокосмах объемом от 2,4 до 700 л проводилась в течение трех лет с целью изучения и моделирования экосистемы оз. Анза и выработки тестов для индикации возмущений [289].

Эксперименты проводили при температуре $19 \pm 1^\circ\text{C}$, 12-часовом световом дне с постоянной освещенностью $6,5 \text{ Вт/м}^2$ на поверхности воды, которая составляла менее $1/7$ естественной и обеспечивала сходное развитие планктона. Перемешивание осуществлялось за счет барботирования воздухом. В систему не вводились донные отложения озера, так как имитировался летний период, когда фотическая зона, благодаря устойчивой стратификации воды в озере, изолирована от дна. Наиболее интересные результаты были получены в микрокосмах объемом 700 л, представляющих собой цилиндры радиусом 60,9 см и высотой 75,8 см. Наблюдения велись на двух одинаковых микрокосмах, заполненных деионизированной водой с добавлением биогенных элементов. В каждый микрокосм было добавлено по 3,5 л воды из оз. Анза, содержащей фито- и мелкий зоопланктон. В дальнейшем в аквариумы добавлялись и некоторые более крупные организмы. Общая продолжительность опытов составила 170 дней.

Развитие экосистемы происходило следующим образом. В течение первых 40 дней доминирующим автотрофным компонентом был фитопланктон, в котором наблюдалась вспышка развития диатомовых и зеленых водорослей (рис. 9.1 *a—г*). Репликативность микрокосмов I и II в этот период была достаточно хорошей как по видовому составу сообщества, так и по срокам наступления максимумов, хотя имелись некоторые количественные различия, например, в численности зеленых водорослей.

На 16 день опыта в оба микрокосма было добавлено по несколько особей разных видов зоопланктона, из которых наибольшее развитие получили дафнии. Вследствие выедания ими фитопланктона, к 63 дню большая часть фитопланктона была уничтожена, а численность зоопланктона достигла максимума (рис. 9.1 *д, е*). Концентрация биогенов в воде в это время была достаточной для развития водорослей. Подавление фитопланктона дало конкурентное преимущество прикрепленным водорослям перифитона, который в заметном количестве появился к 49 дню и первоначально состоял из нитчатых зеленых водорослей, сине-зе-

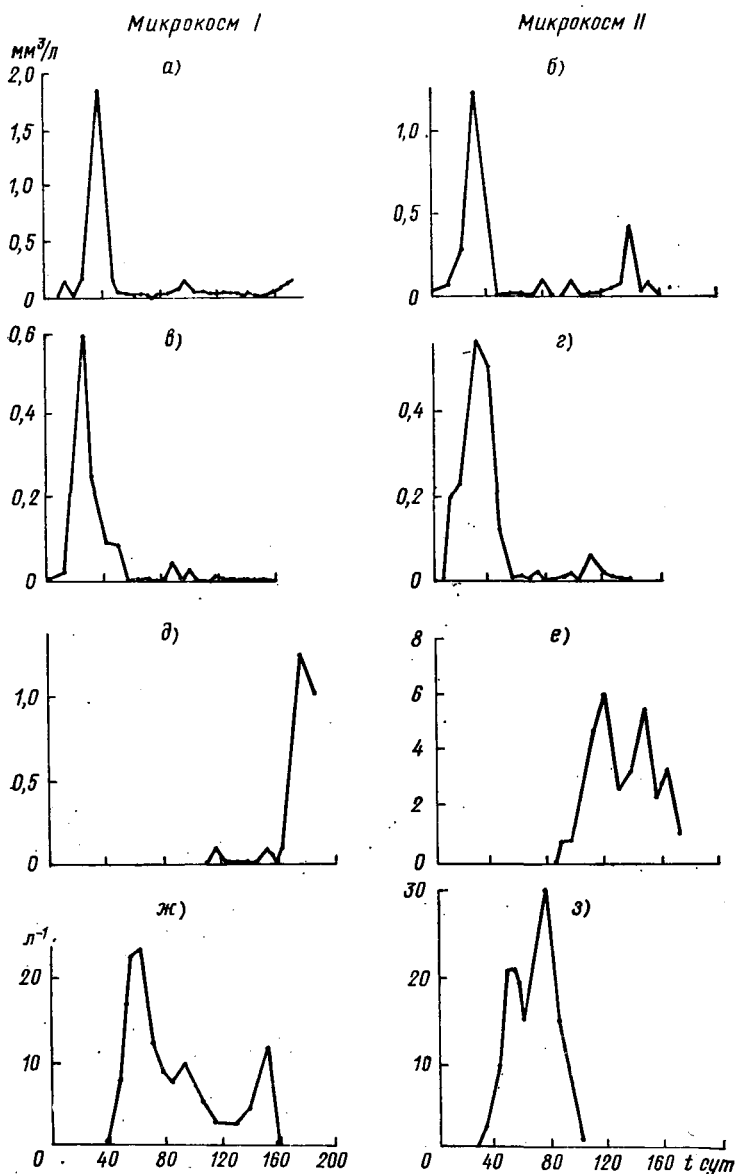


Рис. 9.1. Развитие биологических сообществ гидробионтов в двух одинаковых микрокосмах I и II.

а, б — зеленые микроводоросли; в, г — диатомовые водоросли; д, е — мелкие флагелляты, криптофиты; ж, з — зоопланктон *Daphnia pulex*.

ленной водоросли *Oscillatoria* и диатомовой *Navicula*. Для борьбы с обрастаниями на 56 день в оба микрокосма были посажены по пять особей мелких моллюсков *Physa*, которые успешно уничтожили все прикрепленные водоросли, кроме *Cladophora* и к 105 дню (в микрокосме I) достигли максимума — 1 экз/см² стенок. В отсутствие конкурентов и хищников биомасса зеленой нитчатой водоросли *Cladophora* на стенках быстро выросла, отдельные нити достигли 30 см в длину, а к 147 дню образовали плотные клубки на дне аквариумов, аналогичные тем, которые обнаруживали на дне оз. Анза.

Для оценки влияния молодежи рыб на строение биологического сообщества в микрокосме II на 34 день были посажены мелкие рыбы — *Gambusia* (зоопланктонофаг, пять особей по 1,2 см длиной) и растительоядный сомик *Plecostomus* (пять особей по 1,5 см длиной). В микрокосме I рыбы не вносились.

Влияние рыб проявилось в первую очередь на зоопланктон — так, в микрокосме II рачки дафнии полностью исчезли к 110 дню, в то время как в I микрокосме наблюдался еще малый пик дафний из особей нового поколения. Выедание рыбами новорожденных мелких моллюсков *Physa* привело к тому, что популяция *Physa* отстала по численности от микрокосма I и позже достигла максимума, соответственно, ее влияние на обрастания стенок было меньше.

Значительное накопление в воде микрокосмов соединений азота из-за присутствия моллюсков и рыб вызвало с 80 дня в II микрокосме и с 160 дня в I новую вспышку развития фитопланктона, представленного мелкими подвижными флагоеллятами (криптофитами). Во втором микрокосме их развитие было более мощным и продолжительным, чем в микрокосме I (рис. 9.1 д, е).

Анализируя результаты описанных выше экспериментов и сравнивая их с данными по другим аналогичным микрокосмам, можно сделать некоторые общие выводы о функционировании микрокосмов небольших размеров.

Первым серьезным отличием развития микрокосма от естественной экосистемы является непропорционально большой рост перифитона по сравнению с фитопланктоном. Это явление отмечается практически во всех известных микрокосмах небольшого объема и бывает основной причиной прекращения экспериментов [319]. Обычным объяснением этого феномена считают большое значение отношения площади стенок S к объему V по сравнению с природными водоемами. Отношение S/V уменьшается с ростом объема микрокосма приблизительно как $1/L$, где L — характерный размер системы, поэтому в малых микрокосмах влияние «граничных условий» относительно велико (табл. 9.1). Второй причиной бурного развития перифитона является искажение световых полей по сравнению с естественным распределением освещенности в природных водоемах. В малых микрокосмах освещение практически во всех точках достаточно для активного фотосинтеза, в то время как в водоеме из-за наличия турбулентности ве-

Таблица 9.1

Роль обрастаний в микрокосмах разного объема [14]

Объем микрокосма, м ³	Роль обрастаний	Длительность опыта, сут	Водоем-прототип, цели исследования
2,6	Причина окончания опыта	20	Озеро; влияние удобрений на фитопланктон [214]
3,0	Большая	21	Озеро; продукция фитопланктона [221]
12	Большая	30	Влияние эвтрофирования на продукцию фитопланктона в океане [173]
30	Незначительная	33	Обмен между донными отложениями и водой в океане [175]
64	Незначительная	30	Влияние загрязнения на океанический планктон [254]
120	Незначительная	50	Влияние биогенов и загрязнения на океанический планктон [186]
1300	Незначительная	90	Фито- и зоопланктон, рыбы, цепи питания, влияние загрязняющих веществ на океаническую экосистему [254]

лика доля рассеянной радиации и освещенность сильно понижается с глубиной. Для приведения общей освещенности микрокосма в соответствие с природной практически во всех случаях прихо-

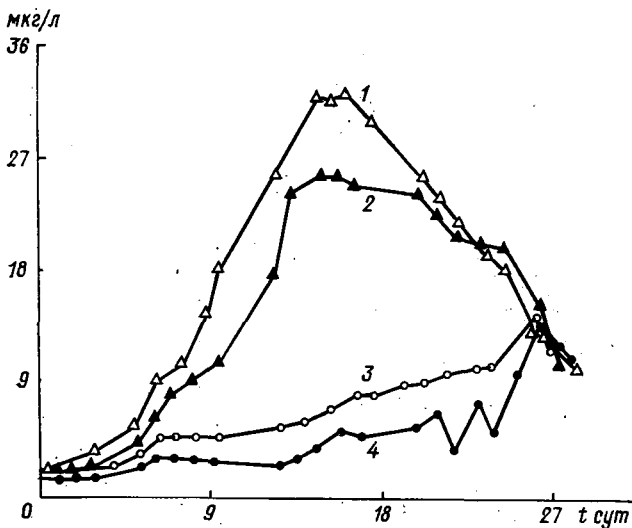


Рис. 9.2. Влияние уровня освещенности микрокосма на развитие фитопланктона (хлорофилл «а»).

1) 10,0; 2) 6,0; 3) 3,6 лк/сут; 4) естественный водоем-прототип зал. Наррагансетт, 23 лк/сут в среднем по столбу воды [308].

дится снижать освещение микрокосма вплоть до 10 % естественного уровня (на рис. 9.2 приведены количественные показатели развития фитопланктона в микрокосме при различной интенсивности света и в водоеме-прототипе [308]). В качестве дополнительной меры может быть рекомендовано освещение не всей поверхности микрокосма, а только центральной его части, с тем, чтобы освещение стенок было минимальным. Полезно также затемнение стенок для уменьшения отражения света.

Второй особенностью работы с микрокосмами является несбалансированность пищевых цепей, что приводит к длительной сукцессии. Общая длительность сукцессии в микрокосмах составляет не менее 30 дней и часто продолжается в течение всего времени опыта (сотни дней) [67, 319]. Экспериментально установлено, что наиболее устойчивы микрокосмы, включающие макрофиты и есте-

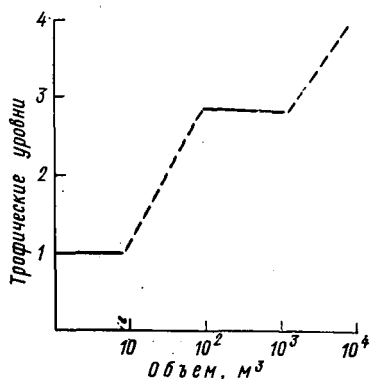


Рис. 9.3. Соотношение между размерами емкостей и числом трофических уровней в экспериментальных системах [255].

ственные седименты, менее устойчивы фитопланктонные микрокосмы, в которых наблюдается сложная и причудливая сукцессия с тенденцией чередования периодов вспышек и спадов численности.

Наличие в микрокосмах консументов оказывает разнообразное воздействие в зависимости от их размеров и численности популяций. Простейшие (*Protozoa*) и мелкий зоопланктон в целом способствуют созданию круговорота веществ в биосистеме, частично высвобождая биогенные элементы. Более крупные консументы (с размерами от 0,1 мм и выше) способны существовать в микрокосмах длительное время далеко не всегда. Так, при обобщении большого количества экспериментальных данных, Мензелом и Стиллом [255]) был сделан эмпирический вывод, что для успешного введения в микрокосм представителей более высокого трофического уровня (имеющих и более крупные размеры), размер микрокосма нужно увеличивать не менее чем в 10 раз (рис. 9.3). Можно указать по крайней мере две причины возникновения этой закономерности. Первая причина заключается в недостатке корма в микрокосме малого размера, необходимого для поддержания хотя бы минимальной жизнеспособной популяции того или иного вида консументов. Общее положение о необходимости определенного наименьшего запаса лимитирующего биогенного элемента в системе для поддержания более сложной трофической структуры было теоретически обосновано в гл. 5. Можно показать, что в рав-

После суммирования по всем трофическим уровням для M_{Σ} получим

$$M_{\Sigma} = \frac{2\alpha}{\beta - 1} \left[\frac{\beta^n - 1}{\beta - 1} - \left(\frac{n}{2} + 1 \right) \right] + \frac{\beta^{n/2} - 1}{\beta - 1} M_n.$$

Отношение β_i/γ_i приближенно равно 0,1—0,2, поэтому выражение для M_{Σ} может быть упрощено:

$$M_{\Sigma} \sim 2\alpha\beta^{n-2} + \beta^{n/2-1}M_n. \quad (9.3)$$

Так как число трофических уровней равно n , то $M_{n+1} = 0$, поэтому из (9.3) следует, что

$$M_{\Sigma} = \rho V \sim 2\alpha\beta^{n-1}, \quad (9.4)$$

где ρ — средняя плотность лимитирующего биогенного элемента в системе, включая и живые организмы; V — ее объем. При постоянной плотности биогенов, принимая $\beta \approx 10$, получим

$$M_{\Sigma} \sim V \sim A10^{n-1},$$

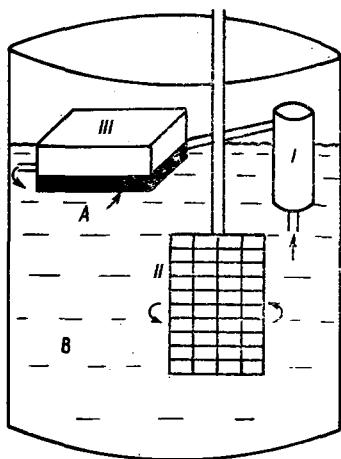


Рис. 9.4. Экспериментальная система.

I — бентосный насос; *II* — решетчатая лопатка для создания турбулентного перемешивания; *III* — пластиковая коробка для сбора бентоса, *A* — бентическое сообщество, *B* — пелагическое сообщество [308].

что совпадает с результатами, полученными в работе [255].

Вторая причина зависимости макроконсументов от размера микрокосма заключается в недостаточно эффективной работе блока минерализации органики и отсутствии буферного фонда биогенов.

В микрокосмах обычной конструкции, например, цилиндрических емкостях, размер блока минерализации вещества определяется площадью седиментов и, следовательно, зависит от размеров самого микрокосма. Это обстоятельство накладывает дополнительное условие на размеры микрокосма. Конструктивным выходом из этого положения является устройство отдельного, достаточно большого блока седиментов, соединенного с остальным микрокосмом насосом, перекачивающим воду. Можно привести несколько примеров такой конструкции микрокосмов.

В микрокосмах, предназначенных для изучения биологических процессов в заливе Наррагансетт (США), седименты были помещены в пластмассовую коробку, плавающую на поверхности воды и соединенную с микрокосмом насосом, перекачивающим воду (рис. 9.4) [308]. Размеры блока седиментов (19,5 × 9 × 24 см) были подобраны таким образом, чтобы обеспечить то же отноше-

ние бентической поверхности к объему микрокосма, что и в природном водоеме. Стенки микрокосма систематически очищались для предотвращения обрастания, неразложившиеся остатки помещались в блок седиментов.

Оригинальная конструкция микрокосма была реализована Рингельбергом (Амстердам, Нидерланды) [291, 292]) в его многолетних экспериментах, начатых в 1973 г. Схема экспериментальной установки Рингельберга показана на рис. 9.5. Установка состоит из автотрофного (фитопланктонного) блока *A*, зоопланктон-

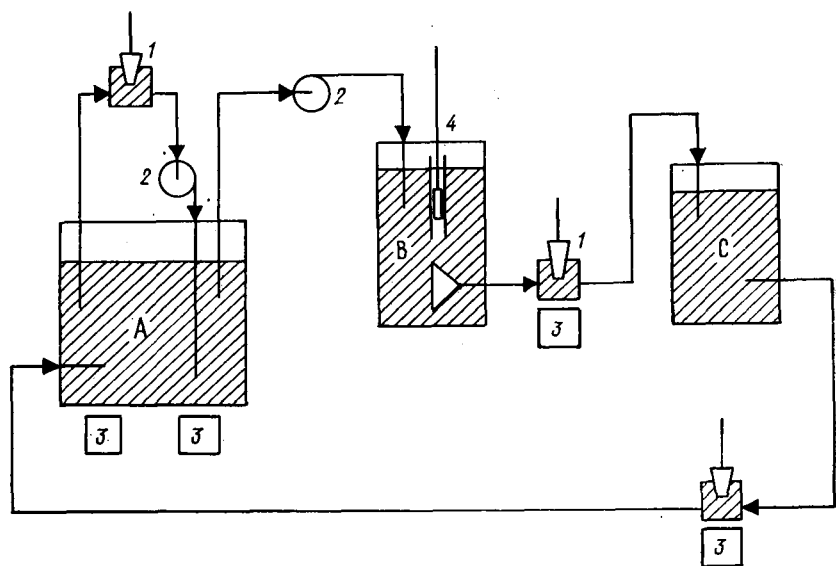


Рис. 9.5. Установка Рингельберга.

A — автотрофный блок, *B* — гетеротрофный блок, *C* — блок декомпозиции; 1 — проточный прибор кислорода, 2 — насос, 3 — магнитная мешалка, 4 — устройство смешивания [292].

ного блока *B* и блока минерализации *C*. Объем блока *A* равен 100 л, блока *B* — 7,5 л, блока декомпозиции вещества — 56 л. В системе была организована циркуляция воды по замкнутому циклу в направлении $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow A$ со скоростью протока 0,3 или 0,9 л/ч. В автотрофном блоке сформировалась ассоциация из нескольких (до семи) видов микроводорослей, гетеротрофный блок был представлен одним видом зоопланктона. Буферность блока минерализации была достаточной и обеспечила существование системы в течение более чем трехлетнего периода наблюдения. По данным Рингельберга, экспериментальная экосистема находилась в «статистически стационарном состоянии», при этом в сообществе фитопланктона происходили колебания численности с периодом около 45 дней, в популяции зоопланктона также про-

исходили колебания, близкие к периодическим. Причины колебаний не были выяснены, но, по-видимому, не были связаны с блоком минерализации и носили внутреэкоцистемный характер.

Кроме установки Рингельберга, существуют и другие микрокосмы блочной конструкции с циркуляцией воды.

Микрокосм «ЭКОТРОН», разработанный в Одесском отделении Института биологии южных морей АН УССР, состоит из емкостей для автотрофов — макроводорослей (13 л), гетеротрофов (30 л) и редуцентов (2 л). В этой системе могут существовать даже рыбы. Время жизни системы измеряется годами [67].

Керстингом [217] создана экспериментальная экосистема, размещенная в нескольких сосудах: емкостью 6 л — для хлореллы, емкостью 0,5 л — для дафний и бактерий. Вся установка термостатирована в аквариуме.

Блочные (пространственно структурированные) микрокосмы являются более жизнеспособными по сравнению с микрокосмами обычной конструкции и могут устойчиво функционировать годами, требуя только постоянного перекачивания воды по кругу [136]. Однако равновесное состояние экосистемы как в блочных, так и в обычных микрокосмах может достаточно сильно отличаться от естественных сообществ.

Практика моделирования экосистем с помощью микрокосмов показывает, что полное сходство динамики естественной экосистемы и микрокосма невозможно даже при одинаковом исходном видовом составе биологического сообщества. Прогрессирующее расхождение сукцессии в микрокосме и водоеме — одно из ограничений на возможную продолжительность опытов в микрокосме. Например, в микрокосмах с водой из оз. Анза (см. рис. 9.1) первый пик развития диатомовых водорослей напоминал весеннее цветение диатомовых в озере, однако уже следующий максимум фитопланктона составили малые подвижные флагаеллы, вообще не характерные для озера.

Таким образом, при работе с микрокосмами важно не столько добиваться полного сходства с природной экосистемой, сколько стремиться к наибольшей репликативности микрокосмов. Этот вопрос изучался несколькими авторами [67, 197, 273, 290, 311], которые пришли к выводу, что в серии одинаковых микрокосмов качественная повторяемость сукцессии обычно удовлетворительна, вариабельность количественных значений большинства химических показателей между микрокосмами составляет в среднем 20—30 %, за исключением соединений азота (табл. 9.2). По биологическим показателям, например, численности фито- и зоопланктона, вариабельность выше и может достигать 80—90 %. Может также сказываться эффект «островной изоляции», т. е. случайное появление в отдельных микрокосмах видов, отсутствующих в других аквариумах, либо, наоборот, вымирание какого-либо вида в некоторых микрокосмах. Поддержанию видовой однородности микрокосмов помогает перекрестный перенос небольших объемов воды и организмов между микрокосмами в первые дни опытов.

Таблица 9.2

Репликативность двенадцати микрокосмов с одинаковым исходным заполнением ($V = 150$ л) на четырнадцатые сутки после начала эксперимента [273]

Параметр	Среднее значение	Коэффициент вариации, %
Фосфор, мг/л		
органический	0,64	8
неорганический	0,07	14
Хлорофилл «а», мг/л	4,08	29
АТФ, мкг/л	2,46	12
Потребление кислорода бентосом, мг/(м ² ·ч)	22	12
Нитраты, мг/л	0,2	60
Аммоний, мг/л	0,15	87
Диатомовые водоросли, кл/мл	2547	26
Флагелляты, кл/мл	74	93

Оценивая возможности применимости малых микрокосмов в экспериментальных исследованиях, можно сделать следующие выводы.

К достоинствам микрокосмов как метода исследования относятся: возможность выделения части экосистемы, создания фиксированных внешних условий, манипуляция отдельными звеньями экосистемы, воспроизводимость результатов. Недостатками являются: значительный эффект краевых условий, недостаточная сбалансированность потоков вещества, отсутствие условий для длительного существования представителей высших трофических уровней размерами более 1—2 см. Микрокосмы пригодны для исследования функционирования седиментов, сообществ фито- и частично зоопланктона, отдельных внутрипопуляционных и трофических взаимодействий.

9.2. Водные макрокосмы

На малых микрокосмах невозможно исследовать экологические процессы, связанные с пространственными факторами — вертикальным и горизонтальным распределением биогенных элементов, структурой турбулентного перемешивания, профилем температуры и освещенности, пространственными перемещениями гидробионтов. Модельное изучение этих явлений требует использования емкостей большого размера — до тысячи кубических метров. Еще одна причина современного повышенного интереса к макрокосмам — интенсивное поступление в водную среду различных загрязняющих веществ и проблема оценки и прогноза их воздействия на природные сообщества. Лабораторные опыты по изучению устойчивости отдельных видов организмов к токсикантам дают оценки, которые не могут быть перенесены на естественные условия. Чтобы приблизиться к реальным условиям, большое число экспериментов стали

проводить на больших макрокосмах. Экосистемный подход позволяет проследить судьбу токсикантов — движение по пищевым цепям, захоронение в донных отложениях, разложение сложных соединений микроорганизмами и т. д.

Первая экспериментальная макроустановка для моделирования морских экосистем, заполняющая, по выражению Стрикленда [303], экспериментальную нишу между колбой и заливом, была построена в Океанографическом институте в Гетеборге (Швеция) в 1939 г. [281]. Это была башня, имеющая 2 м в диаметре и 12 м в высоту, общим объемом около 750 м³; она имела устройства для фильтрации, стерилизации, охлаждения и освещения воды. Однако исследования, за исключением предварительных экспериментов с фито- и зоопланктоном, на ней не проводились.

Начиная с 1970-х годов наиболее интенсивные исследования проводятся на морской базе университета Далхузи (Галифакс, Канада) — макрокосмы семейства «Акватрон»; в заливе Сааниш, Британская Колумбия (Канада) — семейство СЕЕ («контролируемые экспериментальные экосистемы»); в заливе Наррагансетт на базе лаборатории исследования морских экосистем (Под Айленд, США) — семейство MERL (*Marine Ecosystem Research Laboratory*). Эксперименты по изучению действия металлов на водные экосистемы проводились на оз. Балдегг — микрокосмы семейства MELIMEX (*Metal limnological experiment*). Работы проводятся также в Норвежском институте водных исследований — семейство NIVA; Шведском институте загрязнения воды и воздуха — семейство IVL; Нидерландах, Германии (Кильский залив), Шотландии (оз. Лох-Эве). В России длительные исследования проводятся с 1978 г. на макроустановке ЭТЭКОС на базе Гидрофизической лаборатории Московского университета [158, 171, 196, 239, 254, 256, 309].

9.2.1. Установка ЭТЭКОС

Установка ЭТЭКОС смонтирована в Гидрофизическом корпусе Московского университета и представляет собой теплоизолированный бассейн с регулируемым термическим и световым режимом. Рабочая часть установки — бассейн объемом 36 м³ (3×4×3) и воздушной камерой над ним объемом 55 м³. Водный резервуар и воздушная камера изолированы от окружающей среды.

Основной экспериментальной задачей работ на установке ЭТЭКОС явилось моделирование пространственно-временной динамики полей физических, гидрохимических и биологических показателей в водоеме в течение вегетационного сезона. Устройство установки было смонтировано в соответствии с поставленными целями [157, 158].

Для создания и поддержания различных термических режимов и условий освещенности в бассейне предусмотрен целый ряд устройств. У дна бассейна расположены восемь электронагревателей по 8 кВт каждый (рис. 9.6). Стабильность термического режима

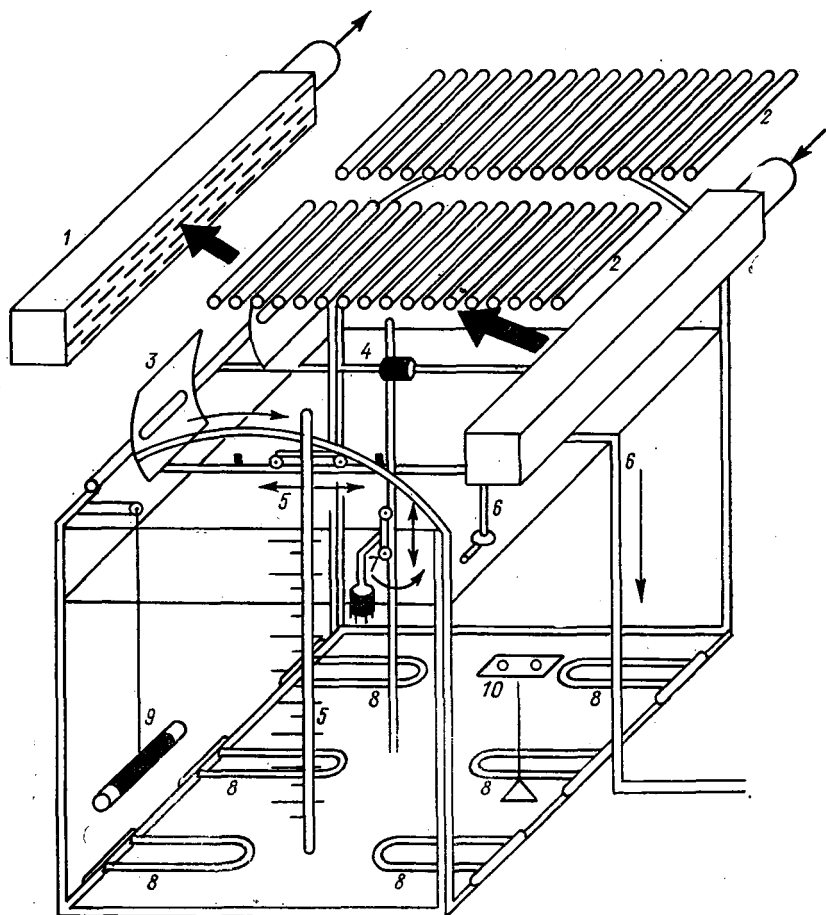


Рис. 9.6. Схема установки «ЭТЭКОС».

1 — система кондиционирования воздуха; 2 — освещение; 3 — ксеноновые лампы; 4 — электродвигатели; 5 — мачта с датчиками кислорода; 6 — пробоотборник; 7 — зонд для определения pH, растворенного кислорода и температуры; 8 — электроннагреватели; 9 — прибор для измерения прозрачности воды; 10 — фотоэлементы для определения интенсивности света.

в бассейне при выключенной системе регуляции температуры довольно высокая. При разности температур между бассейном и лабораторным помещением около 15°C , вода в резервуаре охлаждается или нагревается путем теплообмена через стенки всего на $0,5^{\circ}\text{C}$ в сутки. В воздушной камере имеется система охлаждения. Холодный воздух нагнетается в камеру через перфорированный короб, перемещаемый по высоте вдоль боковой стенки камеры. Теплый воздух вытягивается через аналогичный короб, расположенный под потолком у противоположной стенки. Мощность вентиляционного устройства такова, что объем воздуха, равный объ-

ему воздушной камеры, прокачивается за время около пяти минут. Это дает возможность производить выхолаживание камеры, создавая лишь очень слабые воздушные потоки, и тем самым позволяет изучать процессы, идущие в экосистеме при конвективном перемешивании, возникающем при выхолаживании сверху. Таким образом, в бассейне можно создавать все режимы, характерные для пресных водоемов, — весенне-летний с устойчивым термоклином и осенне-зимний с выхолаживанием и перемешиванием вод. Система освещения включает в себя софит из 56 люминесцентных ламп, перемещаемых по высоте, а также две ксеноновые лампы.

Дно и стенки бассейна выложены инертным светопоглощающим материалом — черной кафельной плиткой. В бассейне имеются два смотровых окна шириной 90 см, расположенные напротив друг друга. Установка снабжена комплексом регистрирующих датчиков и системой отбора проб.

Рассмотрим один из экологических экспериментов, выполненных на установке ЭТЖОС с целью моделирования сукцессии в период весеннего прогрева водоема [157]. Эксперимент проводился при постоянно включенных люминесцентных лампах, температурная стратификация все время была устойчивой. Первоначально бассейн был заполнен водопроводной водой.

Суспензия водоросли хлореллы (*Chlorella pyrenoidosa*) была внесена в бассейн 5 мая 1978 г. После перемешивания с помощью тенев клетки микроводорослей были равномерно распределены по всей толще воды и концентрация их составляла $3 \cdot 10^4$ кл/мл, насыщение воды кислородом составляло 100 %. В течение нескольких дней происходило оседание клеток хлореллы и уменьшение их концентрации в поверхностных слоях воды до $1,3 \cdot 10^4$ кл/мл, размножения водорослей не было, т. е. наблюдался «эффект лаг-фазы». Лишь на шестой день опыта началось повышение численности водорослей, к 13 дню содержание их выросло в два раза, что привело к увеличению концентрации кислорода в верхнем слое воды до 110 %. До 24 дня концентрация хлореллы в приповерхностных горизонтах увеличивалась и достигла на глубине 40 см максимума $(19 \dots 20) \cdot 10^4$ кл/мл. К этому времени в бассейне бурно развиваются простейшие *Ciliata* и *Zooflagellata*. С 24 дня начинается быстрый рост численности кладоцер *Moina macrocopa*, и количество клеток хлореллы начинает быстро снижаться во всех слоях воды, что сопровождается уменьшением концентрации кислорода. В конце эксперимента устанавливается стационарное сообщество, характерное для эвтрофированного водоема. Содержание кислорода в поверхностных слоях снизилось до 50 % и у дна стало близким к нулю. Сообщество организмов, развившееся в бассейне, включало более 20 видов водорослей, ракообразных, простейших.

Анализ описанного выше эксперимента показал, что газовый режим водоема оказывается исключительно чувствительным к процессам, происходящим в экосистеме. Это неудивительно, так как

основные энергетические процессы связаны с образованием и потреблением кислорода и углекислого газа.

Активный рост хлореллы в результате процесса фотосинтеза явился причиной образования подповерхностного максимума концентрации растворенного кислорода. Значение максимума за 10 суток достигло 16,5 мг/л, что составляет 195 % равновесной концентрации при соответствующей температуре. Максимум медленно заглублялся, опускаясь в сутки на 1—2 см. Ниже максимума на глубине 100—160 см находилась область с небольшим градиентом концентрации кислорода, здесь диффузный поток кислорода сверху уравнивался расходом кислорода на окисление мертвой органики и диффузным потоком вниз. В этой области концентрация кислорода в течение эксперимента почти не менялась (так, на глубине 120 см изменение за 10 суток составило всего 5 %). В более глубоких слоях (ниже 180 см) концентрация мертвой органики сильно возрастает, расход кислорода на ее окисление увеличивается. Это приводит к резкому дефициту кислорода у дна.

Результаты эксперимента были использованы для изучения динамики растворенных газов в экосистеме. Была построена математическая модель [98], описывающая продукционные и деструкционные процессы в макрокосме в первой стадии эксперимента, когда шел интенсивный процесс фотосинтеза (с 12 по 24 день опыта). В силу того, что концентрация основных биогенов (азота и фосфора) была достаточно большой, предполагалось, что скорость фотосинтеза лимитировалась концентрацией углекислоты. Поэтому было выбрано всего четыре переменные, описывающие поведение экосистемы и сильно связанные между собой — это концентрации кислорода, углекислоты, живой и мертвой хлореллы. Основные физические процессы, регулирующие величину этих компонент, — диффузия газов и клеток хлореллы в воде, оседание живой и мертвой хлореллы на дно, фотосинтез и отмирание клеток, окисление отмершей органики. Система уравнений, описывающая все эти процессы, имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_{O_2}}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 \rho_{O_2}(z, t)}{\partial z^2} + \gamma' \rho_{CO_2}(z, t) \rho_x(z, t) - b \rho_{O_2}(z, t) \rho_T(z, t), \\ \frac{\partial \rho_{CO_2}}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 \rho_{CO_2}(z, t)}{\partial z^2} - \gamma \rho_{CO_2}(z, t) \rho_x(z, t), \\ \frac{\partial \rho_x(z, t)}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 \rho_x(z, t)}{\partial z^2} + \gamma'' \rho_{CO_2}(z, t) \rho_x(z, t) - \\ &\quad - \varepsilon \rho_x(z, t) - d_x \frac{\partial \rho_x(z, t)}{\partial z}, \\ \frac{\partial \rho_T(z, t)}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 \rho_T(z, t)}{\partial z^2} + \varepsilon \rho_x(z, t) - d_T \frac{\partial \rho_T(z, t)}{\partial z}, \end{aligned} \quad (9.5)$$

где $\rho_{O_2}(z, t)$, $\rho_{CO_2}(z, t)$ — концентрации растворенных газов в воде, $\rho_x(z, t)$, $\rho_T(z, t)$ — концентрации живой и мертвой хлореллы, мг/л сухой массы; D , D_1 — коэффициенты диффузии газов и хлореллы; d_x , d_T — скорости оседания живых и мертвых водорослей; b — скорость потребления кислорода при окислении органики; γ , γ' , γ'' — коэффициенты, характеризующие скорости выделения углекислого газа, кислорода и рост хлореллы. Согласно работе [98], $\gamma' = 0,7\gamma$, $\gamma'' = 2\gamma'$, интенсивность фотосинтеза зависит от освещенности и концентрации углекислого газа:

$$\gamma' = \frac{AL(z, t)}{K + \rho_{CO_2}(z, t)},$$

где $L(z, t)$ — освещенность на глубине z ; $K = (2,9 \pm 1,1) \cdot 10^{-3}$ мг/л.

Коэффициент диффузии определяли методом фотосъемки по скорости расплывания пятна красителя. Стоксову скорость оседания мертвых клеток хлореллы и коэффициент диффузии клеток при устойчивой стратификации определяли по глубинному распределению клеток при осаждении в двухметровой колонке: $d_T = 22$ см²/сут, $D_1 = 13$ см²/сут.

В качестве граничных условий для водорослей были приняты условия непротекания с учетом оседания:

$$D_1 \frac{\partial \rho_{x, T}(z, t)}{\partial t} \Big|_{z=0, H} - d_{x, T} \rho_{x, T}(z, t) \Big|_{z=0, H} = 0.$$

На поверхности бассейна для газов было выбрано условие локального термодинамического равновесия. Вблизи дна для CO_2 было использовано условие непротекания, а для кислорода, окисляющего органику:

$$\partial \rho_{O_2} / \partial t \Big|_H = b \rho_{O_2}(H) \rho_T(H, t).$$

Расход кислорода на дыхание водорослей не учитывался, также не учитывалось выделение углекислого газа при разложении мертвой органики; коэффициент смертности водорослей принимался равным $0,05$ сут⁻¹.

Начальное распределение всех концентраций по глубине было однородным, содержание растворенного кислорода составляло $8,5$ мг/л. Численные расчеты показали, что количество CO_2 , проходящее из атмосферы, не может обеспечить экспериментально наблюдаемого значения концентрации кислорода, что свидетельствует о поступлении значительной части CO_2 из карбонатов, растворенных в воде. Результаты расчетов профилей кислорода и углекислого газа оказались очень чувствительными к скорости оседания живых микроводорослей. Наилучшее согласие с экспериментом было получено при скорости оседания $1,5$ см/сут. Модельные профили и экспериментальные значения концентраций кислорода и углекислого газа в воде приведены на рис. 9.7. Расхождение расчетных и экспериментальных данных не превышает 10 — 15 %, за

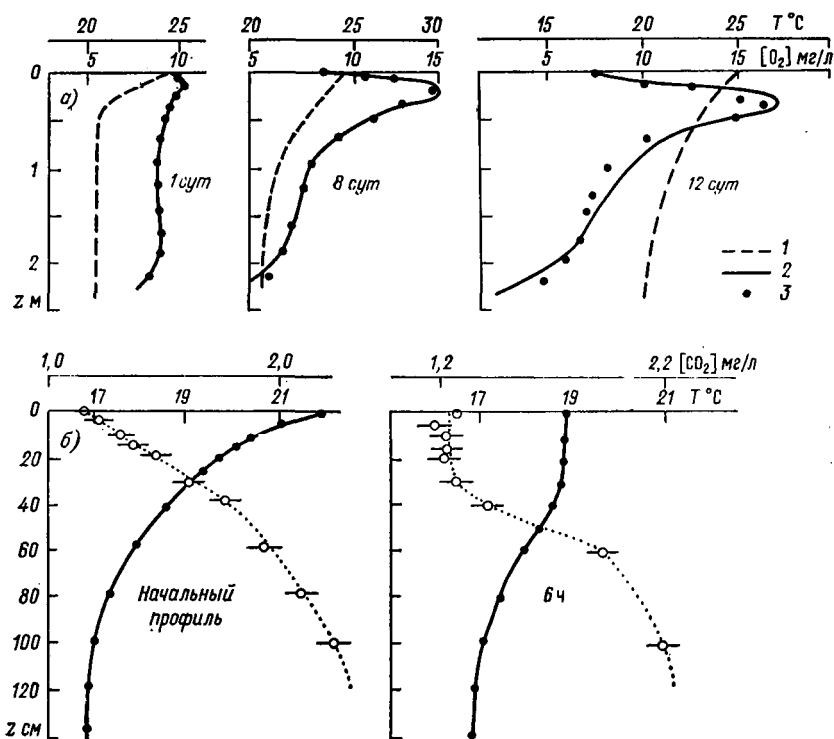


Рис. 9.7. Сопоставление результатов эксперимента на установке «ЭТЭКОС» и расчетов по модели (9.5).

а — профили растворенного кислорода и температуры через 1; 8; 12 сут эксперимента; б — профили растворенного CO_2 и температуры в начале опыта и через 6 ч; 1 — модельные расчеты концентраций O_2 и CO_2 ; 2 — экспериментальные профили температуры; 3 — экспериментальные значения концентраций O_2 и CO_2 .

исключением поверхностного слоя, где, по-видимому, сильно сказывается влияние поверхностной бактериальной пленки.

Наиболее существенный результат расчетов состоит в том, что поток углекислого газа из атмосферы не может обеспечить в летнее время концентрацию CO_2 , достаточную для активного цветения водоема, причем наихудшие условия по углекислому газу создаются в случае, когда интенсивное перемешивание верхнего слоя вод в начале цветения водорослей сменяется периодом штилевой погоды. В этой ситуации концентрация углекислоты в зоне активного фотосинтеза падает до нуля в течение недели, и дефицит ее начинает сильно ограничивать рост водорослей.

9.2.2. Морские макрокосмы

Морские макрокосмы — это большие емкости, заполненные естественной морской водой с присутствующими в ней организмами, и предназначенные для экспериментальных работ. По конструк-

ции морские макрокосмы представляют собой либо «планктонные башни», построенные на берегу, либо полиэтиленовые емкости-колонны, погруженные в водоем и в верхней части выходящие на поверхность воды.

Планктонные башни предназначены для изучения пространственного поведения планктонных животных, их миграций и взаимодействий. Конструкция наиболее известных планктонных башен —

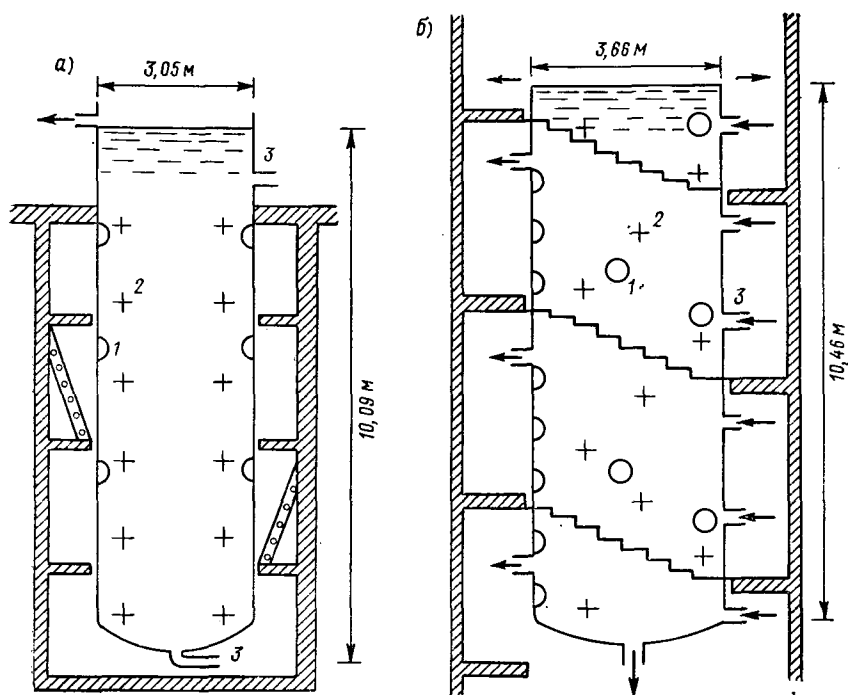


Рис. 9.8. Крупномасштабные стационарные установки для изучения водных экосистем — «планктонные башни».

a — поперечное сечение бассейна «Акватрон» (ун-т Далхузи Галифакс, Канада), объем 108 м³; *б* — поперечное сечение Скрипсовского бассейна (Скрипсовский океанографический институт, Калифорния), объем 73 м³; 1 — окна для наблюдения, 2 — отверстия для взятия проб, 3 — отверстия для заполнения и слива воды.

в Скрипсовском океанографическом институте (Калифорния) и в университете Далхузи (Галифакс, Канада) — показана на рис. 9.8 [170, 255]. Башня в Скрипсовском институте имеет диаметр 3 м и глубину 10 м, в Галифаксе — 3,66 и 10,46 м соответственно. В Галифаксе система освещения искусственная, в то время как в Скрипсовском тэнке в основном используется естественное освещение, которое в пасмурные дни заменяется искусственным. Искусственное освещение хорошо имитирует солнечный спектр. Интенсивность его составляет в Скрипсовском тэнке 10 %

[0,05 кал/(см²·мин)] естественного летнего дневного освещения в этом районе и в Галифаксе 10—40 % [0,04—0,16 кал/(см²××мин)].

Оба тэнка внутри покрыты пластиком, имеются окна для наблюдения и отверстия для отбора проб. Система наполнения водой предусматривает ее фильтрацию, нагрев и охлаждение, что позволяет создавать определенную температурную стратификацию, а также моделировать апвеллинг.

Первоначальной целью, ради которой сооружались планктонные башни, было культивирование некоторых видов ракообразных, которые плохо выращивались в малых объемах, однако было обнаружено, что в больших объемах практически невозможно проводить эксперименты с чистыми культурами вследствие неизбежного появления сорных видов. Другой подход, связанный с заполнением установок пробами из природных водоемов, оказался более эффективным.

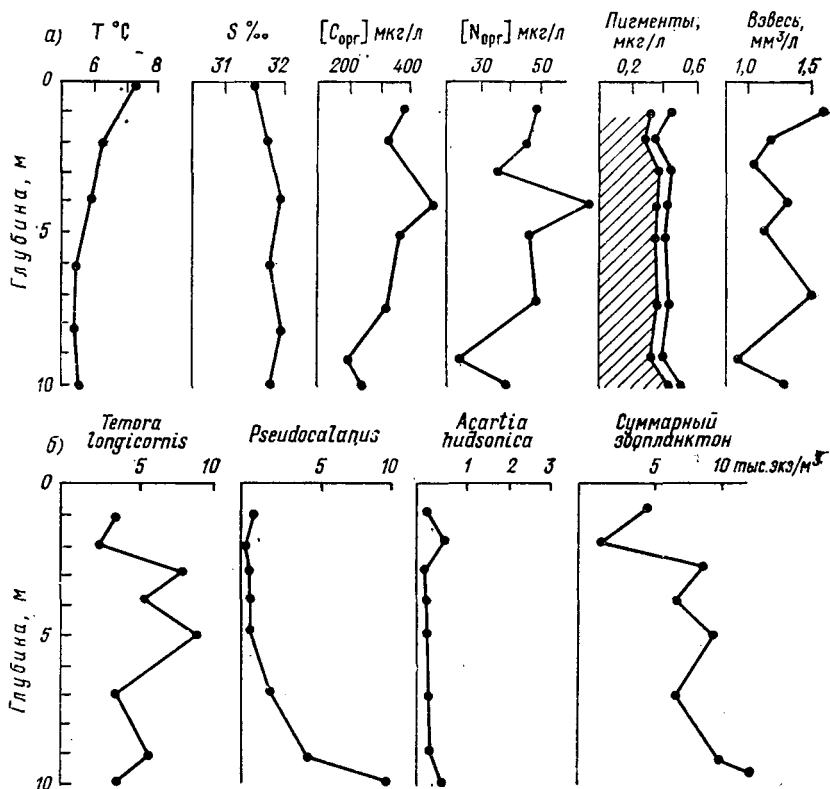


Рис. 9.9. Вертикальное распределение некоторых параметров (а) и отдельных видов зоопланктона (б) в бассейне «АкваТрон» (непроточный режим).

Пигменты хлорофилл «а» и феофитин (штриховки).

Одним из главных достоинств больших установок является то, что в отличие от микрокосмов, эксперименты можно проводить при естественных достаточно низких концентрациях живых организмов и биогенных элементов в среде, естественной температурной и световой стратификации.

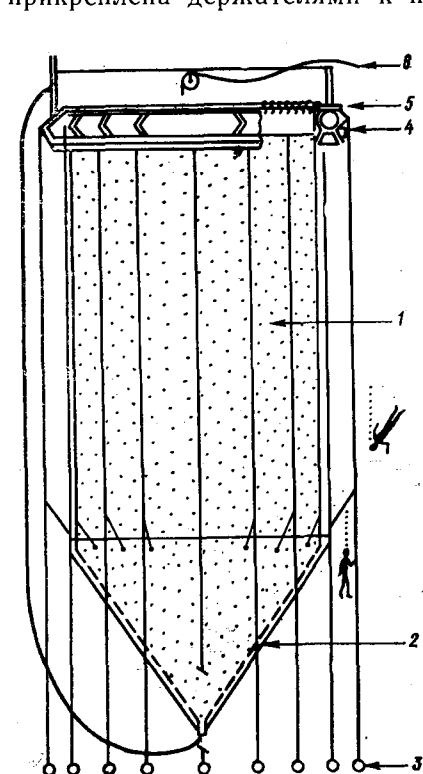
Богатые возможности планктонных башен типа «Акватрон» можно продемонстрировать на примере одного из экспериментов, проведенного в Далхузи. На рис. 9.9 показано вертикальное распределение некоторых параметров: температуры, солености, биогенных элементов в планктонной башне в один из дней наблюдений, а также вертикальное распределение трех видов зоопланктона. Распределение зоопланктона (рис. 9.9б) является наиболее интересным и достаточно хорошо соответствует распределению доминантных видов копепод в родительском водоеме — заливе Бедфорд в течение зимы [183]. Наблюдения за ракообразными, выращенными в башенных танках, показали отсутствие отличий между животными, обитающими в океане и в бассейне. Это еще раз подтвердило, что макрокосмы являются промежуточным звеном между лабораторией и океаном.

В условиях макрокосмов очень трудно получить количественные данные, но детальные наблюдения за невозмущенным зоопланктоном могут дать полную качественную информацию о способах плавания и питания. Трудности количественного анализа связаны прежде всего с отбором проб, так как обычные планктонные сети нарушают вертикальную стратификацию организмов и при достаточно разреженной популяции зоопланктона вносят сильные локальные искажения.

На установке «Акватрон» велись подробные наблюдения за динамикой стай морских рачков-эвфаузид, способах плавания хетогнат, способах плавания и питания крылоногих моллюсков, изучались миграции динофлагеллят при наличии температурной стратификации. В Скрипсовском тэнке миграции динофлагеллят исследовались при отсутствии температурного градиента, было показано, что миграции происходят со скоростью 1—2 м/ч, так же, как и в естественных условиях. Однако даже в столь крупных установках в ряде случаев возникали проблемы, связанные с ограниченностью объема. Так, некоторые рачки, например, *Acartia*, систематически собирались у стенок макрокосма, а рачок псевдокалянус пытался мигрировать через дно бассейна [14].

Стремление экологов к созданию макрокосмов, способных удерживать в замкнутом объеме организмы всех трофических уровней с сохранением их естественной активности и максимально приближенных к условиям обитания в водоеме, привело к появлению полиэтиленовых полых колонн, ограничивающих замкнутые объемы воды в естественном водоеме. Наиболее крупномасштабные работы проводятся на установках серии СЕЕ (Ванкувер, Канада), аналогичные макрокосмы функционируют в Шотландии (Лох-Эве), Норвегии, Нидерландах (Ден-Хелдер) [175, 179, 186, 234, 235, 239].

Конструкция установки семейства СЕЕ показана на рис. 9.10 [312]. Подводная часть установки представляет собой гибкую цилиндрическую оболочку, заканчивающуюся конической секцией. Диаметр установки 9,5 м, общая глубина — до 30 м, объем — до 2000 м³. Оболочка состоит из двух слоев нейлона и полиэтилена, и в верхней части, выходящей на поверхность воды, прикреплена держателями к плавающему плоту-кольцу. Возле



отверстия установки на плавучей платформе устанавливаются измерительные приборы и насосы для отбора проб. Установка заполняется морской водой из залива Сааниш вместе с содержащимися в ней гидробионтами, за исключением крупных рыб. Эксперименты проводятся обычно в течение весенне-летнего сезона.

Основные цели работ на макрокосмах-ограждениях — изучение пищевых цепей в водоеме и возможности выращивания ценных видов планктона и рыб. Второй важнейшей задачей является изучение поведения загрязняющих веществ в условиях, максимально приближенных к естественным.

Рис. 9.10. Подводная часть установки СЕЕ (макрокосм-ограждение).

1 — емкость, 2 — крепление, 3 — отвесы на тросах, 4 — плавающий кольцевой плотик, 5 — платформа для отбора и обработки проб, 6 — насос для отбора проб.

Как и в малых установках, для крупноразмерных модулей проводились специальные работы по выявлению степени репликативности модулей между собой и с природным водоемом [311].

На рис. 9.11 приведены результаты опытов с четырьмя одинаковыми установками СЕЕ (объемом 70 м³) в течение месяца, а также показатели развития фитопланктона в каждой из установок и в водоеме вне установки. По фитопланктону наблюдалось хорошее соответствие между макрокосмами и природными водами (однако при этом в макрокосмы с 14 по 27 дни опыта вносили биогенные элементы, чтобы возместить недостаточность вертикального подъема биогенов); по зоопланктону различия были значительно больше.

В ряде работ [170, 173, 179, 254] изучались причины, приводящие к отличию динамики экосистем макрокосмов от естественных

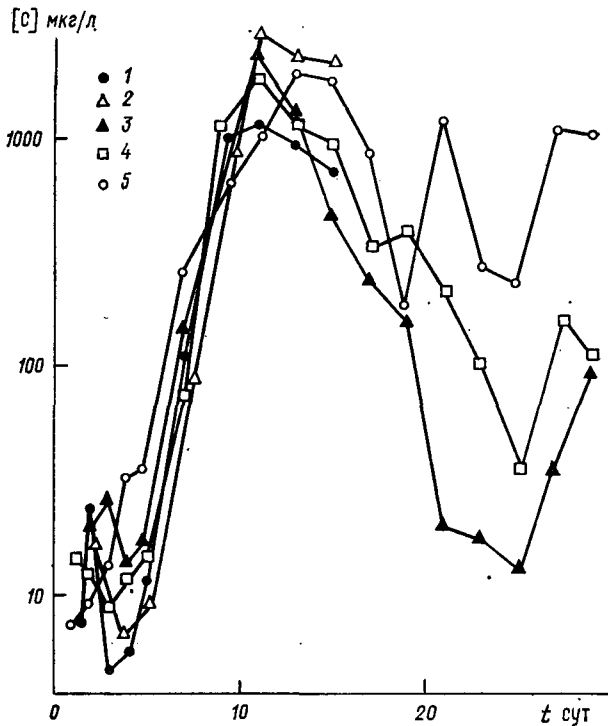


Рис. 9.11. Изучение репликативности развития фитопланктона в четырех одинаковых установках СЕЕ (1—4) и в природных водах (5).

сообществ открытых вод. Было показано, что основной недостаток макрокосмов — механическое отделение замкнутого объема воды от внешней среды, которое приводит к резкому снижению скорости перемешивания водной массы внутри столба воды. Так, значение вертикального коэффициента диффузии в поверхностных слоях океана имеет порядок $5\text{--}50\text{ см}^2/\text{с}$, в то время как в установках СЕЕ объемом 68 м^3 он был значительно меньше — $0,1\text{ см}^2/\text{с}$ [255, 312]. Недостаточность вертикального перемешивания (несмотря на барботирование воздухом) приводит к быстрому оседанию в макрокосмах крупных клеток фитопланктона (например, крупных диатомей) и замещению их на малые подвижные формы фитопланктона (табл. 9.3).

Вследствие слабого вертикального перемешивания вод в макрокосмах не происходит возврат биогенных элементов из нижней части установки, что также создает отличия от естественной экосистемы.

Несмотря на перечисленные недостатки, макрокосмы-ограждения являются эффективным средством анализа путей миграции загрязняющих веществ в экосистемах. Так, на установках серии

Таблица 9.3

Динамика среднего размера клеток
фитопланктона (в пересчете
на эквивалентный сферический диаметр, мкм)
в перемешиваемом
и неперемешиваемом макрокосмах СЕЕ

Время отбора пробы (недели)	Средний размер клеток, мкм	
	неперемешиваемый макрокосм	перемешиваемый макрокосм
0	13,6	13,7
1	11,1	11,1
2	13,4	18,2
3	15,1	16,6
4	6,7	15,2
5	4,5	15,5
6	7,8	19,1

Примечание. Макрокосмы представляют собой цилиндры диаметром 2,4 м и высотой 16,1 м. Перемешивание производилось ежедневно со дна емкости, отбор проб осуществлялся с глубин 0—10 м.

СЕЕ проводились эксперименты по эвтрофированию, загрязнению металлами и токсикантами (по программе СЕРЕХ); на установках MELIMEX — загрязнение металлами; на установках NIVA и IVL изучалось нефтяное загрязнение, и т. д. [171, 196, 230, 254, 279]. В СССР влияние загрязняющих веществ на водные экосистемы изучается на экспериментальных установках в Риге и на Азовском море [14, 27, 67].

Экспериментальные возможности макроустановок хорошо просматриваются при анализе типичного эксперимента по изучению влияния ртути на водную экосистему [184, 313].

Три установки СЕЕ (контрольная и две экспериментальные), каждая объемом 1300 м³, были заполнены водой из залива Сааниш (Ванкувер). Через 10 дней в экспериментальные установки была добавлена сулема (HgCl₂), и начальные концентрации ртути по всему объему составили: в модуле СЕЕ1 — 1 мкг/л, в модуле СЕЕ5 — 5 мкг/л. Эксперимент продолжался в течение 72 дней (май—июль) и дал следующие результаты.

В воде наблюдалось последовательное снижение концентрации ртути примерно на 2 % ежедневно (рис. 9.12 а). У гетеротрофных бактерий первоначально произошло десятикратное снижение активности, восстановление активности отмечалось уже через 5 суток. Наблюдения за фитопланктоном дали сходную картину — сразу после внесения ртути ассимиляция углерода и концентрация хлорофилла «а» снизились (рис. 9.12 б), восстановление заняло около недели. Наиболее сильное угнетающее влияние

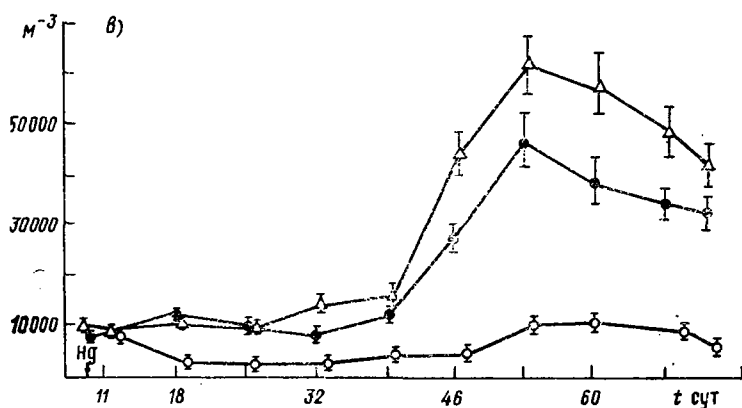
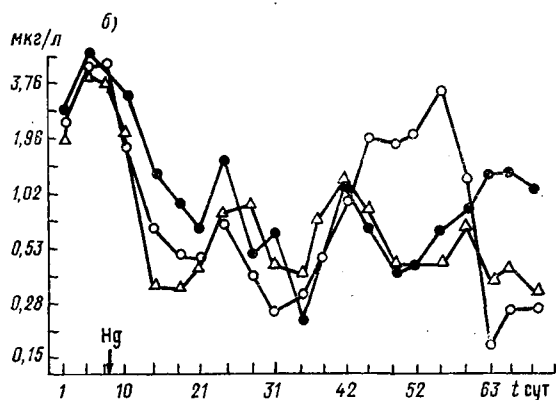
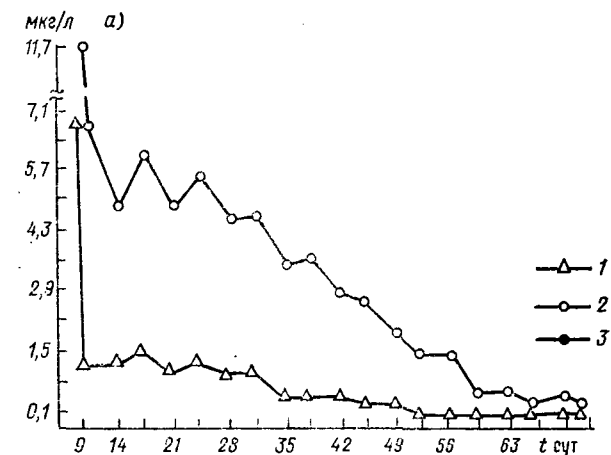
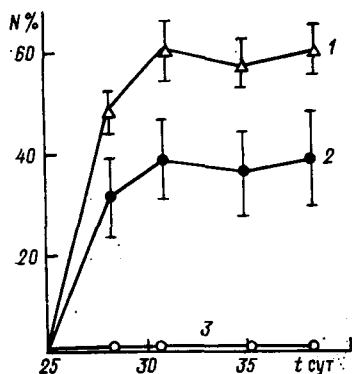


Рис. 9.12. Результаты токсикологического эксперимента с внесением ртути на установках СЕЕ.

1 — СЕЕ1, 1 мкг/л, 2 — СЕЕ5, 5 мкг/л, 3 — контроль; а — концентрация ртути в воде (среднее значение по столбу воды 2—18 м); б — динамика концентрации хлорофилла «а» в контроле и после внесения ртути (на 24-, 37-, 53-й дни опыта в установки добавлялись биогенные элементы); в — численность каланоидных копепод в контроле и опытных установках.

ртути оказала на зоопланктон. На рис. 9.12 в представлены результаты наблюдений за наиболее массовой группой зоопланктона — каланоидными копеподами (*Pseudocalanus*, *Acartia*, *Paracalanus*, *Calanus*, *Centropages*). В установке СЕЕ1 (1 мкг/л) численность копепод в конце опыта была не ниже, а даже несколько выше, чем в контрольной. В установке СЕЕ5 (5 мкг/л) наблюдалось значительное угнетение копепод, численность их



в конце опыта была в пять раз меньше, чем в контрольной. На рис. 9.13 показаны соотношения копеподит V стадии, прошедших линьку и превратившихся во взрослых особей, для контрольного и двух экспериментальных макрокосмов. В контрольной уста-

Рис. 9.13. Линька копеподит V стадии, подерживаемых в лаборатории на воде из установок СЕЕ.

1 — контроль, 2 — СЕЕ1, 3 — СЕЕ5; N — количество особей, прошедших линьку.

новке и при низком уровне загрязнения образование половозрелых особей происходило нормально, в установке с высоким уровнем ртути линька копеподит оказалась невозможной даже после перенесения их в чистую воду, т. е. популяция была обречена на вымирание. Наблюдения за рыбами (молодь кеты, *Oncorhynchus keta*) показали отсутствие значимых различий в росте рыб для всех трех макрокосмов в течение первых 50 дней, в дальнейшем наметилось отставание в весе рыб в установке с максимальным загрязнением (СЕЕ5), возможно, из-за снижения количества пищи — копепод.

Таким образом, эксперименты в водных макрокосмах позволяют достаточно точно выявить уровни токсикантов, оказывающих негативное влияние на экосистему, определить скорость очищения воды, выявить критические, наиболее уязвимые звенья пищевых цепей и специфику воздействия на них различных токсикантов.

Глава 10

ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМ

В данной главе будут рассмотрены прикладные аспекты математического моделирования экосистем, т. е. адаптация теоретических представлений к описанию природных биологических сообществ. Создание «портретных» моделей экосистем стало насущной необходимостью в последние десятилетия в связи с крупномасштабным вмешательством человека в природную среду, повлекшим за собой загрязнение, потерю устойчивости и деградацию многих естественных экосистем. Моделирование позволяет оценить степень нарушенности биологических процессов, выявить основные причины изменений и их следствия, дать прогноз эволюции системы в будущем и определить комплекс мер по реабилитации природного объекта.

10.1. Основные принципы построения имитационных моделей экосистем

Первые попытки описать конкретную природную экосистему были основаны на стремлении описать ее как можно более подробно. Однако, как уже отмечалось выше, число видов в природном сообществе очень велико, а взаимодействий между ними — еще больше. В результате не только модель, но даже ее изображение в виде блок-схемы выглядели сложными и запутанными, как, например, блок-схема модели эстуария в одной из работ Одума (см. [204]). Совершенно очевидно, что теоретически для каждого компонента системы можно написать уравнения, но практически число параметров и переменных будет столь велико, что экспериментировать с моделью (а в этом и заключается основная цель исследователя) будет невозможно. Более того, большинство биологических параметров, входящих в состав моделей, принципиально не могут быть определены экспериментально с большой точностью в связи с высокой пластичностью свойств видов, популяций и особей. Практика показала, что в чрезмерно усложненных моделях, содержащих сотни плохо определенных коэффициентов, можно получить при реализации на ЭВМ одну и ту же динамику модели как при разумных предположениях относительно взаимодействия видов, так и при самых невероятных, например, для случая «заяц ест волка» [204].

Таким образом, попытки детального описания многокомпонентных экосистем приводят к проблеме «проклятия размерности», когда практически невозможно корректное построение и иденти-

фикация математической модели из-за использования чрезмерно большого количества неточно определенных параметров по сравнению с имеющейся экспериментальной информацией.

В этой ситуации перед специалистом-прикладником с неизбежностью встает проблема упрощения модели, отбрасывания блоков и функциональных связей, имеющих второстепенное значение, объединения нескольких компонент в один блок, выделения наиболее важных составляющих, управляющих поведением системы при заданном внешнем воздействии. До сих пор четких теоретических рецептов для упрощения моделей не существует, качество построения имитационных моделей экосистем в значительной мере определяется искусством специалиста по моделированию.

Тем не менее определенный опыт имитационного моделирования экосистем уже накоплен, перечень некоторых работ представлен в табл. 10.1, изложение этого опыта может быть полезно как для практической работы экологов, так и для дальнейших теоретических обобщений.

Таблица 10.1
Модели экосистем конкретных водоемов

Водоемы	Цель моделирования	Источник
оз. Дальнее	Оценка промысла	[99]
оз. Байкал	Имитация	[100]
оз. Джордж	Имитация	[275]
оз. Эри	Имитация	[286]
оз. Онтарио	Эвтрофикация	[296]
оз. Балатон	Эвтрофикация	[90, 224]
Датские озера	Имитация, эвтрофикация	[73, 213]
Белое море	Оценка влияния физических факторов на динамику планктона	[19]
Залив-эстуарий	Влияние термального сброса	[250]
Балтийское море	Имитация	[102]
Финский залив	Влияние термального сброса	[83, 86]
Азовское море	Имитация, оценка антропогенных изменений	[121]
Северо-западный шельф Черного моря	Имитация, оценка продуктивности	[31, 32]

В дальнейшем изложении будет использоваться следующая последовательность построения и анализа имитационной модели экосистемы:

анализ данных наблюдений за поведением экосистемы, выработка гипотез о причинах изменений, выявление биологических объектов, определяющих течение процесса;

объединение отдельных популяций в более крупные функциональные блоки в соответствии с их значимостью при изучении

данного вида внешнего воздействия; уменьшение размерности системы;

определение быстрых и медленных переменных, замена части из них постоянными величинами или параметрическими зависимостями;

выявление и математическое описание факторов, лимитирующих биологические процессы в экосистеме;

формулировка кинетики роста и основных взаимодействий между компонентами модели;

математическое описание зависимости экологических параметров от физических условий среды (температуры, освещения и т. д.);

в необходимых случаях — описание пространственных потоков вещества и рассмотрение пространственного распределения организмов;

теоретическое исследование модели;

сравнение с экспериментальными данными, идентификация модели;

выявление чувствительности модели к отдельным параметрам, корректировка модели;

численное экспериментирование с моделью при различных сценариях воздействия на экосистему, выдача прогнозов и рекомендаций.

Практические применения перечисленных выше рекомендаций целесообразно рассмотреть на нескольких примерах. Вначале будут описаны так называемые точечные имитационные модели, построенные без учета пространственного распределения популяций, разобрана задача идентификации коэффициентов модели по экспериментальным данным; далее рассматриваются некоторые аспекты создания моделей, учитывающих пространственную неоднородность экосистемы.

10.2. Модель эвтрофирования водоема

Эвтрофирование водоемов, их цветение, связанное с гиперфункцией автотрофного блока экосистемы, в течение более, чем 30 лет является постоянным предметом экологического моделирования. Причина этого — массовое эвтрофирование водоемов, связанное с широким применением минеральных удобрений в сельском хозяйстве, а также с изобретением и массовым использованием в быту и промышленности синтетических моющих средств, содержащих фосфор. Смыв в водоемы биогенных элементов многократно увеличил продуктивность водорослей, что привело к ухудшению качества воды, гибели рыбы, невозможности использования ряда водоемов в рекреационных и хозяйственных целях. В числе крупных водоемов, которым был нанесен значительный ущерб вследствие эвтрофирования — Великие озера Сев. Америки, Ладожское озеро, оз. Балатон, оз. Вашингтон и др. [5, 286]. В на-

стоящее время признаки эвтрофирования наблюдаются и во внутренних морях — Балтийском, Черном, Средиземном.

При анализе причин и следствий эвтрофирования, выработке прогнозов и мер восстановления водоемов впервые в практике природопользования были созданы имитационные математические модели водоемов. Среди современных имитационных моделей техника построения моделей эвтрофирования разработана наиболее детально.

10.2.1. Первичный анализ экспериментальных данных

До составления математической модели необходимо предварительно проанализировать имеющиеся материалы наблюдений за состоянием водоема. При изучении эвтрофирования обычно требуется следующий набор данных — динамика концентраций основных биогенных элементов в поверхностных водах, сезонная динамика и видовой состав фитопланктона (при необходимости и мак-

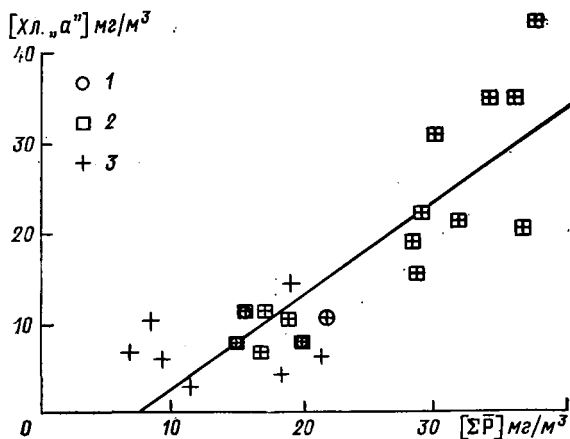


Рис. 10.1. Соотношение между среднегодовыми суммарными концентрациями фосфора и хлорофилла «а» в озерах экспериментальной озерной области, Канада [297].

1 — озера с $[N]/[P] < 8$ (по массе); 2 — озера с $[C]/[P] < 50$; 3 — озера с естественным соотношением $[C]/[P]$ и $[N]/[P]$.

рофитов), менее детально — сведения о зоопланктоне и рыбах. Эвтрофирование — процесс многолетний, поэтому для анализа нужны материалы наблюдений по крайней мере за несколько лет.

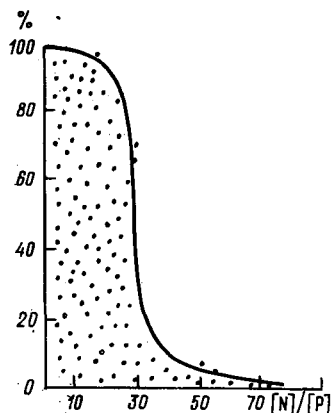
При анализе данных статистическими методами уже можно выявить основные звенья исследуемого процесса. Так, при эвтрофировании ясно просматривается связь между численностью фитопланктона (или концентрацией хлорофилла) и запасом фосфора в воде (рис. 10.1), такой тесной связи с другими биогенными элементами обычно не просматривается [263, 297]. Из этого

можно сделать вывод, что лимитирующим элементом, ограничивающим продуктивность микроводорослей, в большинстве случаев является фосфор.

Наряду с общим увеличением продуктивности в фитопланктоне наблюдаются и качественные изменения видового состава — практически повсеместно в эвтрофных водоемах увеличивается доля сине-зеленых (реже — зеленых) водорослей и снижается доля диатомовых и других видов, типичных для малопродуктивных (олиготрофных) водоемов. Это явление тесно связано с изменением естественных соотношений между биогенными элементами в водной среде, в частности, со снижением отношения «азот/фосфор» при избыточном поступлении фосфора (рис. 10.2) [315]. Масовое развитие сине-зеленых нежела-

Рис. 10.2. Доля сине-зеленых водорослей (%) в планктоне при разном соотношении «общий азот/общий фосфор» в водоеме.

Данные по 12 озерам умеренной зоны Северного полушария [315].



тельно из-за выделения многими видами соединений, придающих неприятный запах и токсические свойства воде, угнетающих развитие зоопланктона и рыб.

Таким образом, в моделях эвтрофирования при изучении реакций экосистемы на избыточное поступление фосфора наиболее важным компонентом биоценоза следует считать фитопланктон, в ряде случаев в фитопланктоне необходима градация на отделы водорослей, имеющих экологические преимущества в чистых или эвтрофных водах.

Зоопланктон и рыбы в моделях эвтрофирования подробно не рассматриваются, за исключением случаев, когда предметом моделирования являются изменения этих сообществ в эвтрофном водоеме.

В ряде моделей кроме основного круговорота фосфора рассматриваются и другие, связанные с ним биогенные элементы — углерод, азот, кислород, что позволяет описывать процессы более детально.

10.2.2. Уравнения модели эвтрофирования озера

Рассмотрим более подробно одну из моделей эвтрофирования, ориентированную на описание процесса в мелком пруду или озере [213].

Модель включает в себя три трофических уровня — фитопланктон, зоопланктон, рыб и содержит 17 независимых переменных.

Основное внимание уделяется исследованию поведения фитопланктона. Рассматривается также три независимых цикла биогенных элементов — фосфора, азота, углерода, содержание каждого из которых в биомассе водорослей описывается отдельной независимой переменной. Уравнения динамики системы задавались в следующем виде.

Фитопланктон. В уравнении для концентрации биомассы фитопланктона в воде M_1 предусматривается учет следующих процессов — собственный рост фитопланктона (член CDR), осаждение клеток (SA), выедание консументами (член GZ/Y) и вынос за пределы водоема вследствие водообмена (член Q/V), в итоге

$$\frac{dM_1}{dt} = M_1 (CDR - SA - GZ/Y - Q/V), \quad (10.1)$$

где M_1 — биомасса фитопланктона, г/м³; CDR — скорость роста фитопланктона, сут⁻¹; SA — скорость осаждения фитопланктона, сут⁻¹; GZ — фактор выедания водорослей зоопланктоном и рыбой, сут⁻¹; Y — коэффициент усвоения биомассы водорослей консументами; Q/V — коэффициент водообмена, сут⁻¹; V — объем озера, м³.

Удельная скорость роста микроводорослей CDR описывается как взаимодействие двух процессов — потребления биогенов в соответствии с кинетикой Моно и размножения в зависимости от соотношений внутренних запасов биогенов в клетках:

$$CDR = CDR_{\max} \prod_{j=1}^3 (1 - C_{j\min}/C_j) \exp\left[\frac{-2,3|t - 16,5|}{15}\right], \quad (10.2)$$

где CDR_{\max} — максимальная скорость роста фитопланктона, сут⁻¹;

$C_{j\min}$ и C_j ($j = \overline{1, 3}$) — минимальные и текущие концентрации биогенных элементов (углерод, азот, фосфор) в клетках микроводорослей; t — температура, °С.

Скорость осаждения водорослей SA рассчитывалась по эмпирической формуле

$$SA = (SVS/D) \sqrt{\theta^{(t-20)}}, \quad (10.3)$$

где SVS — экспериментальная скорость осаждения микроводорослей (*Scenedesmus*), м/сут; D — глубина, м; θ — температурный коэффициент.

Углерод в биомассе водорослей. Общее содержание углерода в биомассе водорослей описывается балансовым уравнением, учитывающим биоассимиляцию углерода, его потери при дыхании, вынос с водообменом, осаждение, выедание

$$\frac{dC_1}{dt} = M_1 (U_1 - RC) - (SA + GZ/Y + Q/V) C_1, \quad (10.4)$$

где U_1 — скорость потребления углерода, сут⁻¹; RC — скорость дыхания фитопланктона, сут⁻¹.

Скорость потребления углерода при биоассимиляции U_1 предполагается зависящей от концентрации неорганического углерода в среде C ($\text{г}/\text{м}^3$), и внутри клеток — FA_1 ($FA_1 = C_1/M_1$); от интегральной освещенности RAD $\text{ккал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ с учетом насыщения по свету и поглощения света водой и водорослями:

$$U_1 = U_{1 \max} \frac{FA_{1 \max} - FA_1}{FA_{1 \max} - FA_{1 \min}} \frac{C}{KC + C} \times \\ \times \frac{1}{\Omega} \lg \left[\frac{RAD + KL}{KL + RAD \exp(-\Omega)} \right], \quad (10.5) \\ \Omega = (\alpha + \beta M_1) D, \quad FA_1 = C_1/M_1,$$

где $U_{1 \max}$ — максимальная скорость потребления углерода, сут^{-1} ; KC — константа Михаэлиса для углерода; KL — константа Михаэлиса для света, $\text{ккал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$; α и β — коэффициенты экстинкции света для воды и фитопланктона соответственно, м^{-1} и $\text{м}^2/\text{г}$; $FA_{1 \max}$ и $FA_{1 \min}$ — максимальные и минимальные концентрации углерода в водорослях.

Дыхание фитопланктона определяется температурой водной среды, а также внутренней концентрацией углерода в клетках

$$RC = RC_{\max} (C_1/C_{1 \max})^{2/3} \exp \left[\frac{-2,3 |t - 16,5|}{15} \right], \quad (10.6)$$

где RC_{\max} — максимальная скорость дыхания для фитопланктона, сут^{-1} ; t — температура воды, $^{\circ}\text{C}$.

Фосфор и азот в биомассе водорослей. Уравнения строятся аналогично уравнениям для углерода, однако не учитывается влияние освещенности:

$$\frac{dC_j}{dt} = U_j M_1 - (SA + GZ/Y + Q/V) C_j, \quad j = 2, 3, \\ U_j = U_{j \max} \frac{FA_{j \max} - FA_j}{FA_{j \max} - FA_{j \min}} \frac{C_{sj}}{C_{sj} + KC_j}, \quad (10.7) \\ FA_j = C_{sj}/M_1, \quad j = 2, 3,$$

где $U_{j \max}$ — максимальные скорости потребления фосфора и азота, сут^{-1} ; C_{sj} — концентрации неорганических форм фосфора и азота в среде, $\text{г}/\text{м}^3$; KC_j — константы Михаэлиса для фосфора и азота.

Зоопланктон. В уравнении для биомассы зоопланктона M_2 ($\text{г}/\text{м}^3$) учитывается прирост биомассы (MUZ), а также потери, связанные с дыханием, смертностью, выеданием зоопланктона рыбами

$$\frac{dM_2}{dt} = (MUZ - RZ - MZ - Q/V) M_2 - PRED/Y M_3, \quad (10.8)$$

где MUZ — скорость роста зоопланктона, сут^{-1} ; RZ и MZ — скорость дыхания и смертность зоопланктона, сут^{-1} ; $PRED/Y$ — фактор выедания зоопланктона рыбой, сут^{-1} ; M_3 — биомасса рыбы, $\text{г}/\text{м}^3$.

Скорость роста зоопланктона при питании водорослями MUZ описывается кинетикой Моно, при этом минимальная концентрация водорослей, при которой еще возможно размножение зоопланктона, принимается равной $0,5 \text{ г/м}^3$

$$MUZ = MUZ_{\max} \frac{\max [0, (M_1 - 0,5)]}{M_1 + K_1}, \quad (10.9)$$

где MUZ_{\max} — максимальная скорость биоассимиляции пищи зоопланктоном, K_1 — константа Михаэлиса для зоопланктона.

Дыхание и выедание зоопланктона рыбами предполагается зависящим от температуры t :

$$RZ = RZ_{\max} \exp \left[-\frac{2,3 |t - 16,5|}{15} \right],$$

$$PRED = PRED_{\max} \frac{\max (0, M_2 - K_2)}{M_2 + K_2} \exp \left[\frac{-2,3 |t - 16,5|}{15} \right], \quad (10.10)$$

где RZ_{\max} — максимальная скорость дыхания; $PRED_{\max}$ — максимальное выедание зоопланктона рыбой; K_2 — константа Михаэлиса при питании рыбы зоопланктоном.

Пропорции биогенных элементов (фосфора и азота) в зоопланктоне задаются при помощи уравнений

$$\frac{dFZ_j}{dt} = MUZ (FA_j - FZ_j), \quad j = 1, 2, \quad (10.11)$$

где FZ_j — содержание фосфора ($j=1$) и азота ($j=2$) в единице массы зоопланктона.

Рыба. Биомасса рыбы — медленная переменная по сравнению с фито- и зоопланктоном, задавалась параметрическим соотношением, отражающим ее сезонную динамику

$$M_3 = M_3^0 \{1 + 0,8 \sin (0,017453 [t + 150])\}, \quad (10.12)$$

где t — время с начала года, сут.

Удельные концентрации фосфора и азота в рыбе описывались уравнениями

$$\frac{dFF_j}{dt} = (FZ_j - FF_j) PRED/Y, \quad (10.13)$$

где FF_j — содержание фосфора ($j=1$) и азота ($j=2$) в единице массы рыб.

Модель также включает уравнения для описания динамики биогенных элементов (в воде, детрите, седиментах), которые, как и предыдущие, построены на основе балансовых соотношений.

Модель использовалась для моделирования эвтрофирования малого озера, подвергающегося загрязнению бытовыми стоками (оз. Глумсё, Дания, средняя глубина 2 м, площадь 266 000 м²).

В озере происходило интенсивное развитие фитопланктона, концентрация которого в мае—июне достигала 2—4 млн кл/мл. На дне водоема наблюдался дефицит кислорода вследствие на-

Таблица 10.2

Значения параметров модели эвтрофирования озера

Обозначение	Смысл параметра	Единица измерения	Значение
α	Коэффициент экстинкции воды	м^{-1}	0,27
β	Коэффициент экстинкции для водорослей	$\text{м}^2/2$	0,18
CDR_{\max}	Максимальная скорость роста фитопланктона	сут^{-1}	2,53
D	Глубина	м	1,8
M_3	Концентрация рыбы	мг/л	0,3
K_1	Константа Михаэлиса для зоопланктона при питании фитопланктоном	мг/л	2,0
K_C	Константа Михаэлиса для потребления углерода фитопланктоном	мг/л	0,5
K_L	Константа Михаэлиса для интенсивности освещения водорослей	кДж/(сут·м ²)	1675
K_{C_3}	Константа Михаэлиса для потребления азота	мг/л	0,2
K_{C_2}	Константа Михаэлиса для потребления фосфора	мг/л	0,02
K_2	Константа Михаэлиса для потребления зоопланктона рыбой	мг/л	0,35
MUZ_{\max}	Максимальная скорость роста зоопланктона	сут^{-1}	0,188
MZ	Смертность зоопланктона	сут^{-1}	0,033
$PRED_{\max}$	Максимальная скорость питания рыбы зоопланктоном	сут^{-1}	0,012
RC_{\max}	Максимальная скорость дыхания фитопланктона	сут^{-1}	0,088
RZ_{\max}	Максимальная скорость дыхания зоопланктона	сут^{-1}	0,028
SVS	Скорость осаждения водорослей (<i>Scenedesmus</i>)	м/сут	0,19
$U_{1\max}$	Максимальная скорость потребления углерода	сут^{-1}	0,55
$U_{3\max}$	Максимальная скорость потребления азота	сут^{-1}	0,015
$U_{2\max}$	Максимальная скорость потребления фосфора	сут^{-1}	0,0014
Y	Коэффициент усвоения пищи зоопланктоном и рыбой		0,63

копления избыточного количества неразложившейся органики. Модель была идентифицирована по натурным данным, значения некоторых коэффициентов модели представлены в табл. 10.2. Для анализа чувствительности модели к вариациям отдельных коэффициентов использовалось соотношение

$$S_x = \frac{\Delta X/X}{\Delta p/p}, \quad (10.14)$$

где S_x — относительная чувствительность переменной X к изменению параметра p ; X — переменная модели; p — рассматриваемый

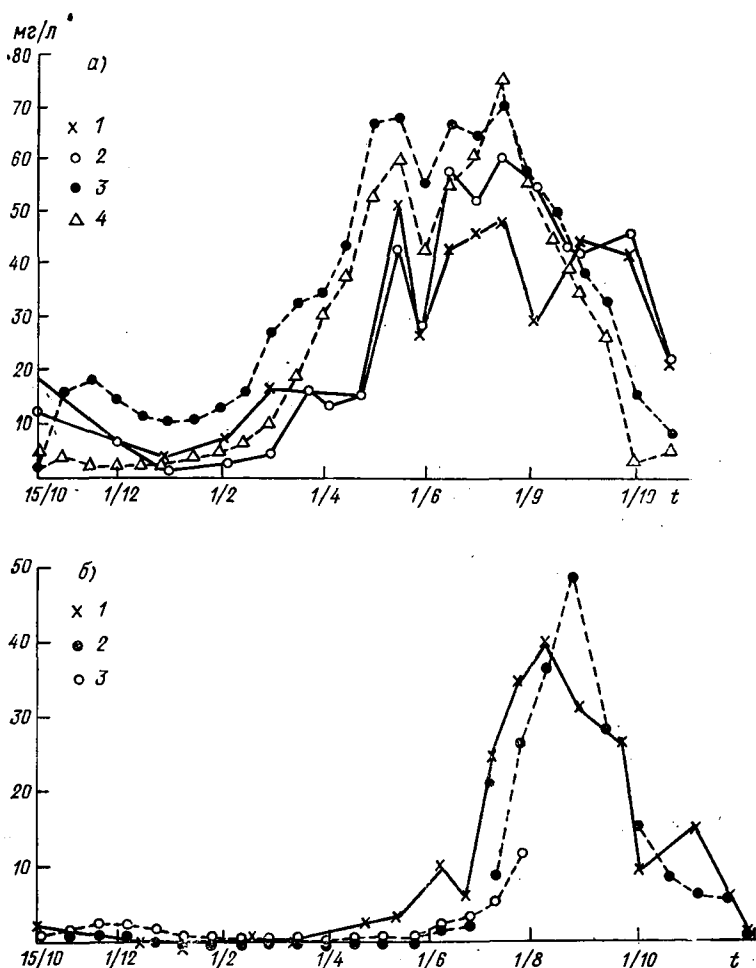


Рис. 10.3. Сопоставление экспериментальных данных и модельных расчетов по оз. Глумсо.

a — сезонная динамика развития фитопланктона; 1 — значения, измеренные по концентрации взвеси размером 1—80 мкм; 2 — по хлорофиллу; 3, 4 — расчеты по двум вариантам модели (10.1—10.13); *b* — сезонная концентрация зоопланктона; 1 — измеренные значения; 2, 3 — расчет по двум вариантам модели (10.1—10.13) [73, 213]

параметр; ΔX , Δp — относительные изменения переменных и параметров. В результате численных экспериментов получено, что наиболее чувствительными параметрами модели являются: максимальная скорость роста фито- и зоопланктона, смертность зоопланктона, максимальные скорости дыхания фито- и зоопланктона, скорость осаднения водорослей, максимальная скорость потребления углерода фитопланктоном. Выполнена верификация модели (сравнение с данными наблюдений), показавшая работоспособность модели (рис. 10.3).

Рассмотренная выше модель эвтрофирования озера — одна из нескольких десятков моделей, разработанных разными исследователями при изучении конкретных водоемов. Существуют как более простые, так и усложненные модели, включающие в себя детальное описание биогеохимических циклов биогенных элементов, обмен биогенов с седиментами, гидродинамику водоема. Характерной особенностью современного состояния имитационного моделирования в экологии является отсутствие каких-либо единых способов математического описания роста, дыхания, температурных зависимостей и т. д. даже при рассмотрении одного и того же компонента экосистемы, например фитопланктона. Так, в обзоре [193] приведены различные зависимости, применяемые для описания биологических процессов, причем для описания фотосинтеза используется 14 различных формул, выедания водорослей зоопланктоном — 14 формул, для моделирования температурной зависимости — 7 формул, и т. д. Многие выражения представляют собой простейшие аппроксимации экспериментальных данных и не имеют какого-либо теоретического обоснования. Сложившаяся ситуация отражает общую неразработанность теоретической базы в экологии, необходимость серьезного анализа накопленных материалов и выработки единых концепций при моделировании того или иного элементарного экологического процесса.

10.3. Модель водоема-охладителя

Имитационные модели эвтрофирования, как правило, не учитывают воздействия других антропогенных факторов, которые могут вызвать заметные изменения в структуре и метаболизме биологических сообществ. При исследовании эффектов синергизма представляет интерес разработка некоторой базовой имитационной модели минимальной сложности, развитие которой дало бы возможность учитывать не только биогенную нагрузку, но и ряд других воздействий. Эта задача была поставлена при построении имитационной модели водоема-охладителя атомной электростанции. Прототипом модели явился водоем-охладитель Ленинградской АЭС — Копорская губа Финского залива [83, 85, 86].

Блок-схема имитационной модели представлена на рис. 10.4 и включает в себя следующие компоненты: микроводоросли (две ведущие экологические группы), макрофиты, зоопланктон, рыбы.

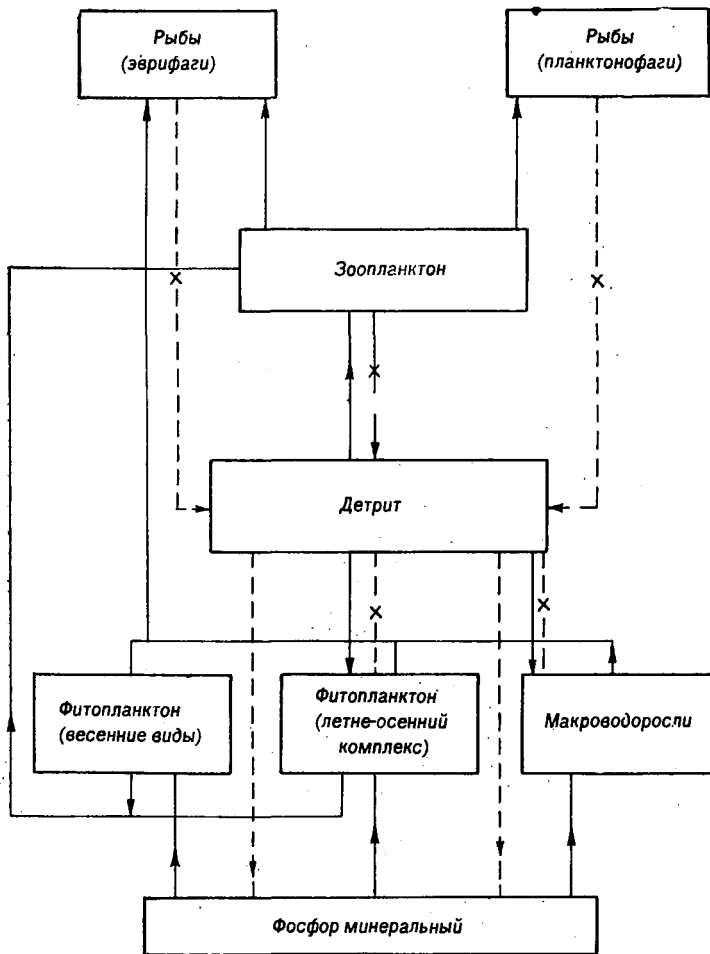


Рис. 10.4. Блок-схема имитационной модели водоема-охладителя Ленинградской АЭС.

В модель входят также физические параметры внешней среды (температура воды и освещенность) и содержание в воде лимитирующего биогенного элемента (фосфора).

Блок «фитопланктон». При построении модели фитопланктон был разделен на две экологические группы в соответствии с диапазонами термотолерантности видов и другими экологическими характеристиками. Первую группу — ASP (*algae «spring»*) составили весенние массовые виды с низким температурным оптимумом, развивающиеся при температурах 6—12 °С вскоре после таяния снегов. Основные представители этой группы — холодноводные диатомовые водоросли (*p.p. Diatoma, Fragellaria*). К специфическим экологическим особенностям диатомей относятся: повышен-

ная потребность в кремнии для построения кремниевых оболочек клеток водорослей, необходимость высокой турбулентности вод, предупреждающей оседание клеток, потребление биогенов из водной среды происходит преимущественно в минеральных, а не в органических формах. В естественных условиях Балтийского моря диатомовые водоросли составляют ведущую группу водорослей и встречаются в прибрежных водах Финского залива в течение всего вегетационного сезона — с апреля по октябрь, в подогреваемом водоеме их развитие ограничено весенними месяцами.

Вторую группу видов (ASZ) составляют виды летне-осеннего комплекса, представленные преимущественно сине-зелеными и зелеными водорослями. Эта группа характеризуется повышенными температурными оптимумами порядка 25—28 °С и, кроме того, способностью к гетеротрофному питанию (поглощению не только минеральных, но и растворенных органических соединений) и хорошо развивается в водах, обогащенных органическими метаболитами предшествующих популяций микроводорослей. Обычное разделение фитопланктона на систематические группы (диатомовые, сине-зеленые, зеленые) оказывается неконструктивным при построении модели, поскольку, несмотря на близость по систематике, отдельные виды могут сильно различаться по отношению к температуре и другим факторам среды. Динамика численности экологических групп фитопланктона рассчитывалась на основе уравнений, описывающих рост популяции в среде с лимитирующим элементом питания (см. п. 2.5). По результатам наблюдений лимитирующим биогеном в экосистеме является фосфор. Биосинтез водорослей считался пропорциональным концентрации фосфора в воде и световой экспозиции (произведению длины светового дня на среднюю освещенность с учетом насыщения по свету). Температурные зависимости роста организмов описывались при помощи выражения (2.7) с фиксированными показателями экспонент синтеза и распада.

Результатирующее уравнение для динамики численности фитопланктона весенней группы ASP имеет вид

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = -\varepsilon_{01} - \varepsilon_{p1} e^{0,2t} + \beta_{c1} DI S_P e^{0,065t} - \gamma_{1,4} M_4, \quad (10.15)$$

где N_1 — концентрация водорослей весенней группы ASP, млн кл/л; S_P — концентрация минерального фосфора в воде, мг/л; DI — световая экспозиция, лк · ч; M_4 — биомасса зоопланктона, мг/л; β_{c1} — коэффициент фотосинтеза; $\gamma_{1,4}$ — коэффициент выедания водорослей зоопланктоном, $-\varepsilon_{01} - \varepsilon_{p1} e^{0,2t}$ — зависимость процессов распада от температуры.

При описании динамики численности видов летне-осеннего комплекса учитывалась способность этих водорослей к поглощению как минеральных соединений, так и растворенных органических веществ. Содержание в водной среде мертвой органики описывалось переменной «детрит». К категории «детрит» относили отмирающие водоросли всех видов, погибших рыб и зоопланкте-

ров, а также их прижизненные выделения. Динамика численности водорослей летне-осеннего комплекса ASZ имеет вид

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_{02} - \varepsilon_{p2} e^{0,2t} + (\beta_{c2} DIS_p + r_{d2} M_d) e^{0,065t} - \gamma_{2,4} M_4, \quad (10.16)$$

где N_2 — концентрация водорослей группы ASZ, млн кл/л; M_d — концентрация в воде мертвой органики, мг/л; β_{c2} — коэффициент фотосинтеза; r_{d2} — коэффициент роста при гетеротрофном питании; $\gamma_{2,4}$ — коэффициент выедания водорослей зоопланктоном M_4 .

Макроводоросли. Уровень развития макроводорослей существенным образом сказывается на динамике других видов, плавающие водные растения могут явиться также загрязняющим фактором, ухудшающим пригодность воды для охлаждения конденсаторов турбин электростанции. Уравнение для макроводорослей в целом повторяет уравнение для летне-осеннего комплекса фитопланктона, однако для макроводорослей характерен более низкий температурный оптимум (22—24 °C), меньшая скорость роста и меньшая смертность

$$\frac{1}{M_3} \frac{dM_3}{dt} = -\varepsilon_{03} - \varepsilon_{p3} e^{0,2t} + (\beta_{c3} DIS_p + r_{d3} M_d) e^{0,065t} - \gamma_{3,5} M_5, \quad (10.17)$$

где M_3 — биомасса макроводорослей, мг/л; β_{c3} — коэффициент фотосинтеза; r_{d3} — коэффициент роста при гетеротрофном питании; M_5 — концентрация рыб-фитофагов, мг/л; $\gamma_{3,5}$ — коэффициент выедания водорослей рыбами.

Фосфор. Концентрация фосфатов в воде, лимитирующая рост всех групп водорослей, задавалась равной экспериментальным значениям в период таяния снегов и осеннего перемешивания вод, поскольку в это время приток фосфора значительно превышает его потребление в системе. В летнее время при незначительном притоке извне, концентрация фосфора в воде определяется потреблением водорослями и разложением детрита:

$$\begin{aligned} \frac{dS_p}{dt} &= -N_1 \delta(G_1) - N_2 \delta(G_2) - M_3 \delta(G_3) + g_d M_d, \\ \delta(G_i) &= \begin{cases} 0,001 p_i G_i, & G_i > 0, \\ 0, & G_i \leq 0, \end{cases} \quad (10.18) \\ G_i &= -\varepsilon_{0i} - \varepsilon_{pi} e^{0,2t} + \beta_{ci} DIS_{pe}^{0,065t}, \quad i = \overline{1, 3}, \end{aligned}$$

где G_i — разница между биосинтезом и потерями вещества для групп водорослей ASP, ASZ, макроводорослей ($i = 1, 3$); $\delta(G_i)$ — удельное потребление фосфора водорослями каждой группы во время роста численности водорослей ($G_i > 0$); при отмирании водорослей $G_i < 0$; множитель 0,001 характеризует ориентировочное содержание фосфора в химическом составе водорослей; g_d — коэффициент высвобождения фосфора при разложении детрита; p_i — коэффициенты, подлежащие идентификации.

Детрит. Концентрация в воде детрита описывалась уравнением

$$\frac{dM_d}{dt} = N_1\delta_1(-G_1) + N_2\delta_2(-G_2) + \sum_{j=3}^6 M_j\delta_j(-G_j) - V_0M_d - \sum_{j=4}^5 \gamma_{dj}M_dM_j, \quad (10.19)$$

$$\delta_i(-G_i) = \begin{cases} -r_iG_i, & G_i < 0, \\ 0, & G_i \geq 0, \end{cases}$$

$$i = \overline{1, 6},$$

где $\delta_i(-G_i)$ равны удельным скоростям отмирания водорослей ($i = \overline{1, 3}$); $\delta_j(-G_j)$ — характеризуют отмирание зоопланктона и рыб ($j = \overline{4, 6}$); V_0 — скорость оседания детрита; γ_{d4} — коэффициент потребления детрита зоопланктоном; γ_{d5} — коэффициент потребления детрита рыбой.

Зоопланктон. Организмы зоопланктона, потребляя микроводоросли и детрит, в свою очередь становятся пищей для молоди рыб. В уравнении для динамики биомассы зоопланктона учитывается также его травмирование в охлаждающей системе электростанции:

$$\frac{1}{M_4} \frac{dM_4}{dt} = -\varepsilon_{04} - \varepsilon_{p4}e^{0,2t} + (\gamma_{14}U_1N_1 - \gamma_{24}U_2N_2 + \gamma_{d4}U_dM_d)e^{0,065t} - \gamma_{45}M_5 - \gamma_{46}M_6 - \varepsilon_{T4}, \quad (10.20)$$

где M_4 — концентрация зоопланктона в воде, мг/л; U_1, U_d, U_2 — коэффициенты усвоения соответственно диатомовых водорослей, детрита, водорослей летне-осеннего комплекса; γ_{45}, γ_{46} — коэффициенты выедания зоопланктона рыбами-эврифагами (M_5) и планктонофагами (M_6); $\varepsilon_{04}, \varepsilon_{p4}$ — параметры процессов распада; ε_{T4} — коэффициент травмирования зоопланктона в результате механического стресса.

Рыба. Блок «рыба» включает два компонента — молодь всеядных видов рыб (основной вклад в биомассу которых давала трехиглая колюшка) и рыб-планктонофагов (среди которых доминировала салака). Основным источником питания планктонофагов является зоопланктон, эврифаги же могут питаться как зоопланктоном, так и детритом, а также водорослями. Уравнения динамики биомассы молоди рыб в прибрежной зоне водоема-охладителя имеют вид

$$\frac{1}{M_5} \frac{dM_5}{dt} = -\varepsilon_{05} - \varepsilon_{p5}e^{0,2t} + (\gamma_{45}U_4M_4 + \gamma_{35}U_3M_3 + \gamma_{d5}U_dM_d)e^{0,065t} - \varepsilon_{T5},$$

$$\frac{1}{M_6} \frac{dM_6}{dt} = -\varepsilon_{06} - \varepsilon_{p6}e^{0,2t} + \gamma_{45}U_6M_4e^{0,065t} - \varepsilon_{T6}, \quad (10.21)$$

где M_5 и M_6 — концентрации биомассы молоди рыб (эврифагов и

Таблица 10.3

Численные значения параметров имитационной модели экосистемы водоема-охладителя

Параметр	Обозначение	Единицы измерения	Численное значение	Среднеквадратическая ошибка (расчетная)
Коэффициент основного уровня метаболических потерь микроводорослей весеннего комплекса	ϵ_{01}	сут ⁻¹	0,1922	10 ⁻³
Коэффициент основного уровня метаболизма микроводорослей летне-осеннего комплекса	ϵ_{02}	сут ⁻¹	0,1333	10 ⁻³
Коэффициент зависимости метаболических потерь водорослей весеннего комплекса от температуры	ϵ_{p1}	сут ⁻¹	1,77 · 10 ⁻³	10 ⁻⁵
Коэффициент зависимости фотосинтеза водорослей весеннего комплекса от температуры	β_{c1}	$\frac{(\text{тыс. лк} \cdot \text{ч} \cdot \text{мг/л})^{-1}}{\text{сут}}$	0,03306	1,2 · 10 ⁻⁴
Коэффициент зависимости фотосинтеза водорослей летне-осеннего комплекса от температуры	β_{c2}	$\frac{(\text{тыс. лк} \cdot \text{ч} \cdot \text{мг/л})^{-1}}{\text{сут}}$	0,02576	1,6 · 10 ⁻⁴
Коэффициент смертности зоопланктона	ϵ_3	сут ⁻¹	0,25	0,04
Потребление водорослей весеннего комплекса зоопланктоном	γ_1	$[\text{сут} \cdot (\text{мг/л})]^{-1}$	0,049	10 ⁻³
Потребление водорослей летне-осеннего комплекса зоопланктоном	γ_2	$[\text{сут} \cdot (\text{мг/л})]^{-1}$	0,01	10 ⁻³
Потребление детрита зоопланктоном	γ_d	$[\text{сут} \cdot (\text{мг/л})]^{-1}$	$\gamma_d = \gamma_1$	
Удельное потребление фосфора микроводорослями весеннего комплекса	p_1	мг/млн кл.	1,86	0,08
Удельное потребление фосфора водорослями летне-осеннего комплекса	p_2	мг/млн кл.	1,31	0,06
Параметр высвобождения фосфора при разложении детрита	g_d	сут ⁻¹	1,0	10 ⁻⁴
Коэффициент усвоения зоопланктоном водорослей весеннего комплекса	U_1	мг/млн кл.	0,62	0,05
Усвоение водорослей летне-осеннего комплекса зоопланктоном	U_2	мг/млн кл.	0,30	0,05
Усвоение детрита зоопланктоном	U_d	мг/млн кл.	$U_d = U_1$	
Коэффициент перехода в детрит водорослей весеннего комплекса	r_1	мг/млн кл.	1,0	
Коэффициент перехода в детрит водорослей летне-осеннего комплекса	r_2	мг/млн кл.	0,3	
Скорость оседания детрита (уход в седименты)	V_0	сут ⁻¹	0,02	

Примечание. Параметры ϵ_{p2} и ϵ_{p3-6} заданы равными нулю.

планктонофагов), мг/л; U_3, U_4, U_5 — коэффициенты усвоения рыбами-эврифагами соответственно макроводорослей, зоопланктона и детрита; U_6 — коэффициент усвоения зоопланктона рыбами-планктонофагами; γ_{d5} — коэффициент потребления детрита рыбами; $\epsilon_{05}, \epsilon_{p5}, \epsilon_{06}, \epsilon_{p6}$ — характеризуют процессы распада; $\epsilon_{т5}, \epsilon_{т6}$ — коэффициенты травмирования рыб в результате механического стресса на водозаборных сооружениях электростанции.

Приведенные уравнения модели достаточно подробно описывают основные компоненты экосистемы водоема-охладителя. Однако в тех случаях, когда нет подробных данных о верхних трофических уровнях биоценоза (например, о рыбах), в модели эти компоненты целесообразно либо опустить, либо описывать простейшими экспертными аппроксимациями. На практике детальное рассмотрение предусматривается для 1—3 важнейших с точки зрения исследователя компонентов экосистемы и физико-химических факторов, непосредственно связанных с ними, все остальные составляющие экосистемы описываются на порядок менее детально.

Численные значения параметров модели, идентифицированной по данным наблюдений за динамикой экосистемы водоема-охладителя за один год (1981 г.), приведены в табл. 10.3. Среднеквадратические погрешности определения коэффициентов получены в предположении, что погрешности экспериментальной информации распределены по нормальному закону со среднеквадратическим отклонением 10 % максимального значения за сезон. При этом среднеквадратические ошибки между моделируемыми и экспериментальными процессами также составили около 10 %, что свидетельствует о приемлемом результате определения идентифи-

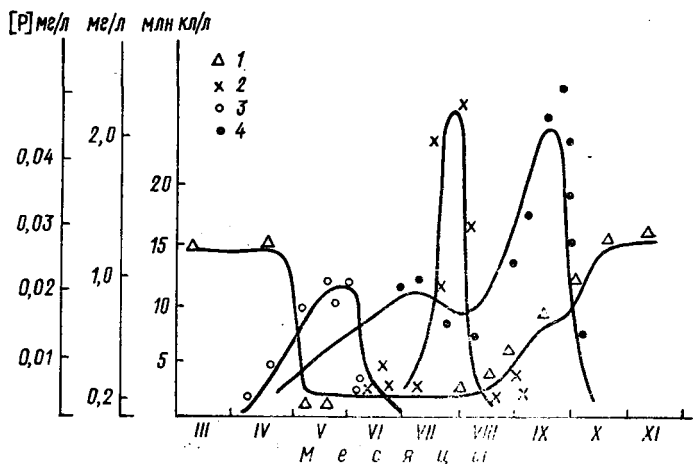


Рис. 10.5. Сезонная динамика компонент экосистемы водоема-охладителя Ленинградской АЭС.

Кривые — результаты расчетов по модели (10.15—10.20); 1—4 — данные наблюдений (1981 г.);

1 — фосфаты, 2 — зоопланктон, мг/л; 3, 4 — микроводоросли, млн кл/л.

цируемых параметров (табл. 10.3). Сопоставление натуральных данных и расчетных кривых динамики компонент экосистемы в течение вегетационного сезона (1981 г.) показано на рис. 10.5.

С использованием численных значений коэффициентов модели, приведенных в табл. 10.3, и экспериментально наблюдавшихся значений температуры воды были произведены ретроспективные расчеты динамики фитопланктона в различные годы, давшие хо-

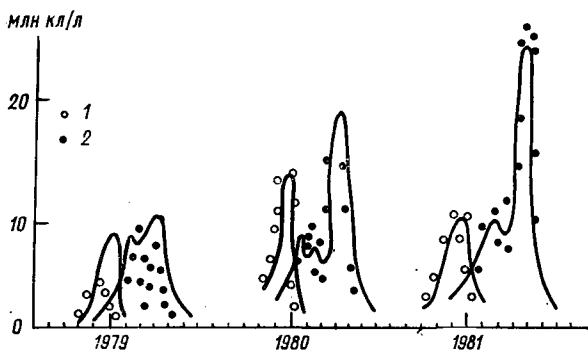


Рис. 10.6. Динамика развития фитопланктона в различные годы наблюдений.

1 — весенняя группа водорослей «ASP»; 2 — летне-осенняя группа водорослей «ASZ»; кривые — расчет по модели (10.15–10.20).

рошее совпадение натуральных и расчетных значений (рис. 10.6). Таким образом, математическая модель была проверена на данных, не использованных при определении ее параметров.

Опыт работы с имитационной моделью показал, что добиться надежной идентификации экологических параметров при подборе их значений «вручную» практически невозможно из-за существенной нелинейности большинства процессов, и необходимы специально разработанные системы идентификации параметров. Эта проблема будет рассмотрена ниже в отдельном параграфе.

10.3.1. Комбинированное (синергическое) действие антропогенных факторов на динамику экосистемы

Влияние абиотических факторов на динамику фитопланктона. Численные эксперименты с моделью экосистемы водоема-охладителя показали, что время наступления весеннего пика развития водорослей (см. рис. 10.6), обусловлено совместным действием двух факторов — освещенности и температуры, причем величина световой экспозиции является определяющей. Амплитуда весеннего пика цветения микроводорослей тесно связана с продолжительностью поддержания высокой концентрации фосфора в воде за счет притока талых вод и перемешивания водных масс. Задержка установления летней температурной стратификации на

две недели может привести к увеличению численности весенних видов в два раза вследствие быстрого роста средней освещенности и светового дня в весеннее время. При формировании осеннего пика развития фитопланктона время его наступления связано с началом перемешивания вод, а амплитуда пика в основном определяется условиями температуры и освещения.

Комбинированное действие тепловой нагрузки и эвтрофирования. Модель допускает описание влияния тепловой нагрузки на экосистему. Так, для фитопланктона при повышении температуры воды численные расчеты дают картину, типичную для водоемов-охладителей: весенний пик развития фитопланктона смещается на более ранние сроки и может несколько понижаться, период вегетации теплолюбивого комплекса водорослей значительно расширяется, максимумы численности в этой группе увеличиваются приблизительно в два раза при повышении среднегодовой температуры на 10°C , что соответствует известному значению температурного коэффициента Вант-Гоффа. На рис. 10.7 показаны варианты развития фитопланктона

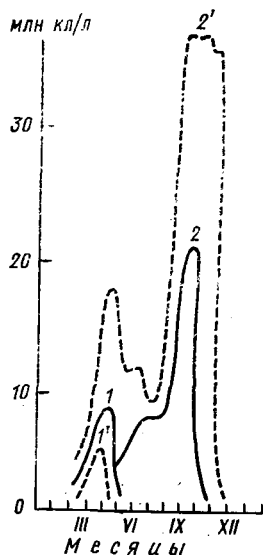


Рис. 10.7. Модельные расчеты динамики роста фитопланктона при естественной температуре воды и дополнительном среднегодовом подогреве на 10°C .

1 — водоросли весеннего комплекса «ASP»; 2 — водоросли летне-осеннего комплекса «ASZ»; 1', 2' — соответственно то же при подогреве воды.

при естественных температурах воды и при дополнительном среднегодовом подогреве на 10°C .

Описанные выше численные эксперименты с моделью выполнялись при условии одной и той же нагрузки на водоем по фосфору при концентрации $0,025\text{ мг/л}$ перед началом вегетационного сезона. По мере эксплуатации водоема-охладителя происходит дополнительное поступление биогенов с промышленными и коммунальными стоками, и степень эвтрофирования водоема увеличивается. Расчеты показывают, что повышение концентрации лимитирующего элемента питания в сочетании с дополнительным подогревом приводит к заметному повышению продуктивности экосистемы. Например, увеличение в 2 раза запаса фосфора в воде в весеннее время дает увеличение суммарной биомассы водорослей в подогретой зоне при цветении почти в 10 раз, что подтверждается данными многолетних наблюдений.

Полученные результаты следует иметь в виду при разработке экологических нормативов допустимых поступлений биогенных элементов в водоемы-охладители многоцелевого использования,

поскольку даже сравнительно небольшое увеличение биогенной нагрузки при условии дополнительного подогрева может заметно ускорить процесс эвтрофирования водоема.

Совместное действие механического стресса организмов и дополнительного подогрева. Из других антропогенных факторов для водоемов-охладителей важное значение имеет механическое травмирование организмов на водозаборных устройствах и в конденсаторах охлаждающей системы электростанции, особенно зоо-

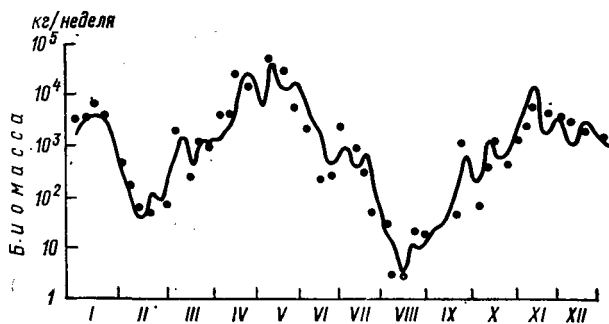


Рис. 10.8. Динамика биомассы рыб (колюшка), попадающих на водозаборные сооружения АЭС (Ленинградская АЭС, 1984 г.)

планктона и молоди рыб (рис. 10.8). Численные эксперименты показывают, что высокий коэффициент травмирования планктонофагов (салаки) и ее более низкий температурный оптимум оказывают заметное негативное воздействие на популяцию салаки в условиях подогретого водоема. В результате, как следует из прогнозных оценок, возникает тенденция к постепенному оттеснению салаки (доминанта в естественных условиях) на второй план по сравнению с более эвритермной колюшкой, в меньшей степени испытывающей травмирование и сильно расширившей кормовую базу за счет детритной пищевой цепи.

10.3.2. Перенос радионуклидов в экосистеме водоема-охладителя АЭС

Описанная выше модель экосистемы водоема-охладителя может быть дополнена блоком переноса радионуклидов в биологических компонентах, перераспределения радиоактивности между водой и гидробионтами. В простейшем случае идеология математического описания миграции радионуклида в экосистеме основана на следующих посылах: поступающий в водную среду радионуклид является химическим аналогом какого-либо биогенного элемента, служащего гидробионтам в качестве компонента питания (так, химически идентичны радиоактивные и стабильные иод, фосфор, марганец, кобальт; близки по свойствам калий, цезий и

радиоактивные нуклиды цезий-137 и цезий-134, кальций и стронций-90, и т. д.); в первом приближении можно считать стабильный и радиоактивный элементы-аналоги одинаковыми по химическим свойствам и соответственно неразличимыми для водных организмов, при этом потребление их из воды или пищи оказывается пропорциональным их относительным концентрациям [85]. Как правило, искусственные радионуклиды, поступающие в водоем от АЭС, являются химическими аналогами нелIMITирующих биогенных элементов, поэтому они не оказывают влияния на рост гидробионтов в плане дополнительного источника питания, и потребляются лишь в тех количествах, которые необходимы гидробионтам при их жизнедеятельности (химический состав биомассы каждой группы организмов предполагается фиксированным).

Технику моделирования миграции радионуклидов можно пояснить на простом примере. Пусть в водной среде обитает одна популяция автотрофных организмов с биомассой M_1 . Допустим, что элемент M_2 является лимитирующим для популяции и определяет скорость ее роста. Другой элемент Q также необходим для жизнедеятельности, но не является лимитирующим фактором. В водную среду поступает радионуклид X , идентичный по физико-химическим свойствам элементу Q . Описывая процесс поступления радионуклида X в биомассу популяции, получим следующий набор уравнений:

1) общее изменение биомассы M_1 (в единицах содержания лимитирующего биогена)

$$\frac{dM_1}{dt} = -\varepsilon_1 M_1 + \beta_1 M_1 S,$$

$$M_1 + S = M_2,$$

где $\varepsilon_1 M_1$ описывает потери, а $\beta_1 M_1 S$ — синтез вещества;

2) общее потребление элемента Q растущей популяцией (вместе с радионуклидом)

$$\frac{dQ}{dt} = -Q_1^0 h_1 \frac{dM_1}{dt},$$

где Q_1^0 — содержание элемента Q в химическом составе организмов популяции; h_1 — коэффициент пересчета условной биомассы (в единицах лимитирующего биогена) в сырую или сухую массу;

3) динамика концентраций в воде стабильного (Q^0) и радиоактивного нуклидов элемента Q

$$\frac{dQ^0}{dt} = \varepsilon_1 M_1 h_1 (Q_1^0 - y_1) - \beta_1 M_1 S h_1 Q_1^0 Q_0 / (Q_0 + X),$$

$$\frac{dX}{dt} = -\lambda X + \varepsilon_1 M_1 h_1 y_1 - \beta_1 M_1 S h_1 Q_1^0 X / (Q_0 + X),$$

где λ — постоянная радиоактивного распада, y_1 — удельная концентрация радионуклида в биомассе;

4) общее содержание радионуклида в популяции

$$\frac{dY_1}{dt} = -\lambda Y_1 - \varepsilon_1 M_1 h_1 y_1 + \beta_1 M_1 S h_1 Q_1^0 X / (Q_0 + X).$$

Учитывая, что $Y_1 = M_1 h_1 y_1$, для удельной концентрации радионуклида в биомассе популяции y_1 получим уравнение

$$\frac{dy_1}{dt} = -\beta_1 M_1 y_1 + \beta_1 S Q_1^0 X / (Q_0 + X) - \lambda y_1. \quad (10.22)$$

Первый член справа в (10.22) описывает разбавление радионуклида за счет прироста биомассы популяции, второй член — потребление радионуклида из воды, третий член характеризует радиоактивный распад.

Полученные уравнения позволяют определить накопление радионуклида в гидробионтах как при постоянном значении биомассы популяций, так и в различных неравновесных режимах, а также в сочетании с другими антропогенными факторами воздействия. При построении уравнений миграции радионуклидов возможен учет как биоассимиляции, так и сорбции на поверхностях гидробионтов, дискриминации в потреблении разных физико-химических форм нуклидов и другие процессы; подробное описание моделей переноса радиоактивности в водных экосистемах дано в монографии [85].

В рамках имитационной модели экосистемы водоема-охладителя АЭС уравнения для расчета удельных концентраций радионуклидов в биомассе водорослей имеют вид

$$\frac{dy_k^i}{dt} = \beta_{ck} DIS_P e^{0,065t} (-y_k^i + C_k^i X^i \cdot 10^{-6}) - \lambda^i y_k^i, \quad (10.23)$$

$$(k = \overline{1, 3}),$$

где y_1^i ; y_2^i ; y_3^i — удельные концентрации i -го радионуклида в биомассе микроводорослей весеннего, летне-осеннего комплекса и макроводорослей, мБк/мг; X^i — концентрация i -го радионуклида в воде соответственно, мБк/л; C_1^i , C_2^i , C_3^i — коэффициенты накопления i -го радионуклида, соответственно, микро- и макроводорослями, мБк/кг сырой массы на мБк/кг воды; λ — постоянная радиоактивного распада.

Для всех групп водорослей накопление радионуклидов предполагалось происходящим только из воды, при этом естественная смертность и выедание не изменяли удельную концентрацию радионуклидов в биомассе водорослей.

Для зоопланктона и рыб учитывалось поступление радионуклидов из пищи. Соответствующие уравнения для концентраций радионуклидов в биомассе консументов имеют вид

$$\frac{dy_4^i}{dt} = -y_4^i (\gamma_{14} U_1 N_1 + \gamma_{24} U_2 N_2 + \gamma_{d4} U_d M_d) e^{0,065t} +$$

$$\begin{aligned}
& + (\gamma_{14} U_1 N_1 y_1^i + \gamma_{24} U_2 N_2 y_2^i + \gamma_{d4} U_d M_d y_d^i) e^{0,065t} Q_4^i / Q_1^i - \lambda_1^i y_4^i, \\
& \frac{dy_5^i}{dt} = -y_5^i (\gamma_{35} U_3 M_3 + \gamma_{45} U_4 M_4 + \gamma_{d5} U_5 M_d) e^{0,065t} + \\
& + (\gamma_{35} U_3 M_3 y_3^i Q_5^i / Q_3^i + \gamma_{45} U_4 M_4 y_4^i Q_5^i / Q_4^i + \gamma_{d5} U_5 M_d y_d^i Q_5^i / Q_d^i) e^{0,065t} - \lambda^i y_5^i,
\end{aligned} \tag{10.24}$$

$$\frac{dy_6^i}{dt} = (-y_6^i + y_4^i Q_6^i / Q_4^i) \gamma_{46} U_6 M_6 e^{0,065t} - \lambda^i y_6^i,$$

где y_4^i ; y_5^i ; y_6^i — удельные концентрации i -го радионуклида в биомассе зоопланктона и молоди рыб (эврифагов и планктонофагов), мБк/мг; выражения типа Q_h^i / Q_j^i равны отношению стабильных аналогов радионуклидов в химическом составе гидробионтов; y_d^i — концентрация i -го радионуклида в детрите, мБк/мг.

Уравнения для концентраций радионуклидов в воде строятся на основе балансового соотношения между поступлением радионуклидов от АЭС, разбавлением и потреблением гидробионтами

$$\begin{aligned}
& \frac{dX^i}{dt} = -DIS_{\text{pe}} e^{0,065t} (\beta_{c1} C_1^i + \beta_{c2} C_2^i + \beta_{c3} C_3^i) X^i \cdot 10^{-6} + \\
& + \sum_1^6 (\varepsilon_{0j} + \varepsilon_{pj} \text{Se}^{0,2t}) M_j y_j^i + \varepsilon_d M_d y_d^i + p^i - K_p X^i - \lambda^i X^i, \tag{10.25}
\end{aligned}$$

где X^i — концентрация i -го радионуклида в воде, мБк/л; ε_d — коэффициент разложения детрита; p^i — суточное поступление i -го радионуклида в расчете на единицу объема воды, мБк/(л · сут); K_p — коэффициент разбавления.

При реализации модели на ЭВМ, кроме концентраций радионуклидов в компонентах экосистемы рассчитываются дозовые нагрузки внутреннего и внешнего облучения гидробионтов с учетом геометрических характеристик организмов.

Условия нормальной эксплуатации АЭС. В соответствии с результатами наблюдений и литературными данными [86], для модельных расчетов были выбраны семь экологически значимых радионуклидов (цезий-137 и цезий-134, йод-131, стронций-90, кобальт-60, марганец-54, хром-51). По данным МАГАТЭ для реакторов типа РWR их годовые сбросы в среднем составляют, ГБк/ГВт: ^{137}Cs — 22; ^{134}Cs — 17; ^{131}I — 4,7; ^{90}Sr — 0,12; ^{60}Co — 11; ^{54}Mn — 3,5; ^{51}Cr — 3,1. Анализ результатов расчетов показал, что концентрации радионуклидов в воде достаточно быстро устанавливаются на стационарном уровне (рис. 10.9). Развитие водорослей и планктона при обычных условиях изменяет концентрацию радионуклидов в воде не более чем на 2—3%. Увеличение проточности в модельных расчетах приводит к пропорциональному понижению кон-

концентраций радионуклидов в воде. Концентрации радионуклидов в водорослях вследствие их быстрого обмена с водой не испытывают больших отклонений от среднего уровня. Для других трофических групп (зоопланктон и рыба) по отдельным радионуклидам сезонные колебания концентраций могут быть достаточно заметными. Годовая динамика мощностей поглощенной дозы для основных компонентов экосистемы представлена на рис. 10.10. Со-

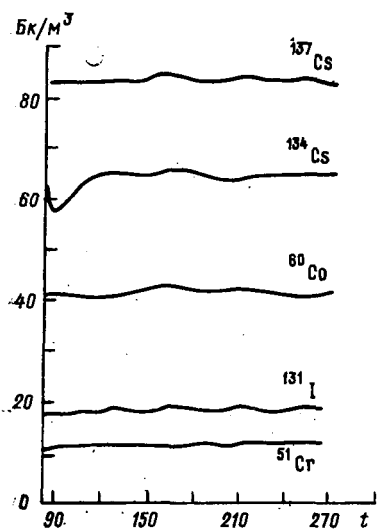


Рис. 10.9. Концентрации искусственных радионуклидов в воде при нормальной эксплуатации АЭС (водоем-охладитель Ленинградской АЭС).

t — число дней, прошедших с начала года.

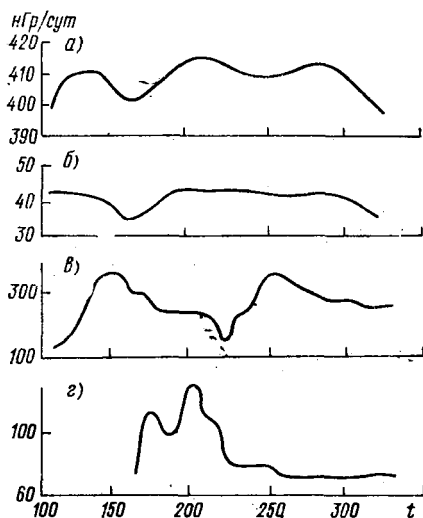


Рис. 10.10. Сезонная динамика мощности поглощенной дозы (нГр/сут) для гидробионтов водоема-охладителя АЭС.

a — макроводоросли; $б$ — фитопланктон; $в$ — зоопланктон; $г$ — рыба (молодь колюшки); t — число дней, прошедших с начала года.

гласно результатам расчетов для фитопланктона колебания уровней облучения составили 33—44 нГр/сут, для макроводорослей — 396... 414 нГр/сут, рыбы — 66... 130 нГр/сут. Выполненные оценки показывают, что при нормальной эксплуатации АЭС, дополнительное облучение гидробионтов от искусственных радионуклидов является весьма низким по сравнению с естественным радиационным фоном.

Гипотетический сброс радионуклидов. Построенная математическая модель позволяет получить оценки доз облучения организмов и при повышенных сбросах радионуклидов. Рассмотрим гипотетическую ситуацию, когда в водоем в течение полусуток поступает смесь радионуклидов (цезий-137, церий-144, коррозионные радионуклиды) с суммарной активностью 100 Ки (3,7 ТБк), в период массового развития гидробионтов. Анализ рассчитанных

на модели мощностей поглощенной дозы (рис. 10.11) позволяет сделать следующие выводы: максимальные значения мощности дозы у водорослей отмечаются примерно на пятые—седьмые сутки; у организмов более высоких трофических уровней максимальные значения мощности дозы достигаются с большей задержкой по времени; несмотря на кратковременность сброса радионуклидов, повышенные значения мощности дозы облучения организмов сохраняются в течение достаточно длительного времени (более 80 сут для рыб).

Аварийный сброс радионуклидов в водоем. Особую важность приобретает оценка доз облучения гидробионтов при аварийном радиоактивном загрязнении водоема. После аварии на Чернобыльской АЭС в 1986 г. модель была использована для прогноза уровней загрязнения воды, донных отложений и гидробионтов, а также для расчета динамики дозовых нагрузок на

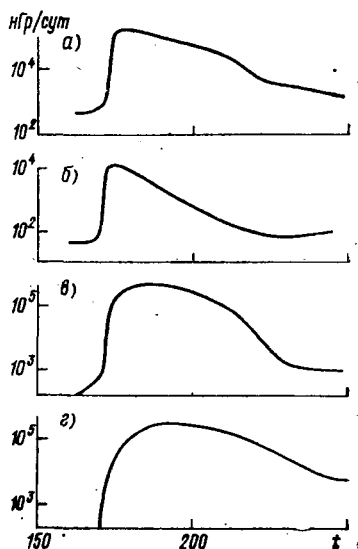


Рис. 10.11. Динамика мощности поглощенной дозы при гипотетическом разовом сбросе радионуклидов в водоем-охладитель с суммарной активностью 3,7 ТБк/км².

Усл. обозначения см. рис. 10.10.

водные организмы водоема-охладителя ЧАЭС. Результаты расчета динамики концентраций радионуклидов в водорослях и рыбе, полученные на основе данных о выпадениях радионуклидов на зеркало водоема, представлены на рис. 10.12 [87]. Расчетные дозовые нагрузки на рыбу и зоопланктон в течение мая—июня 1986 г. достигали 1 рад/сут (1 сГр/сут), дозы облучения макрофитов в первые дни мая составляли до 10 рад/сут с последующим быстрым снижением. Сопоставление расчетов с экспериментальными данными по пруду-охладителю показало хорошую работоспособность модели и пригодность ее для усредненных прогнозных оценок.

10.4. Учет пространственной структуры в имитационных моделях водных экосистем

Рассмотренные выше модели экосистем водоемов, как и большая часть описанных в литературе моделей, являются точечными, усредненными по пространству моделями, передающими лишь основные, наиболее существенные процессы в экосистеме при том

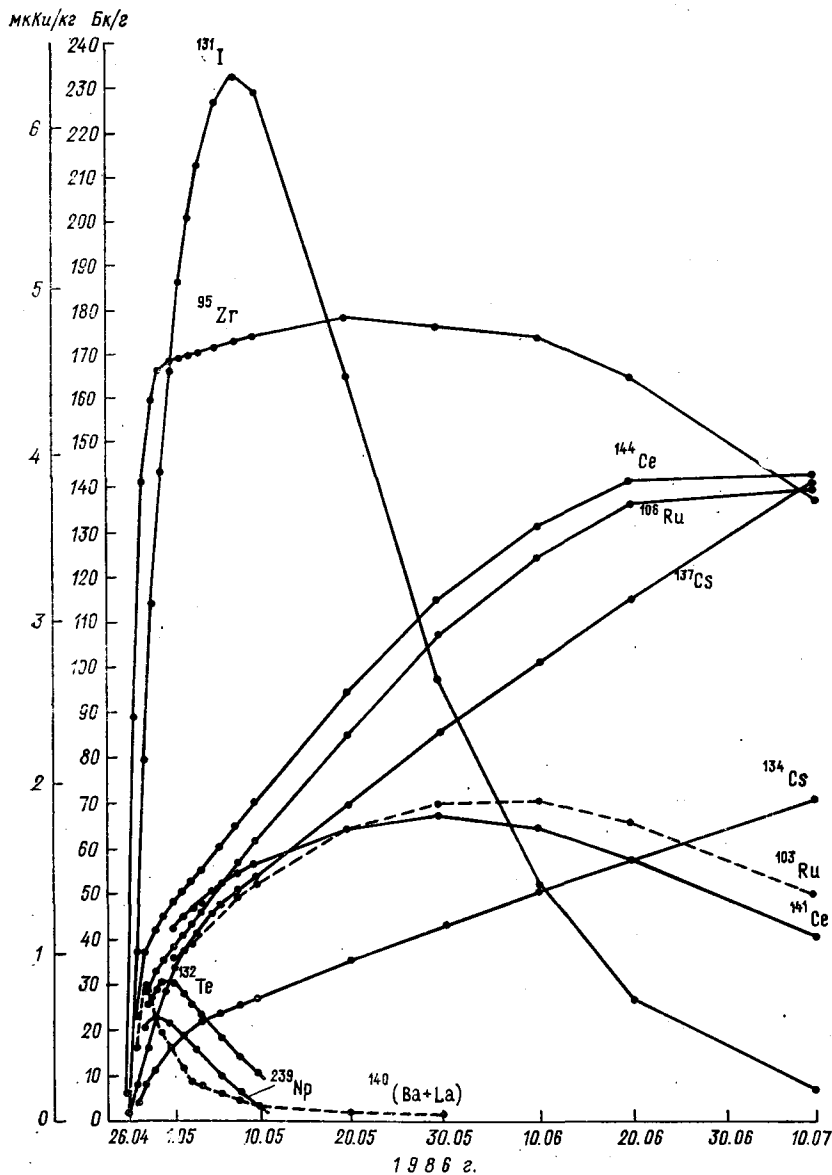


Рис. 10.12. Динамика концентраций радионуклидов в рыбе в первый период после аварии на АЭС (модельный расчет для пруда-охладителя ЧАЭС) [87].

или ином виде антропогенного воздействия. В прикладных исследованиях, однако, может потребоваться более или менее детальное описание пространственного распределения физических, химических и биологических характеристик как по площади, так и по глубине водоема.

Наиболее простой и часто применяемый способ учета пространственных неоднородностей заключается в эмпирическом разбиении водоема на несколько резервуаров или «камер», связанных между собой перетечками вещества и энергии. Внутри каждого резервуара характеристики системы принимаются усредненными и описываются точечными уравнениями. Общая модель представляет собой систему уравнений бюджета компонентов для каждого из резервуаров и каждого из компонентов исследуемой модели. Коэффициенты массопереноса между резервуарами являются свободными параметрами, значения которых подбираются таким образом, чтобы

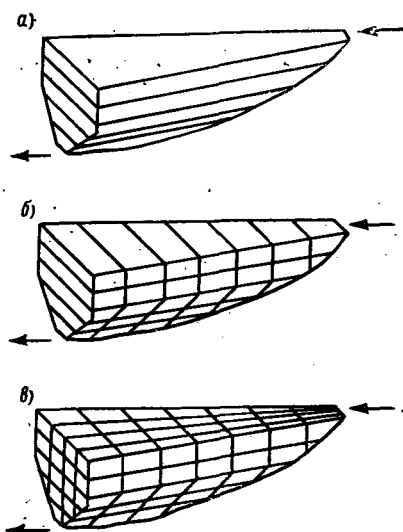


Рис. 10.13. Схематическое представление одномерных (а), двумерных (б) и трехмерных (в) моделей водных систем [193].

согласовать результаты моделирования и наблюдений. Преимуществами этого метода являются простота и обозримость результатов, недостатком — неопределенность в выборе границ резервуаров и их взаимодействии, что сильно сказывается на результатах расчетов [44, 73, 121].

Более строгим в математическом отношении методом является введение в динамических моделях сетки по пространственным координатам — одномерной, двумерной или трехмерной (рис. 10.13).

Одномерные модели, в которых водоем разбивается на несколько плоских слоев по глубине, успешно применяются при исследовании достаточно глубоких водоемов с хорошо выраженной стратификацией вод. Если же стратификация выражена слабо, если водоем широкий и мелкий или, наоборот, узкий и длинный, то одномерная модель, предполагающая горизонтальную однородность объекта, может приводить к значительным погрешностям в вычислениях. Одномерные модели, не описывающие горизонтальные градиенты переменных, не пригодны для моделирования бухт, заливов, головных водохранилищ. В этих случаях целесообразно

использовать двумерные или, в более редких случаях, трехмерные модели.

Двумерные и трехмерные модели экосистем опираются на результаты расчетов гидродинамики и теплового режима водоема. Модели для расчета гидродинамического и термического режимов достаточно хорошо разработаны и описаны в литературе [5, 139]. На практике в связи с разными временными масштабами гидродинамических и биологических процессов, гидродинамика и термика водоема исследуются отдельно в рамках отдельных блоков модели; полученные результаты усредняются по укрупненной пространственно-временной сетке и далее используются в гидробиологическом блоке модели. Практикуемое прямое заимствование гидрофизических параметров без предварительного усреднения, как правило, приводит к значительным ошибкам.

Построение и исследование многомерных моделей является достаточно дорогостоящим делом и требует мощной вычислительной техники и длительных расчетов. Построение таких моделей имеет смысл только при крупномасштабных исследованиях водоемов, имеющих важное хозяйственное или природоохранное значение.

Подводя итоги краткого рассмотрения имитационных моделей, мы можем сделать два вывода: имитационные модели могут быть весьма полезны при анализе состояния природных экосистем и прогнозе их изменений в результате хозяйственной деятельности человека, тем не менее уровень имитационного моделирования еще несовершенен и необходима значительная работа по разработке общих методов построения имитационных моделей природных процессов.

10.5. Идентификация параметров экологических моделей

Под идентификацией экологической модели понимается задача определения структуры и функциональных параметров экосистемы на основе данных наблюдений. В широком смысле идентификация включает определение формы уравнений динамики экосистемы и численных значений эколого-физиологических коэффициентов таким образом, чтобы добиться согласования прогнозных оценок модели с экспериментальными и натурными данными [50, 53]. Следует заметить, что идентификация в экологии является также интегральным методом обработки и анализа экспериментальной информации, заменяющим структурные характеристики экосистемы (такие, как численность и биомасса) на функциональные параметры (скорость роста, смертность, коэффициенты потребления и усвоения пищи и т. д.). Определение системных (функциональных) параметров модели может иметь важное значение в задачах контроля за состоянием экосистемы и определения возможной патологии при антропогенном воздействии.

Идентификация экологических моделей имеет ряд существенных особенностей. С математической точки зрения модели экологических процессов часто носят неустойчивый характер и с трудом поддаются идентификации. Экспериментальная биологическая информация имеет значительные погрешности, намного превосходящие уровень шумов в физических системах, что также усложняет подбор коэффициентов модели. Неустойчивость системы уравнений и большие ошибки экспериментальной информации затрудняют декомпозицию модели, а если она даже произведена каким-то образом, то результаты данного этапа идентификации часто не подходят для идентификации экосистемы в целом, т. е. необходимо, как правило, настраивать параметры для всей модели в целом. При моделировании пространственных экосистем заметные ошибки при определении коэффициентов могут вносить неточностями в задании краевых условий.

Определение экологических параметров в значительной мере зависит от типа математической модели, методов решения системы уравнений, характера и объема экспериментальных данных. При идентификации имитационной модели необходимо в возможно большей степени уменьшить неопределенность связей между параметрами, исходя из физических и биологических соображений, и только после этого оставшиеся свободными параметры идентифицировать по данным наблюдений [50]. Важное значение для уменьшения числа степеней свободы при выборе параметров имеет качественный анализ модели, в частности, определение устойчивости особых точек и времени наступления пиков численности в сезонной динамике компонент. Целесообразно начинать процедуру построения модели с качественной имитационной модели минимальной сложности, поведение которой на качественном уровне описывает исследуемый эффект. После этого можно производить дальнейшую детализацию модели, для достижения необходимой точности количественного описания эффекта. Использование предлагаемых процедур позволяет во многих случаях заметно уменьшить число идентифицируемых параметров.

Методы идентификации, использующие решения «прямых» задач. Данные методы идентификации основаны на определении численных значений параметров модели, минимизирующих (например, в среднеквадратическом смысле), отклонение между наблюдаемыми данными и расчетными значениями динамики системы.

Рассмотрим сначала простейший случай определения коэффициентов логистического уравнения, описывающего динамику растущей популяции [50, 103]:

$$\frac{dX}{dt} = \varepsilon X - \gamma X^2, \quad (10.26)$$

где X — плотность популяции; ε , γ — постоянные коэффициенты.

Решение (10.26) имеет вид

$$X(t) = \bar{X} X(t_0) / [X(t_0) + (\bar{X} - X(t_0)) e^{-\varepsilon(t-t_0)}], \quad (10.27)$$

где $\bar{X} = \varepsilon/\gamma$ — параметр «емкости» среды; $X(t_0)$ — значение численности популяции в начальный момент времени t_0 . При малых значениях X (на начальной стадии) рост численности микроорганизмов носит экспоненциальный характер. Однако в дальнейшем происходит постепенное замедление скорости роста и численность организмов достигает предельного значения $\bar{X} = \varepsilon/\gamma$. Решая (10.27) относительно $\exp[\varepsilon(t - t_0)]$, получаем

$$e^{\varepsilon(t-t_0)} = \frac{\bar{X}/X(t_0) - 1}{\bar{X}/X(t) - 1} = \Phi(X). \quad (10.28)$$

Логарифмируя последнее выражение, находим $\varepsilon = \ln \Phi(X)/(t - t_0)$. Используя метод наименьших квадратов для оценки коэффициента роста, окончательно получаем выражение

$$\varepsilon = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \ln \Phi(X_k)/(t_k - t_0), \quad (10.29)$$

где X_k — значение численности $X(t_k)$ в момент времени $t = t_k$, n — число наблюдений.

Рассмотрим вопрос об определении коэффициентов классической системы «хищник-жертва»

$$\frac{dX_1}{dt} = \varepsilon_1 X_1 - \gamma_{12} X_1 X_2, \quad (10.30)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = -\varepsilon_2 X_2 + \gamma_{21} X_1 X_2,$$

где X_1 — плотность популяции жертвы; X_2 — плотность популяции хищника, ε_1 ; ε_2 ; γ_{12} ; γ_{21} — коэффициенты системы. Как показано В. Вольтерра [45, 323], численности хищников и жертв в такой системе совершают незатухающие колебания, причем изменения численности хищника отстают по фазе от колебаний численности жертв.

Пусть из данных наблюдений известны следующие величины: период колебаний численности компонент системы T , отношение амплитуд колебаний жертвы и хищника a , средние значения численности жертв и хищников равны \bar{X}_1 и \bar{X}_2 . Тогда для определения четырех коэффициентов (ε_1 , ε_2 , γ_{12} , γ_{21}) имеем систему четырех алгебраических уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{21}} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} &= a, \\ 2\pi/\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} &= T, \\ \varepsilon_2/\gamma_{21} &= \bar{X}_1, \\ \varepsilon_1/\gamma_{12} &= \bar{X}_2. \end{aligned} \quad (10.31)$$

Описанный способ определения коэффициентов пригоден для системы хищник—жертва, испытывающей колебания вблизи положения равновесия.

В общем случае для идентификации коэффициентов может быть использован метод, изложенный в работах [19, 53]. Проиллюстрируем его на примере модели динамики многовидовой экосистемы:

$$\frac{dX_i}{dt} = \varepsilon_i X_i + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} X_i X_j, \quad (10.32)$$

где X_i — биомасса i -го вида; ε_i и γ_{ij} — коэффициенты модели. Запишем уравнение (10.32) в интегральной форме:

$$X_i \Big|_{t_0}^{t_k} = \varepsilon_i \int_{t_0}^{t_k} X_i dt + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \int_{t_0}^{t_k} X_i X_j dt, \quad (10.33)$$

где t_0 — начальное время наблюдений; t_k — время взятия пробы. Поскольку $X_i(t_0)$ и $X_i(t_k)$ известны из наблюдений, интегралы в (10.33) могут быть вычислены при помощи методов численного интегрирования. Записывая уравнение (10.33) для различных интервалов времени (количество которых равно числу неизвестных коэффициентов уравнения), получаем систему линейных алгебраических уравнений, решая которую можно найти ε_i и γ_{ij} . Вследствие большого разброса экспериментальных значений, коэффициенты модели будут изменяться в зависимости от того, какие интервалы (t_0 , t_k) взяты для их вычисления. Чтобы сгладить эти различия и получить некоторые усредненные значения коэффициентов, составим квадратичную форму:

$$\Phi(\varepsilon_i, \gamma_{ij}) = \sum_{k=1}^n \rho_k \left[X_i \Big|_{t_0}^{t_k} - \varepsilon_i \int_{t_0}^{t_k} X_i dt + \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} \int_{t_0}^{t_k} X_i X_j dt \right]. \quad (10.34)$$

Числа ρ_k выбираются в зависимости от дисперсии ошибок измеряемых величин, значениям с большей дисперсией ошибки ставятся в соответствие меньшие значения ρ_k . Поскольку при изучении динамики системы наиболее важно определить положение максимальных величин компонент, соответствующие значения ρ_k следует брать наибольшими. Для натуральных значений (данных), полученных через одинаковые промежутки времени с примерно одинаковой дисперсией ошибки, в качестве коэффициентов ρ_k можно взять отношения измеряемых в момент t_k значений численности к их среднему значению. Приравнивая к нулю первые производные положительно определенной квадратичной формы

$$\frac{\partial \Phi}{\partial \varepsilon_i} = 0, \quad \frac{\partial \Phi}{\partial \gamma_{ij}} = 0, \quad (10.35)$$

получаем систему линейных алгебраических уравнений, решая которую, находим значения ε_i и γ_{ij} , минимизирующие Φ .

При идентификации сложных имитационных моделей определение параметров обычно производится в ряд этапов. На первом этапе по возможности, значения эколого-физиологических коэффициентов определяются экспериментально. Однако необходимо учитывать, что коэффициенты, определенные в условиях лабораторных (и даже натуральных) экспериментов с отдельными компонентами экосистемы могут отличаться от значений параметров в природных условиях для экосистемы в целом. В дальнейшем, полученные экспериментально значения коэффициентов подставляются в уравнения модели в качестве начального приближения и при многократных просчетах на ЭВМ (имитациях) уточняются до тех пор, пока не будет достигнуто приемлемое (в пределах точности определения натуральных данных) соответствие между экспериментальными и расчетными значениями. Например, в работе [244] по описанной схеме были определены параметры модели эвтрофикации озера Онтарио, идентифицированной по данным наблюдений в 1967—1970 гг. Для достоверной идентификации модели было сделано 80 вариантов расчета. Показано, что модель хорошо воспроизводит весенний пик численности фитопланктона, последующее его отмирание в середине лета и осеннее цветение.

Метод интегральных преобразований. В. Б. Георгиевским [50] был предложен способ идентификации экологических моделей, основанный на использовании метода интегральных преобразований. При использовании этого метода производится исключение производных в результате замены дифференциального уравнения некоторым интегральным алгоритмом, приводящим к системе алгебраических уравнений относительно идентифицируемых параметров. В частности, одно из преобразований, позволяющее исключить из модели $L=0$ производные первого порядка, имеет вид

$$U[L] = -(t_2 - t_1) \int_0^{t_1} tL dt - t_1 t_2 \int_{t_1}^{t_2} L dt + t_1 \int_{t_1}^{t_2} tL dt = 0. \quad (10.36)$$

Для определения параметров ε_1 , ε_2 , γ_{12} , γ_{21} системы хищник—жертва с помощью (10.36) можно составить систему алгебраических уравнений:

$$U\left[\frac{dX_1}{dt}\right] = \varepsilon_1 U[X_1] - \gamma_{12} U[X_1 X_2],$$

$$U\left[\frac{dX_2}{dt}\right] = -\varepsilon_2 U[X_2] + \gamma_{21} U[X_1 X_2],$$

где интегральное преобразование осуществляется по четырем областям.

Использование метода интегральных преобразований позволяет заменить некорректную операцию дифференцирования экспериментальных функций операцией интегрирования, при которой случайные экспериментальные ошибки сглаживаются. Эта методика идентификации применима как для обыкновенных дифферен-

циальных уравнений, так и для уравнений в частных производных. Весьма существенно, что идентификация параметров не требует предварительного решения краевых задач.

Анализ чувствительности. Анализ экспериментальных данных и идентификация модели могут производиться при помощи методов теории чувствительности [103, 318], которая позволяет усовершенствовать процедуру перебора параметров и ввести в рассмотрение некоторые качественные характеристики экосистем, мало зависящие от численных значений параметров. Теория чувствительности позволяет интерпретировать экологические процессы с точки зрения выявления тенденций в их поведении.

Пусть имеется система уравнений

$$\frac{d\vec{X}}{dt} = f(\vec{X}, \vec{p}, t), \quad (10.37)$$

$$\vec{X}(t_0) = \vec{a},$$

где \vec{X} — вектор состояния экосистемы; \vec{p} — вектор параметров; $\vec{X}(t_0)$ — вектор начальных состояний. Под функциями чувствительности понимаются производные от компонент вектора состояния по параметрам. Дифференцируя (10.37) по параметрам и начальным условиям, получим

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left(\frac{\partial X_j}{\partial p_i} \right) &= \frac{\partial f_j}{\partial X_k} \frac{\partial X_k}{\partial p_i} + \frac{\partial f_j}{\partial p_i}, \\ \frac{d}{dt} \left(\frac{\partial X_j}{\partial \alpha_i} \right) &= \frac{\partial f_j}{\partial X_k} \frac{\partial X_k}{\partial \alpha_i}, \\ \frac{\partial X_j(t_0)}{\partial p_i} &= 0, \quad \frac{\partial X_j(t_0)}{\partial \alpha_i} = \delta_{ij}. \end{aligned} \quad (10.38)$$

Аналогично могут быть получены выражения для функций чувствительности более высокого порядка. Например, для функций чувствительности второго порядка по параметрам p имеем

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \frac{\partial^2 X_i}{\partial p_j \partial p_l} &= \frac{\partial f_i}{\partial X_k} \frac{\partial^2 X_k}{\partial p_j \partial p_l} + \frac{\partial^2 f_i}{\partial X_k \partial p_l} \frac{\partial X_k}{\partial p_j} + \frac{\partial^2 f_i}{\partial p_j \partial p_l}, \\ \frac{\partial^2 X_i(t_0)}{\partial p_j \partial p_l} &= 0. \end{aligned} \quad (10.39)$$

Методы теории чувствительности могут быть использованы и для распределенных в пространстве моделей экосистем.

С позиций теории чувствительности экологической моделью является система уравнений (10.37) вместе с уравнениями для функций чувствительности (10.38), (10.39). Поведение функций

чувствительности позволяет отыскать «узкие» звенья системы, определить пространственно-временные интервалы наибольшей уязвимости (по экстремуму функции), а также наличие или отсутствие взаимодействия (синергизма) факторов, управляющих поведением системы. Во многих случаях функции чувствительности могут использоваться в качестве наглядных интегральных характеристик возможных тенденций в динамике экосистемы. Функции чувствительности первого порядка показывают тенденции к росту или уменьшению экологических переменных (численности или биомассы) при изменении значения исследуемого параметра. Влияние параметра является максимальным в области экстремума

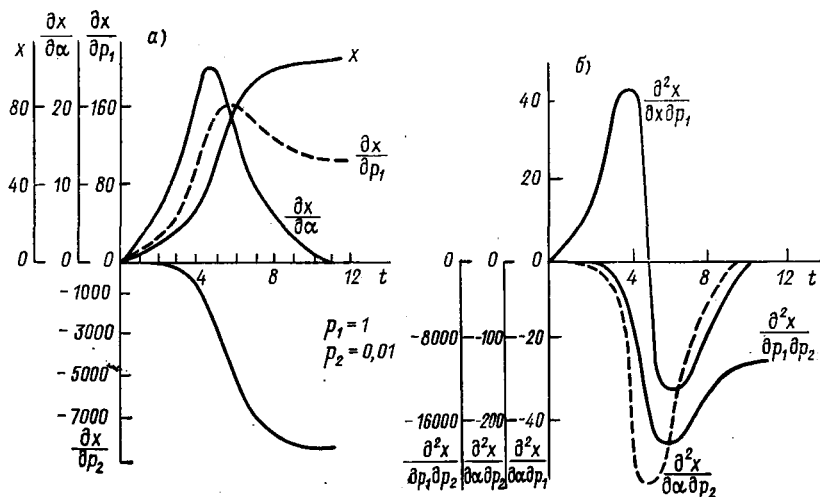


Рис. 10.14. Функции чувствительности первого (а) и второго (б) порядков для логистической модели роста (10.26).

функции чувствительности, и наоборот, воздействие параметра на систему отсутствует в области, где функция чувствительности равна нулю. Функции чувствительности по начальным состояниям позволяют выявить эффекты последействия, а также моменты наибольшего влияния изменений начального состояния на динамику системы. Смешанные производные — функции чувствительности второго и более высоких порядков характеризуют взаимодействие параметров (в том числе и антропогенных факторов). Заметим, что анализ чувствительности модели конструктивен при сравнительно небольшом числе экологических параметров. В качестве примера на рис. 10.14 представлены функции чувствительности для логистической модели (10.26). Как видно из рисунка, максимальная чувствительность при воздействии на параметр роста α наблюдается не в стационарной точке, а в некоторый промежуточный момент времени. При исследовании изменений параметра α достаточно исследовать чувствительность в стационарной точке

$\bar{X} = \varepsilon/\gamma$. Анализ функции чувствительности второго порядка показывает, что предыстория системы (чувствительность по начальному состоянию α) существенна при воздействии на оба параметра логистической модели. В стационарной области зависимость от начальных условий исчезает. Имеет место синергизм воздействий на параметры логистической модели ε и γ . Следует заметить, что при нормировании антропогенного воздействия на скорость роста ε с учетом максимума функции допустимое изменение параметра $\Delta\varepsilon$ заметно меньше изменений этого параметра, оцениваемых в стационарной области.

Идентификация параметров модели экосистемы водоема-охлаждителя. Идентификация параметров модели экосистемы водоема-охлаждителя производилась на ЭВМ на основе метода чувствительности, при помощи разработанной В. Н. Михайловым универсальной диалоговой системы «Идентификатор» [83]. Пусть динамика системы описывается в общем виде векторным дифференциальным уравнением

$$\frac{d\vec{X}}{dt} = \vec{F}(t, \vec{X}, \vec{W}, \vec{p}), \quad \vec{X}(t_0) = \vec{X}_0, \quad (10.40)$$

где \vec{X} — n -мерный вектор состояния системы; \vec{W} — k -мерный вектор входных возмущений; \vec{p} — r -мерный вектор параметров; $\vec{F}(t, X, W, p)$ — нелинейная вектор-функция. Пусть имеется также вектор измерений Y_i (размерности $\rho \leq n$). Требуется по измерениям $Y_i(t)$ при $0 \leq t \leq T$ найти вектор определяемых параметров p . Алгоритм идентификации состоит в следующем. Вектор переменных состояния системы представляется в виде

$$\vec{X}(t, p) = \vec{X}(t, \vec{p}^*) + v(t, \vec{p}^*) \Delta p, \quad (10.41)$$

где p^* — вектор начальных значений параметров; $v(t, p^*)$ — матрица размерности $(n \times r)$, элементами которой являются функции чувствительности вектора X по параметрам p_μ ($\mu = 1, r$). Тогда, считая матрицу $v(t, p^*)$ известной, вектор p находим итерационной процедурой по формуле

$$\vec{p} = \vec{p}^* + \lambda \Delta p, \quad (10.42)$$

где Δp в каждой итерации определяется в результате наилучшего приближения к измеряемому вектору Y_i по методу наименьших квадратов. Процедура (10.42) продолжается до получения результата с требуемой точностью. Оценку погрешности можно производить, например, по разности между векторами настраиваемых параметров или значениями функционала невязки выходных экспериментальных и моделируемых переменных, полученных в двух следующих друг за другом итерациях.

Идентификация параметров экосистемы водоема-охлаждителя проводилась для упрощенной модели, включающей две экологические группы микроводорослей (ASP и ASZ), зоопланктон (M_4), концентрации в воде лимитирующего биогенного элемента (фос-

фат S_p) и детрита (M_d) [см. уравнения (10.15), (10.16), (10.18), (10.19), (10.20)]. Для идентификации модели использовалась следующая экспериментальная информация — данные наблюдений за численностью отдельных видов фитопланктона, зоопланктона, концентрацией фосфатов в воде, а также за входными параметрами системы (температурой и световой экспозицией). Уравнения модели интегрировались по времени методом Рунге—Кутта с постоянным шагом, равным 0,2 сут. Начальные значения идентифицируемых параметров приведены в табл. 10.4. Там же даны инте-

Таблица 10.4

Начальные оценки параметров и интегральные значения функций чувствительности модели экосистемы водоема-охладителя

Параметр	Начальная оценка	Функции чувствительности			
		\bar{v}_{ASP}	\bar{v}_{ASZ}	\bar{v}_{SP}	\bar{v}_{z00}
ϵ_{01}	0,26	$5,2 \cdot 10^5$	$5,4 \cdot 10^5$	$6,4 \cdot 10^4$	$1,6 \cdot 10^2$
β_{p1}	0,00273	$7,6 \cdot 10^7$	$1,4 \cdot 10^8$	$6,6 \cdot 10^3$	$1,2 \cdot 10^4$
$\gamma_{14} = \gamma_1$	0,01	$8,0 \cdot 10^2$	$2,9 \cdot 10^3$	0,5	$4,0 \cdot 10^3$
β_{c1}	0,0452	$3,7 \cdot 10^8$	$3,6 \cdot 10^8$	$2,9 \cdot 10^4$	$9,5 \cdot 10^5$
$\gamma_{d4} = \gamma_d$	0,01	0,066	$6,7 \cdot 10$	0,013	$2,0 \cdot 10^2$
ϵ_{02}	0,352	$3,8 \cdot 10^6$	$4,7 \cdot 10^6$	$1,3 \cdot 10^3$	$3,4 \cdot 10^3$
$\gamma_{24} = \gamma_2$	0,008	$1,4 \cdot 10^2$	$5,3 \cdot 10^4$	5,0	$9,9 \cdot 10^4$
β_{c2}	0,055	$1,4 \cdot 10^7$	$2,7 \cdot 10^7$	$8,5 \cdot 10^4$	$2,5 \cdot 10^3$
P_1	0,6	$4,9 \cdot 10$	$3,8 \cdot 10^3$	0,18	0,92
P_2	0,6	$8,0 \cdot 10^2$	$7,5 \cdot 10^4$	3,9	$1,3 \cdot 10$
g_d	0,00008	$1,4 \cdot 10^9$	$8,0 \cdot 10^{11}$	$2,2 \cdot 10^8$	$9,7 \cdot 10^7$
V_0	0,2	10^2	$7,9 \cdot 10^4$	$2,4 \cdot 10^1$	10
U_1	0,15	0,024	10	$9,6 \cdot 10^{-4}$	$3,1 \cdot 10$
U_2	0,08	0,3	$1,9 \cdot 10^2$	0,022	10^3
$\epsilon_{04} = \epsilon_3$	0,045	$1,9 \cdot 10$	$2,9 \cdot 10^3$	0,24	$6,2 \cdot 10^3$

гральные значения функций чувствительности по каждому измеряемому выходу, которые определялись следующим образом:

$$v_i^l = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{(y_i^l - y_i)^2}{\delta P_l^2 \theta_i^2} dt, \quad (10.43)$$

$$(i = \overline{1, n}; l = \overline{1, r}),$$

где $y_i^l = y_i(p_1, p_2, \dots, p_{l-1}, p_l + \delta p_l, p_{l+1}, \dots, p_r)$; $\delta p_l = 0,01 p_l$; i — порядковый номер измеряемой переменной (выхода) системы; l — номер определяемого параметра; n — число переменных; r — общее число параметров; θ_i — весовые коэффициенты, значения которых обратно пропорциональны среднеквадратическим ошибкам измеряемых переменных. Значения некоторых параметров модели фиксировались до идентификации, исходя из физических соображений. В частности, полагались фиксированными значения показателей экспонент процессов биосинтеза и распада

в температурных зависимостях скоростей роста организмов ($\alpha_c = 0,065 (C^\circ)^{-1}$, $\alpha_p = 0,2 (C^\circ)^{-1}$, см. п. 2.7), что значительно упрощало процедуру идентификации, которая становилась линейной задачей по отношению к идентифицируемым параметрам.

Процедура идентификации модели была разбита на два этапа. Сначала идентифицировались параметры, входящие в уравнения динамики численности фитопланктона, концентрации минерального фосфора и детрита. При этом в качестве входных переменных задавались биомасса зоопланктона, температура воды и световая экспозиция, а выходными измеряемыми переменными являлись численности микроводорослей фитопланктона и концентрация фосфора. На втором этапе производилась идентификация параметров, входящих в уравнение динамики зоопланктона. В качестве входов использовались значения температуры и световой экспозиции; выходной измеряемой переменной являлась только биомасса зоопланктона; значения параметров, определенных на первом этапе, задавались фиксированными. Окончательная настройка производилась по всем идентифицируемым параметрам одновременно с использованием всех выходных измеряемых переменных. При этом малоинформативные (низкочувствительные) параметры могут быть зафиксированы. Анализ чувствительности модели показал, что наиболее чувствительными параметрами являются параметры температурных зависимостей скоростей роста фитопланктона обеих групп микроводорослей (β_{c1} , β_{c2} , β_{p1} , ϵ_{01} , ϵ_{02}), а также коэффициент высвобождения фосфора при разложении детрита. Наиболее чувствительными переменными модели являются численности водорослей планктона, причем численность микроводорослей летне-осеннего комплекса наиболее сильно зависит от интенсивности минерализации детрита. Фитопланктон является также более чувствительным к изменению коэффициентов фотосинтеза (β_{c1} , β_{c2}), чем смертности (ϵ_{01} и ϵ_{02}). Изменения биомассы зоопланктона наиболее чувствительны к параметрам роста фитопланктона, коэффициентам потребления микроводорослей и смертности зоопланктона. Содержание в воде лимитирующего биогенного элемента (фосфора) наиболее чувствительно к изменениям параметров фотосинтеза фитопланктона и минерализации детрита. Параметры потребления фитопланктона и детрита зоопланктоном (γ_1 , γ_2 , γ_d), содержания фосфора в химическом составе микроводорослей (p_1 , p_2), осаднения детрита (V_0), усвоения зоопланктоном микроводорослей (U_1 , U_2) в основном являются малочувствительными. Выполненный анализ позволяет считать, что параметры роста фитопланктона, по-видимому, могут быть выбраны в качестве наиболее чувствительного экологического индикатора по отношению к воздействию антропогенных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абросов Н. С., Боголюбов А. Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов.— Новосибирск: Наука. 1988.— 273 с.
2. Абросов Н. С., Ковров Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных.— Новосибирск: Наука. 1977.— 190 с.
3. Абросов Н. С., Ковров Б. Г., Черепанов О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции.— Новосибирск: Наука. 1982.— 301 с.
4. Абросов Н. С. Замкнутая экосистема и хемостат — аналогия и примеры анализа//Журн. общ. биол.— 1979.— Т. 40, вып. 2.— С. 252—258.
5. Айзатуллин Т. А., Шамардина И. П. Математическое моделирование экосистем континентальных водотоков и водоемов//Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология.— М.: изд. ВИНТИ, 1980.— С. 154—228.
6. Алекин О. А., Ляхин Ю. И. Химия океана.— Л.: Гидрометеиздат, 1984.— 343 с.
7. Алексеев В. В. О роли консументов в формировании разнообразия видов в биогеоценозах//Журн. общ. биол.— 1973. Т. 34, вып. 3.— С. 451—458.
8. Алексеев В. В. Влияние фактора насыщения на динамику системы «хищник—жертва»//Биофизика.— 1973. Т. 18. № 5.— С. 922—926.
9. Алексеев В. В. Исследования модели двухкомпонентных фитоценозов//Журн. общ. биол.— 1975. Т. 36, вып. 6.— С. 914—919.
10. Алексеев В. В. Биофизика сообществ живых организмов//Успехи физических наук.— 1976. Т. 120. Вып. 4.— С. 647—676.
11. Алексеев В. В. Динамические модели водных биогеоценозов//Человек и биосфера. Вып. 1.— М.: МГУ, 1976.— С. 3—137.
12. Алексеев В. В. Биогеоценозы-автогенераторы и триггеры//Журн. общ. биол.— 1977. Т. 37, Вып. 6.— С. 738—744.
13. Алексеев В. В. Кинетика неравновесных процессов в экологии//Термодинамика и кинетика биологических процессов.— М.: Наука, 1980.— С. 235—240.
14. Алексеев В. В. Теоретические и экспериментальные исследования экологических систем//Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 5. Моделирование водных экосистем.— М.: изд. ВИНТИ, 1980.— С. 58—104.
15. Алексеев В. В. Изменение числа видов в экосистеме в зависимости от температуры и возможные последствия теплового загрязнения в связи с развитием энергетики//Экологические аспекты исследований водоемов-охладителей АЭС. М.: изд. ИЭМЭЖ АН СССР, 1983.— С. 170—181.
16. Алексеев В. В., Кокорин А. О. Математическая модель влияния пестицида на биоценоз//Тр. ИЭМ. Вып. 12. (98).— 1982.— С. 111—116.
17. Алексеев В. В., Корниловский А. Н. Автостохастические процессы в биофизических системах//Биофизика.— 1982. Т. 27. Вып. 5.— С. 890.
18. Алексеев В. В., Крышев И. И. Кинетические уравнения для описания динамики биоценозов//Биофизика.— 1974. Т. 19, вып. 4.— С. 754—759.

19. Алексеев В. В., Крышев И. И., Полякова М. С. Влияние физических факторов на динамику водного биоценоза пелагиали//Водные ресурсы.— 1975. Т. 5.— С. 106—116.
20. Алексеев В. В., Крышев И. И. Простейшая модель эволюции видов в замкнутой экосистеме//Динамика биологических популяций.— Горький: изд-во ГГУ, 1983.— С. 45—54.
21. Алексеев В. В., Лоскутов А. Ю. Дестохастизация системы со странным аттрактором посредством параметрического воздействия//Вестник МГУ. Сер. физ.-астроном.— 1985. Т. 26. Вып. 3.— С. 40.
22. Алексеев В. В., Лоскутов А. Ю. Управление системой со странным аттрактором посредством периодического параметрического воздействия//ДАН СССР.— 1987. Т. 293, вып. 6.— С. 1346.
23. Алексеев В. В., Мурзин Н. В. Изучение роста микроводорослей при смене лимитирующего биогена//Моделирование процессов экологического развития.— Тр. ВНИИ системных исследований. Вып. 2.— М., 1982.— С. 61—64.
24. Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. Модель конкуренции между водорослями в замкнутом фитоценозе//Журн. общ. биол.— 1981. Т. 42, вып. 3.— С. 448—455.
25. Алексеев В. В., Сазыкина Т. Г. Конкуренция между водорослями в проточной системе//Журн. общ. биол.— 1982. Т. 43, вып. 2.— С. 205—211.
26. Антонова Е. Ю., Пястолова О. А., Чистов В. П. Исследование эффекта группы в популяции водных животных на имитационной модели//Морфофункциональные особенности внутривидовых группировок животных.— Свердловск: изд. УНЦ АН СССР, 1981.— С. 52—58.
27. Андрушайтис А. Г., Авенс А. Х., Сейсума З. К. Методика постановки экотоксикологического эксперимента *"in situ"*//Гидробиол. журн.— 1984. Т. 20. № 1.— С. 76—81.
28. Базилевич Н. И., Дроздов А. В., Родин Л. Е. Продуктивность растительного покрова Земли, общие закономерности размещения и связь с факторами климата//Журн. общ. биол.— 1968. Т. 29. № 3.— С. 261—271.
29. Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций.— М.: Наука. 1985.— 181 с.
30. Белинцев Б. Н., Юдин А. Д. Возникновение коллективного поведения у миксомицет *Dictyostelium discoideum*//Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1985. Т. 3.— С. 352—362.
31. Беляев В. И. Математическое моделирование экосистем морей и океанов//Итоги науки и техники. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология.— М.: 1980.— С. 105—153.
32. Беляев В. И. Моделирование морских систем.— Киев: Наукова думка.— 1987.
33. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т./Пер. с англ. под ред. А. М. Гилярова.— М.: Мир. 1989.
34. Боголюбов Н. Н., Митропольский Ю. А. Асимптотические методы в теории нелинейных колебаний.— М.: Наука, 1974.— 501 с.
35. Богоров В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов//Зоол. журн.— 1939. Т. 18. Вып. 5.
36. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов.— М.: Мир, 1978.— 304 с.
37. Будыко М. И. Глобальная экология.— М.: Мысль, 1977.— 327 с.
38. Бутенин Н. В., Неймарк Ю. И., Фуфаев Н. А. Введение в теорию нелинейных колебаний.— М.: Наука, 1987.— 382 с.
39. Бютнер Э. К. Планетарный обмен O_2 и CO_2 .— Л.: Гидрометеоздат, 1986.— 239 с.

40. Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хасселл М. П. Экология популяций насекомых//Под ред. акад. ВАСХНИЛ Ю. Н. Фадеева.— М.: Колос, 1978.— 222 с.
41. Вернадский В. И. Биосфера (Изб. тр. по биогеохимии).— М.: Наука, 1967.— С. 3—23.
42. Вернадский В. И. Живое вещество.— М.: Наука, 1978.— 358 с.
43. Власов А. А. Статистические функции распределения.— М.: Наука, 1966.— 356 с.
44. Воинов А. А., Тонких А. П. Моделирование мелководного эвтрофирующего водоема//Математические модели водных экосистем.— М.: изд. ВЦ АН СССР, 1984.— С. 120—138.
45. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование.— М.: Мир, 1976.— 288 с.
46. Гаузе Г. Ф. Экспериментальные исследования борьбы за существование между *Paramecium aurelia*, *P. caudatum* и *Stygnonychia mutilus*//Зоол. журн.— 1934. Т. 13. Вып. 1.— С. 1—17.
47. Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий//Зоол. журн.— 1934. Т. 13. № 1.
48. Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях//Зоол. журн.— 1935. Т. 14. Вып. 2.— С. 243—270.
49. Гейнрих А. К. Сообщества тропических районов океана. Биология океана. Т. 2.— М.: Наука, 1977.— С. 91—104.
50. Георгиевский В. Б. Идентификация моделей экосистем по натурным данным (обратные задачи экологии)//Исследование математических моделей для оптимизации управления качества воды. Тр. сов.-амер. симпозиума. Т. 2. Ч. 1.— Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 82—102.
51. Гильдерман Ю. И., Кудрина К. Н., Полетаев И. А. Модели Л-систем (системы с лимитирующими факторами)//Исследования по кибернетике.— М.: Сов. радио, 1970.
52. Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций.— М.: Мир, 1973.— 280 с.
53. Горбенко Ю. А., Крышев И. И. Статистический анализ динамики морской экосистемы микроорганизмов.— Киев: Наукова думка, 1985.— 143 с.
54. Губанов В. Г. Теоретико-экспериментальный анализ круговорота вещества в замкнутой микроэкосистеме//Дис. ... канд. физ.-мат. наук.— Красноярск, 1985.— 201 с.
55. Гудвин Б. Временная организация клетки.— М.: Мир, 1966.
56. Дажо Р. Основы экологии//Пер. с франц. под ред. В. В. Алпатова.— Прогресс, 1975.— 415 с.
57. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора.— Соч. Т. 3.— М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 831 с.
58. Дарлингтон П. Зоогеография. Географическое распространение животных.— 1967.
59. Дегерменджи А. Г., Печуркин Н. С., Шкидченко А. И. Автостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах.— Новосибирск: Наука, 1979.
60. Демидович Б. П. Лекции по математической теории устойчивости.— М.: Наука, 1967.
61. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша//Пер. с англ. под ред. Б. М. Медникова.— М.: Мир, 1988.— 184 с.
62. Динамика и статистическая механика биогеоценозов с фиксированной массой лимитирующего биогенного элемента//В. В. Алексеев, И. И. Крышев, М. С. Полякова, Т. Г. Сазыкина — Человек и биосфера. Вып. 2.— М.: Изд-во МГУ, 1978.— С. 42—108.

63. Домбровский Ю. А. Пространственно-неоднородные модели водных экосистем.— М.: Наука, 1985.
64. Домбровский Ю. А., Маркман Г. С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах.— Ростов: Изд-во Ростовского ун-та, 1983.— 118 с.
65. Заславский Г. М. Стохастичность динамических систем.— М.: Наука, 1984.— 271 с.
66. Зенкевич Л. А. Избранные труды. Т. 2. Биология океана.— М.: Наука, 1977.— 243 с.
67. Зилов Е. А., Стом Д. И. Микрокосмы и их применение в экспериментальной гидробиологии//Успехи совр. биол.— 1989. Т. 107. Вып. 1.— С. 150—157.
68. Зимина Л. М., Сазыкина Т. Г. Выделение экзометаболитов микроводорослями как механизм регуляции плотности популяции//Гидробиол. журн.— 1987. Т. 23, № 4.— С. 50—55.
69. Зубарев Д. Н. Неравновесная статистическая термодинамика.— М.: Наука, 1971.— 416 с.
70. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб.— Киев: Наукова думка, 1977.— 272 с.
71. Ивлева В. С. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных.— Киев: Наукова думка, 1981.— 231 с.
72. Иерусалимский Н. Д. Принцип регулирования скорости роста микроорганизмов//Управляемый биосинтез.— М.: Наука, 1966.— С. 5—18.
73. Йоргенсен С. Э. Управление озерными экосистемами.— М.: Гидрометеоиздат.— 1985.
74. Калиткин И. Н. Численные методы.— М.: Наука, 1978.— 512 с.
75. Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоэта *Zygogramma suturalis*//Энтомол. обзор.— 1986. Т. 65, № 1.— С. 21—38.
76. Колесов Ю. С., Швитра Д. И. Автоколебания в системах с запаздыванием.— Вильнюс: Моклас, 1979.— 146 с.
77. Колебания и бегущие волны в химических системах.— М.: Мир, 1988.— 720 с.
78. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнений диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме//Бюлл. МГУ. Сер. А. Математика и механика.— 1937. Т. 1. Вып. 6.
79. Константинов А. С. Общая гидробиология.— М.: Высшая школа, 1979.
80. Кордюм В. А. Эволюция и биосфера.— Киев: Наукова думка.— 1982.— 261 с.
81. Крапчин В. Ф., Свирежев Ю. М., Тарко А. М. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов.— М.: Наука, 1982.— 272 с.
82. Крылов Н. С. Работы по обоснованию статистической физики.— М.: Изд-во АН СССР, 1950.— 301 с.
83. Крышев И. И., Михайлов В. И., Сазыкина Т. Г. Математическая модель динамики фитопланктона морской прибрежной экосистемы//Гидробиологические исследования эстуариев. Под ред. В. В. Хлебовича.— Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 141.— С. 43—57.
84. Крышев И. И., Рябова В. Н. Периодические процессы в динамике зоопланктона восточной части Финского залива.— Там же.— С. 17—23.
85. Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Математическое моделирование миграции радионуклидов в водных экосистемах.— М.: Энергоатомиздат, 1986.— 144 с.

86. Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Имитационные модели динамики экосистем в условиях антропогенного воздействия ТЭС и АЭС.— М.: Энергоатомиздат.— 1990.
87. Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Моделирование динамики дозы облучения гидробионтов при аварийном загрязнении пруда-охладителя//Водные ресурсы.— 1990. № 6.— С. 85—88.
88. Кудряшов Ю. Б., Беренфельд Б. С. Основы радиационной биофизики.— М.: Изд-во МГУ, 1982.— 302 с.
89. Ленинджер А. Биохимия.— М.: Мир, 1974.— 957 с.
90. Леонов А. В. Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах на примере оз. Балатон.— М.: Наука, 1986.
91. Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии.— М.—Л.: ОГИЗ — Сельхозгиз, 1936.— 407 с.
92. Лимитирование и ингибирование микробиологических процессов.— Пушкино, 1980.— 178 с.
93. Лихтенберг А., Либерман М. Регулярная и стохастическая динамика.— М.: Мир, 1984.— 528 с.
94. Лоскутов А. Ю. Переход к хаосу в неполиномиальной 4-мерной системе через разрушение инвариантного тороидального многообразия/Препринт МГУ. Физ. фак. № 12.— М.: МГУ, 1987.— 5 с.
95. Лоскутов А. Ю. Параметрическая дестохастизация систем со странным аттрактором спирального типа и механизмы перехода к динамической стохастичности/Препринт МГУ. Физ. фак. № 4208-B87.— М.: МГУ, 1987.— 47 с.
96. Макфедьен Э. Экология животных.— М.: Мир, 1965.— 375 с.
97. Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения.— М.: Мир, 1980.— 368 с.
98. Математическое и физическое моделирование кислородного режима пресного водоема в период летнего прогрева//Алексеев В. В., Горбатов Ю. И., Кокорин А. О., Лямин М. Я.— Водные ресурсы.— 1982.— № 4.
99. Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ.— Л.: Наука, 1977.
100. Меншуткин В. В., Кожова О. М., Ащепкова Л. Я. Функциональная модель экосистемы озера Байкал//Гидробиол. журн.— 1978. Т. 14. № 3.— С. 3—11.
101. Мецлер Д. Биохимия. Т. 3.— М.: Мир, 1980.— 487 с.
102. Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море/Под ред. Ю. Н. Сергеева.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1979.
103. Недоступ Л. М. Чувствительность моделей водных экосистем, находящихся под антропогенным воздействием//Проблемы сохранения, защиты и улучшения качества природных вод.— М.: Наука, 1982.— С. 139—155.
104. Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1979.— 350 с.
105. Одум Ю. Экология. В 2 т./Пер. с англ. под ред. акад. В. Е. Соколова.— М.: Мир, 1986.
106. Опарин Л. И. Возникновение жизни на Земле/3-е изд.— М.: Наука, 1957.
107. Павлоцкий И. П. Статистическая механика на основе динамических уравнений Вольтерра в экологии/Препринт ИПМ АН СССР. № 23.— М., 1983.— 22 с.
108. Перт С. Д. Основы культивирования микроорганизмов и клеток.— М.: Мир, 1978.
109. Печуркин Н. С. Анализ фаз лимитирования роста аэробной периодической культуры микроорганизмов//Микробиол. пром.— 1973. № 5.— С. 1—5.

110. Печуркин Н. С. Популяционная микробиология.— Новосибирск: Наука, 1978.— 277 с.
111. Печуркин Н. С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем.— Новосибирск: Наука, 1982.— 113 с.
112. Пианка Э. Эволюционная экология.— М.: Мир, 1981.— 399 с.
113. Пионтовский С. А., Петипа Т. С. Элективность в питании *Acartia clausi* Ziesbr//Биология моря. Вып. 33.— Киев: Наукова думка, 1975.— С. 3—11.
114. Подгорский В. С., Иванов В. Н. О двойном субстрат-кислородном лимитировании роста метанооксиляющих дрожжей//Прикл. биохим. и микробиол.— 1975.— Т. 11. Вып. 3.
115. Полетаев И. А. Модели Вольтерра «хищник—жертва» и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха//Журн. общ. биол.— 1973. Т. 34. № 1.— С. 43—57.
116. Полетаев И. А. О некоторых математических моделях популяций с учетом влияния окружающей среды//Журн. общ. биол.— 1979. Т. 40. № 6.— С. 915—925.
117. Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А. Динамические модели экологических систем.— Л.: Гидрометеиздат, 1980.— 286 с.
118. Полякова М. С., Сазыкина Т. Г. Структура и устойчивость модельного биогеоценоза из 6 видов//Журн. общ. биол.— 1976. Т. 37. № 5.— С. 745—751.
119. Пых Ю. А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики.— М.: Наука, 1983.— 181 с.
120. Рамад Ф. Основы прикладной экологии.— Л.: Гидрометеиздат. 1981.— 543 с.
121. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря — математические модели.— М.: Наука, 1981.
122. Риклефс Р. Основы общей экологии.— М.: Мир, 1979.— 424 с.
123. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическая биофизика.— М.: Наука, 1984.— 304 с.
124. Рубин А. Б., Пытьева Н. Ф., Ризниченко Г. Ю. Кинетика биологических процессов.— М.: Изд-во МГУ, 1977.— 328 с.
125. Сазыкина Т. Г. Математическое описание температурной зависимости роста микроводорослей//Журн. общ. биол.— 1986. Т. 47. № 5.— С. 698—701.
126. Сазыкина Т. Г., Зимица Л. М. О влиянии метаболитов на продолжительность лаг-фазы у микроводорослей//Экология.— 1986. № 4.— С. 80—81.
127. Сазыкина Т. Г. Динамика роста популяции при потреблении взаимозаменяемых компонент питания (модель с переключениями)//Журн. общ. биол.— 1987. Т. 48. № 3.— С. 417—422.
128. Сазыкина Т. Г. Модель экосистемы с оптимальным питанием хищника//Экология.— 1987. № 6.— С. 58—63.
129. Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии.— М.: Наука, 1987.— 366 с.
130. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ.— М.: Наука, 1978.— 352 с.
131. Свирежев Ю. М., Пасеков В. П. Основы математической генетики.— М.: Наука, 1982.— 511 с.
132. Свирежев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О противоположных давлениях отбора на генотип и на признак у мутации сцепленной с полом//Проблемы кибернетики. Вып. 18.— М.: Наука, 1967.— С. 155—170.
133. Секи Х. Органические вещества в водных экосистемах.— Л.: Гидрометеиздат, 1986.— 199 с.

134. Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. Цветение воды и эвтрофирование.— Киев: Наукова думка, 1978.— 199 с.
135. Смит Д. М. Модели в экологии.— М.: Мир, 1976.— 184 с.
136. Спотт С. Содержание рыбы в замкнутых системах.— М.: Легкая и пищ. пром., 1983.— 193 с.
137. Стадницкий Г. В., Родионов А. И. Экология.— М.: Высшая школа, 1988.— 272 с.
138. Страйер Л. Биохимия. Т. 3.— М.: Мир, 1983.— 397 с.
139. Страшкраба М., Гнаук К. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование.— М.: Мир, 1989.— 373 с.
140. Странные аттракторы/Под ред. Я. Г. Синая, Л. П. Шильникова.— М.: Мир, 1981.
141. Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии//Избр. труды. Т. 1.— Л.: Наука, 1972.— 418 с.
142. Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства//Избр. труды. Т. 2.— Л.: Наука, 1973.— С. 97—189.
143. Таутс М. И. Закономерности появления ингибирующих рост веществ в культуре *Chlorella sp.* и воздействие на этот процесс сопутствующей бактериальной микрофлоры//Физиол. раст.— 1968. Т. 15. № 4.— С. 665—673.
144. Уиттеккер Р. Сообщества и экосистемы.— М.: Прогресс, 1980.— 327 с.
145. Фейгенбаум М. Универсальность в поведении нелинейных систем//Успехи физ. наук.— 1983. Т. 141. Вып. 2.— С. 343—374.
146. Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды/Экологическая физиология морских планктонных водорослей.— Киев: Наукова думка, 1971.— С. 37—41.
147. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море.— Киев: Наукова думка, 1971.— 252 с.
148. Хакен Г. Синергетика. Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах.— М.: Мир, 1985.— 424 с.
149. Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер.— М.: Прогресс, 1969.— 592 с.
150. Хендерсон-Селлерс Б. Инженерная лимнология.— Л.: Гидрометеоздат, 1987.
151. Хорн Р. Морская химия.— М.: Мир, 1972.— 400 с.
152. Шарп Д. Насекомые.— 1910.— 1059 с.
153. Шварц С. С., Пястолова О. А. Влияние экзометаболитов на рост и развитие пресноводных организмов//Взаимодействие между водой и живым веществом. Т. 2.— М.: Наука, 1979.— С. 42—47.
154. Шевченко В. А. Радиационная генетика одноклеточных водорослей. М.: Наука.— 1979.— 256 с.
155. Шлегель Г. Общая микробиология.— М.: Мир, 1972.— 476 с.
156. Эволюция.— М.: Мир, 1981.— 264 с.
157. Экспериментальная экологическая система «ЭТЭКОС»/В. В. Алексеев, А. А. Георгиев, Ю. И. Горбатов, М. Я. Лямин, В. Н. Максимов, В. В. Сапожников, Г. Г. Шинкар, Е. Л. Широкова. Биол. науки.— 1979. Т. 7.— С. 95—99.
158. Экспериментальная экосистема «ЭТЭКОС»//Человек и биосфера. Вып. 4.— М.: Изд-во МГУ, 1980.— С. 3—163.
159. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений.— М.: Изд-во иностр. лит. 1960.
160. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология//Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г.— М.: Наука, 1976.— 148 с.

161. Юдин И. Д., Константинов А. Б., Белинцев Б. Н. Возникновение автоволновых режимов при агрегации *Dictyostelium discoideum*//Биофизика.—1985. Т. 30. Вып. 2.—С. 341—346.
162. Alekseev V. V., Kognilovsky A. N. Ecosystem stochasticity model//Ecol. model.—1985. Vol. 28.—P. 217.
163. D'Ancona V. The struggle for existence.—Leiden: Brill. 1954.
164. Arrhenius S. Quantative laws in biological chemistry.—London: Bell. 1915.—164 p.
165. Auslander D. M., Oster G. F., Huffaker C. B. Dynamics of interacting populations//J. of Franklin Inst.—1974.—Vol. 297, N. 5.—P. 345—376.
166. Avala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion//Nature, Lond.—1969.—Vol. 224.—P. 1076—1079.
167. Avala F. J. Invalidation of principle of competitive exclusion defended//Nature, Lond.—1970.—Vol. 227.—P. 89—90.
168. Bader F. G. Analysis of double—substrate limited growth//Biotech. and Bioeng.—1978.—Vol. 20.—P. 183—202.
169. Bailey-Watts A. E. A nine-year study of the phytoplankton of the eutrophic and non-stratifying Loch Leven (Kingross, Scotland)//J. of ecology.—1978.—Vol. 66, N. 3.—P. 741—771.
170. Balci N., Boyd C. M., Mullin M. Large-scale tower tank systems//Rapp. P.—v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.—1978. Vol. 173.—P. 13—21.
171. Beers et all. CEPEX—Cu//Bull. Mar. Sci.—1977. Vol. 27.—P. 66—79.
172. Bender M. E., Jordan R. A. Plastic enclosures open lake productivity measurement//Trans. Amer. Fish. Soc.—1970. Vol. 99.—P. 607.
173. Berland B. R., Bonin D. J., Maestrini S. Y. Isolent in suti d'eau de mer naturelle dans des enceites de grand volume//CNECO — Rapp. Scientif et Technique.—1975. N. 21.—P. 2—18.
174. Beyers R. J. The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems//Ecol. monogr.—1963. Vol. 33.—P. 281—306.
175. Bodungen B., Brockel K., von Smetacek V., von Zeitzschel B. The plankton tower. 1. A structure in enclosed water columns.—Mar. Biol.—1976. Vol. 34.—P. 369—372.
176. Briand F. Environmental control of food web structure//Ecology.—1983. Vol. 64.—P. 253—263.
177. Briand F., Cohen J. Community food webs have scale invariant structure//Nature.—1984. Vol. 307.—P. 264—267.
178. Carpenter E. J., Guillard R. R. L. Intraspecific difference in nitrate half—saturation constants for three species of marine phytoplankton//Ecology.—1971. Vol. 52, N. 1.—P. 183—185.
179. Case J. N. The engineering aspects of capturing a marine environment, CEPEX and others//Rapp. P.—v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.—1978. Vol. 173.—P. 49—58.
180. Comments on microbial growth rate/Bader F. G., Meyer J. S., Fredrickson A. G., Tsuchiya H. M.—Biotech. and Bioeng.—1975. Vol. 17. N. 2.—P. 279—283.
181. Cohen J. E. Food web and niche space//Monographs in Population Biology. 11.—Princeton: Princeton Univ. Press.—1978.
182. Cooke G. D. Aquatic laboratory microsystems and communities//Structure and function of fresh water microbial communities.—Blackburg, 1972.—Va.—P. 47.
183. Conover R. J., Paranjape M. A. Comments on the use of a deep tank in planktonical research//Helgol. wiss. meeresunt.—1977. Vol. 30.—P. 105—117.

184. Controlled ecosystem pollution experiment: effect of mercury on enclosed water columns. 1. Manipulation of experimental enclosures//*Mar. Sci. Communic.*—1977.—Vol. 3, N. 4.—P. 291—312.
185. Crombie A. C. On competition between different species of graminivorous insects//*Proc. R. Soc. (B)*.—1945.—Vol. 132.—P. 362—395.
186. Davies J. M., Gamble J. C. Experiments with large enclosed ecosystems//*Phylos. Trans. R. Soc. London. B. Biol. Sci.*—1979.—V. 286.—P. 523—544.
187. Eppley R. W. Temperature and phytoplankton growth in the sea//*Fishery Bull.*—1972.—N. 4.—P. 1063—1085.
188. Eppley R. W., Rogers J. N., McCarthy J. J. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton//*Limnol. Oceanogr.*—1969.—Vol. 14, N. 6.—P. 912—920.
189. Feigenbaum M. J. Universal behavior in nonlinear systems//*Los Alamos Science.*—1980.—Vol. 1, N. 1.—P. 4—27.
190. Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population//*J. anim. Ecol.*—1943.—Vol. 12.—P. 42—58.
191. Foerster H. Von. Some remarks on changing populations//*The kinetics of cellular proliferation.*—N. Y.: Grune and Stratton, 1959.—P. 382—407.
192. Frank P. W. Prediction of population growth form in *Daphnia pulex* cultures//*Amer. Nat.*—1960.—Vol. 44, N. 878.—P. 357—372.
193. French R. Lake modelling: state of the art//*CRC Critical Reviews in Environ. Control.*—1984.—Vol. 13, iss. 4.—P. 311—357.
194. Gause G. F. *The struggle for existence.*—N. Y.: Hafner, 1934 (reprinted 1964).
195. Gause G. F., Witt A. A. Behavior of mixed populations and the problem of natural selection//*Amer. Nat.*—1935. Vol. 69.—P. 596—609.
196. Gacher R. MELIMEX—an experimental heavy metal pollution study//*Schweiz. J. Hydrol.*—1979.—Vol. 41.—P. 169—176.
197. Giddings J. H., Eddlemon G. K. Some ecological and experimental properties of complex aquatic microcosms//*Int. J. of Environ. Stud.*—1979.—Vol. 13, N. 2.—P. 119—123.
198. Goel N. S., Maitra S. C., Montroll E. W. In the Volterra and other nonlinear models of interacting populations//*Rev. Modern Phys.* 1971.—Vol. 43.—N. 2.—P. 231—276.
199. Goldman J. C., Ryther J. H. Temperature-influenced species competition in mass cultures of marine phytoplankton//*Biotech. and Bioeng.*—1976.—Vol. 18.—P. 1125—1144.
200. Guckenheimer J., Oster G., Ipaktchi A. The Dynamics of density dependent population models//*J. Math. Biol.*—1976.—Vol. 4. P. 101—147.
201. Guillard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine plankton diatom *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran//*Can. J. Microbiol.*—1962.—Vol. 8.—P. 229—239.
202. Hassel M., Huffaker C. B. Regulatory processes and population cyclicity in laboratory populations of *Anagasta kuhniella* (Zeller) (Lepidoptera, Phycitidae). 3. The development of population models//*Res. Pop. Ecol.*—1969.—Vol. 11.—P. 186—210.
203. Hartley B. S. et all. Where do new enzymes come from?//*Enzymes: structure and function.*—Amsterdam. 1972.—Vol. 29.—P. 151—176.
204. Hedgpeth J. W. Models and muddles//*Helgol. Wiss. Meeresunt.*—1977. Vol. 30.—P. 92—104 Рус. пер. Хеджпэт Дж. В. М. Модели в экологии и путаница вокруг них//*Биология моря.*—1978. N. 6.—С. 3—15.

205. Holling C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation//Memoirs of the Entomol. Soc. Canada.—1965. N. 45.—60 p.
206. Holland H. D. Model for the evolution of the earth's atmosphere//Geol. Soc. Amer.—Buddington, 1962.—P. 447—477.
207. Howell J. A., Atkinson B. Influence of oxygen and substrate concentrations on the ideal film thickness and the maximum overall substrate uptake rate in microbial film fermenters//Biotech. and Bioeng.—1976.—Vol. 18.—P. 15—35.
208. Huffaker C. B. Experimental studies on predation 2. Dispersion factor and predator—prey oscillations//Hilgardia.—1958.—Vol. 27.—P. 343—383.
209. Huffaker C. B.//Hilgardia.—1963.—Vol. 34, N. 11.—P. 305—329.
210. Hutchinson G. E. Circular causal systems in ecology//Ann. N. Y. Acad. Sci.—1948.—V. 50.—P. 221—246.
211. Interactions of *Tetrahymena puriformis*, *E. coli*, *Azotobacter vinelandii* and glucose in a minimal medium/Jost J. L., Drake J. F., Fredrickson A. G., Tsuchiya H. M.—J. of Bacteriology.—1973.—Vol. 113, N. 2.—P. 834—840.
212. Jacobsen O. S. Biological processes in the ecosystem//Application of ecological modelling in environmental management. Ed. S. E. Jorgensen. Pt. A.—Elsevier, 1983.
213. Jorgensen S. E. Eutrophication models of lakes//Application of ecological modelling on environmental management. Pt. A.—Amsterdam.—1983.—P. 227—252.
214. Kemmerer A. J. A method to determine fertilisation requirements of a small fishing lake//Trans. Amer. Fish Soc.—1968. V. 97.—P. 425—428.
215. Kerner E. H. Further considerations on the statistical mechanics of biological associations//Bull. Math. Biophys.—1959.—Vol. 21.—P. 217—255.
216. Kerner E. H. A statistical mechanics of interacting biological species//Bull. Math. Biophys.—1957.—Vol. 19.—P. 121—146.
217. Kersting K.//Ecol. Bull.—1984.—V. 36.—P. 150.
218. Kilham S. S., Kott C. L., Tilman D. Phosphate and silicate kinetics for the lake Michigan diatom *Diatoma elongatum*//J. of Great Lakes Res.—1977.—Vol. 3, N. 12.—P. 93—99.
219. King C. E. Relative abundance of species and MacArthur's model//Ecology.—1964.—Vol. 45.—P. 716—727.
220. Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystem of the western Pacific//Jap. J. of Ecol.—1967.—Vol. 17.—P. 70—87.
221. Klussman W. G., Inglis J. M. Polyethylene tubes for studies of fertilisation and productivity//Proc. East. Ass. Game Fish Commun.—1968. Vol. 22.—P. 415—425.
222. Kuo J. T., Thomann R. V. Phytoplankton modelling in the embayments of lakes//J. of Environ. Engin.—1983.—Vol. 109, N. 6. P. 1311—1332.
223. Larcher W. Physiological plant ecology. 2nd edn.—Berlin: Springer—Verlag, 1982.
224. Leonov A. V., Vasiliev O. F. Simulation and analysis of phosphorus transformation and phytoplankton dynamics in relation to the eutrophication of lake Balaton/Proc. of 2nd Int. Conf. on Ecol. Modell, 1980, Lieg, Belgium.—1980.
225. Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics//Biometrika.—1945.—Vol. 35.—P. 183—212.
226. Levandovsky M. Multispecies cultures and microcosms//A treatise in marine ecology. Ed. O. Kinne.—1977. Vol. 3.

227. Li W. K. W. Temperature adaptation in *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin: Photosynthetic rate compensation and capacity//*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*—1982.— Vol. 58.— P. 135—150.
228. Liebig J. Chemistry in its application to agriculture and physiology. 14nd edn.— London: Taylor and Walton, 1847.
229. List R. J. Smithsonian Meteorological Tables.— 6th rev. ed.— N. Y.: Smiths Misc. Collection. 1951.
230. Lloyd M. Laboratory studies with confined cannibalistic populations of flour beetles (*Tribolium castaneum*) in a cold dry environment//*Tribolium Info. Bull.*— 1965.— Vol. 8.— P. 89—123.
231. Lotka A. J. Theorie analytique des associations biologiques.— Paris. 1934.
232. Lotka A. Elements of physical biology.— Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.— 460 p.
233. Luckinbill L. S. Coexistence in laboratory populations of *P. aurelia* and its predator *Didinium nasutum*.— 1973.
234. Lund J. W. G. Preliminary observation on the use of large experimental tubes in lakes//*Verh. Int. Verein. Limnol.*— 1972.— Vol. 18. P. 71—77.
235. Lundgren A. Model ecosystems as a tool in freshwater and marine research//*Arch. Hydrobiol. Suppl.* 70.— 1985.— N. 2.— P. 157—196.
236. MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability//*Ecology.*— 1955.— Vol. 36, N. 3.— P. 533—536.
237. Making microcosms an effective assesment tools/Symposium. 1978.
238. Malthus T. R. An essay on the principle of population.— London: Johnson, 1798 (Русский перевод Т. Мальтус «Опыт закона о народонаселении». СПб., 1908).
239. Marine mesocosms/Ed. G. D. Grice.— 1982.
240. Marshall J. S. The effects of continuous γ -radiation on the intrinsic rate of natural increase of *Daphnia pulex*//*Ecology.*— 1962.— Vol. 43, N. 4.— P. 598—607.
241. Mateles R. I., Battat E. Continious culture used for media optimization//*Appl. Microbiol.*— 1975.— Vol. 28, N. 6.— P. 901—905.
242. Mathematical ecology/Ed. R. M. May.— 1984.
243. Mathematical ecology/Eds. T. G. Hallam, L. J. Gross, S. A. Levin.— Pros. of res. Seminar.— World Scientific.— 1988.— 779 p.
244. Mathematical modelling of phytoplankton in lake Ontario I. Model development and verification/R. V. Thomann et al. EPA. 1975. EPA—660/3—75—005.
245. May R. M. Models of single populations//*Theoretical ecology*. Ed. R. M. May.— Blackwell Sci. Publ.— 1976.— P. 4—26.
246. May R. M. When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology//*Proc. R. Soc. Lond.*— 1986.— B228, N. 1252.— P. 241—268.
247. May R. M. Patterns of species abundance and diversity//*Ecology and evolution of communities.*— Cambridge: Harvard Univ. 1975.— P. 81—120.
248. McGee et all.// *Can. J. Microbiol.*— 1972.— Vol. 18.— P. 1733.
249. McLachlan J. The culture of *Dunaliella tertiolecta* Buther — a euryhaline organism//*Can. J. Microbiol.*— 1960.— Vol. 6. P. 367—379.
250. McKellar H. N., Jr. Metabolism and model of the estuarine bay ecosystem affected by a coastal power plant//*Ecol. model.* 1977.— Vol. 3. N. 2.— P. 85—118.
251. McNaughton S. J. Stability and diversity of ecological communities// *Nature.*— 1978.— Vol. 274.— P. 251—253.
252. Measurements of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere/McAllister C. D., Parsons T. R., Stevens K., Strickland J. D. H.— *Limnol. Oceanogr.*— 1961.— Vol. 6. P. 237—258.

253. Menzel D. W. Summary of experimental results: controlled ecosystem pollution experiment//Bull. mar. Sci.—1977.—Vol. 27.—P. 142—143.
254. Menzel D. W., Case J. Concept and design: CEPEX//Bull. Mar. Sci. 1977.—Vol. 27.—P. 1—7.
255. Menzel D. B., Steele J. H. The application of plastic enclosures to the study of pelagic marine biota//Rapp. P.—V. Reun. Cons. int. Explor. Mer.—1978.—Vol. 173.—P. 7—12.
256. Microcosms in ecological research/Giesy J. P.—ed.—1980.—Tech. Inf. center U. S. Depart. of Energy.
257. Modelling of marine systems/Nihoul J. C. J.—ed.—1977. Elsevier: Amsterdam.—272 c.
258. Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes.—Paris. 1942.—211 p.
259. Monod J. La technique de culture continue. Theorie et applications//Ann. Inst. Pasteur.—1950.—Vol. 79.—P. 390—410.
260. Moran V. S., Southwood T. R. E. The guild composition of arthropod communities in trees//J. Animal Ecol.—1982.—Vol. 51.—P. 289—306.
261. Murphy T. P., Lean D. R. S. Blue—green algae: their excretion of iron-selective chelators enables them to dominate other algae//Science.—1976.—Vol. 192, N. 4242.—P. 900—902.
262. Nalevajko C., Schindler D. W. Primary production, extracellular release and heterotrophy in two lakes in the ELA, Northwestern Ontario//J. Fish. Res. Bd. Canada.—1976.—Vol. 33. P. 219—226.
263. Nicholis K. H., Dillon P. J. An evaluation of phosphorus—chlorophyll—phytoplankton relationships for lakes//Int. Rev. ges. Hydrobiol.—1978.—Vol. 63, N. 2.—P. 141—154.
264. Nicholson A. J. Competition for food amongst *Lucilia cuprina* larvae//Proc. VIII Int. Congr. Entomol. Stockholm.—1948. P. 277—281.
265. Nicholson A. J. An outline of the dynamics of animal populations//Austr. J. Zool.—1954.—Vol. 2, N. 1.—P. 9—65.
266. Nicholson A. J. The self adjustment of populations to change/Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative biology.—1957.—Vol. 22.—P. 153—173.
267. Nicholson A. J. Compensatory reactions of populations to stress and their evolutionary significance//Austr. J. Zool.—1954. Vol. 2, N. 1.—P. 1—8.
268. Nisbet R. M., Gurney W. S. C. Modelling fluctuating populations.—N. Y.: John Wiley.—1982.
269. Novick A., Szilard L. Description of the chemostat//Science.—1950.—Vol. 112.—P. 715—718.
270. Nyholm N. A simulation model for phytoplankton growth and nutrient cycling in eutrophic, shallow lakes//Ecol. modell.—1978.—Vol. 4.—N. 2—3.—P. 279—310.
271. Oster G. Predicting populations//Amer. Zool.—1981.—Vol. 21, N. 4. P. 831—844.
272. Oster G., Takahashi Y. Models for age specific interactions in a periodic environment//Ecol. Monogr.—1974.—Vol. 44, N. 4.—P. 483—501.
273. Ofviatt C. A., Perez K. T., Nixon S. W. Multivariate analysis of experimental marine ecosystem//Helgol. wiss. meeresunt.—1977.—V. 30.—P. 30.
274. Paasche E. Marine plankton algae, growth with light—dark cycles 2. *Ditylum brightwellii* and *Nitzschia turgidula*//Physiol. Plant. 1968.—Vol. 21.—P. 66—77.
275. Park R. A., Scavia D., Clesceri W. L. CLEANER, the lake George model/Ecological Modelling Resources for the future. C. S. Russel.—ed. Inc. Washington, D. C.—1975.—P. 49—81.

276. Park T. Experimental studies of interspecies competition. 1. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst//Ecol. Monogr.—1948.—Vol. 18.—P. 265—308.
277. Park T. Experimental studies of interspecies competition. 2. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*//Physiol. Zool.—1954.—Vol. 27.—P. 177—238.
278. Parsons T. R. S. Afr. J. Sci.—1979.—Vol. 75.—P. 536.
279. Parsons T. R. P., Harrison J., Waters R. An experimental simulation of changes in diatom and flagellate blooms//J. of Exp. Mar. Biol. Ecol.—1978.—Vol. 32.—P. 205—291.
280. Perkins W. Sensitivity analysis in feedback systems.—1972.
281. Petterson H., Gross F., Koczy F. F. Large scale plankton culture//Nature.—1939. Vol. 144.—P. 332—333.
282. Pimm S. L. Food webs.—London.—1982.
283. Pimm S. L. Food web design and the effect of species deletion//Oikos.—1980.—Vol. 35. N. 2.—P. 139—149.
284. Pratt D. M. Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures//Biol. Bull.—1943.—Vol. 85.—P. 116—140.
285. Predator—Prey interactions of *Dictyostelium discoideum* and *Escherichia coli* in continuous culture/Tsuchiya H. M., Drake J. F., Jost J. L., Fredrickson A. G.—J. of Bacteriology.—1972.—Vol. 110.
286. Preliminary phytoplankton nutrient model of western Lake Erie/DiToro D. M., O'Connor D. J., Mancini J. L., Thomann R. V.—System analysis and simulation in ecology. B. C. Patten.—ed.—N. Y., London. Acad. Press.—1975.—P. 423—474.
287. Preston F. The canonical distribution of commonness and rarity//Ecology.—1962.—Vol. 43.—P. 410—432.
288. Rashevsky N. Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes//Bull. of math. biophys.—1959.—Vol. 21, N. 2. P. 161—184.
289. Rees J. T. Community development in freshwater microcosms//Hydrobiologia.—1979.—Vol. 63. N. 2.—P. 113—128.
290. Replicability of MERL microcosms: initial observations/Pilson M. E. O., Oviatt C. A., Vargo G. A., Vargo S. L.—Proc. Symp. on the State of Marine Environment Research.—EPA: Washington.—1978.—20 p.
291. Ringelberg J. Properties of an aquatic microecosystem. II. Steady state phenomena in the autotrophic subsystems//Helgol. wiss. meeresunt.—1977. Vol. 30.—P. 134—143.
292. Ringelberg J., Kersting K. Properties of an aquatic microecosystem: 1. General introduction to the prototypes//Arch. Hydrobiol.—1978.—Vol. 83, N. 1.—P. 47—68.
293. Rotty R. M. Distribution and changes in the industrial carbon dioxide production.—Analysis and interpretation of atmospheric CO₂ data//WMO/ICSV/UNEP.—Bern, 1982.—P. 123—134.
294. Rozenzweig M. L. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time//Science.—1971. N. 171.—P. 385—387.
295. Ryder D. N., Sinclair C. G.//Biotech. Bioeng.—1972.—v. 14.—P. 787.
296. Scavia D. An ecological model of lake Ontario//Ecol. Modell.—1980.—N. 8.—P. 49—78.
297. Schindler D. W. Evolution of phosphorus limitation in lakes//Science.—1977.—Vol. 195, N. 4275.—P. 260—262.
298. Sinko J. W., Streifer W. A new model for age—size structure of a population//Ecology.—1967.—Vol. 48, N. 6. 1969.—V. 50. P. 608—615.
299. Slobodkin L. B. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz//Ecol. Monogr.—1954.—Vol. 24, N. 1.—P. 69—88.

300. Slobodkin L. B. Growth and regulation of animal populations.— N. Y.— 1961.
301. Sorokin C. Kinetic studies of temperature effects on the cellular level// Biochem. Biophys. Acta.— 1960.— Vol. 38.— P. 197—224.
302. Stanier R. Y., Doudoroff M., Adelberg E. A. The microbial world.— N. Y.— 1963.— P. 753.
303. Strickland J. D. et al. The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels//Limnol. Oceanogr.— 1969.— Vol. 14.— P. 23—34.
304. Tansky M. Structure, stability and efficiency of ecosystems//Progress in theor. biol.— N. Y.: Acad. Press. 1976. Vol. 4. P. 205—262.
305. Taub F. B. Closed ecological systems//A. Rev. Ecol. Systems.— 1974.— N. 5.— P. 139—161.
306. Taylor P. A., Williams P. J. Theoretical studies on the coexistence of competing species under continuous—flow conditions//Can. J. Microbiol.— 1975.— Vol. 21.— P. 90—98.
307. The changing carbon cycle. A global analysis/Ed. J. R. Trabalka, D. E. Reichle. Springer—Verlag: New York.— 1986.— 592 p.
308. The importance of physical and biotic scaling to the experimental simulation of coastal marine ecosystem/Perez K. T., Morrison G. M., Lackie N. F., Oviatt C. A., Nixon S. W., Buckley B. A., Heltshe J. F.— Helgol. wiss. meeresunt.— 1977.— Vol. 30.— P. 144—162.
309. The marine ecosystem research laboratory: a facility for the investigation of effects and fates of pollutants/Proc. 2nd Nat. Conf. Interagency Energy—Environment R&D Program Washington D. C. 6—7 June 1977.— P. 513—516.
310. Theoretical ecology: principles and applications/Ed. R. May.— 1976.— 317 p.
311. The replication of biological events in enclosed water columns/Takahashi M., Thomas W. H., D. L. R. Seibert, J. Beers, P. Koeller, T. R. Parsons.— Arch. Hydrobiol.— 1975.— Vol. 76, N. 1.— P. 5—23.
312. The use of large volume, transparent, enclosed sea—surface water columns in the study of stress on plankton ecosystems/Grice G. D., Reeve M. R., Koeller P., Menzel D. W.— Helgol. wiss. meeresunt. 1977.— Vol. 30.— P. 118—133.
313. Thomas W. H., Seibert D. L. R., Takahashi M. Controlled ecosystem pollution experiment: Effect of mercury on enclosed water columns. 3. Phytoplankton population dynamics and production//Mar. Sci. commun.— 1977.— Vol. 3, N. 4.— P. 331—354.
314. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach//Ecology.— 1977.— V. 58. N. 2.— P. 338—348.
315. Tilman D. Resource competition and community structure.— Princeton.— 1982.— 296 p.
316. Tilman D., Kilham S. S. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous cultures//J. Phycol.— 1976.— N. 12.— P. 375—483.
317. Tomchik K. J., Devreotes P. N. Adenosine 3', 5'—monophosphate waves in *Dictyostelium discoideum*: a demonstration by isotope dilution fluorography//Science.— 1981.— Vol. 212, N. 4493.— P. 443—446.
318. Tomovic R. Sensitivity analysis of dynamic systems.— 1963.
319. Uhlmann D. Scaling of microcosms and the dimensional analysis of lakes//Int. Rev. ges. Hydrobiol.— 1985.— Vol. 70.— N. 1.— P. 47—62.
320. Vandermeer J. H. The competitive structure of communities: an experimental approach with Protozoa//Ecology— 1969. Vol. 50. N. 3.

321. Vant—Hoff J. H. Vorlesungen uber theoretische und physikalische chemie.—Braunschweig: Vieweg.—1898.—136 p.
322. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accraiment//Corresp. Math. Phys.—1838.—N. 10.—P. 113—121.
323. Volterra V. Theorie mathematique de la lutte pour la vie.—Paris.—1931.—214 p.
324. Whittaker R. Dominance and diversity in land plant communities//Science.—1965.—Vol. 147.—P. 250—260.
325. Wit C. T. On the modelling of competitive phenomena/Dynamics of populations. Ed. P. J. den Boer, G. R. Gradwell.—Washington. 1971.
326. White E. G., Huffaker C. B. Regulatory processes and population cyclicity in laboratory populations of *Anagasta kuhniella*. 1. Competition for food and predation//Res. Pop. Ecol.—1969.—Vol. 11. P. 150—185.
327. Woodruff L. L. Observations on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusions//J. Exp. Zool.—1912. Vol. 12.—P. 205—264.
328. Yoon H., Klinzing G., Blanch H. W. Competition for mixed substrates by microbial populations//Biotech. Bioeng.—1977.—Vol. 19, N. 8.—P. 1193—1210.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Общее понятие о физике и химии биосферы	4
1.1. Биосфера	—
1.2. Особенности организации живых организмов	6
1.3. Химическая структура живого вещества	7
1.3.1. Углерод	—
1.3.2. Элементарный химический состав живого вещества	9
1.4. Биогеохимические круговороты элементов	11
1.4.1. Биогеохимические циклы углерода и кислорода	12
1.4.2. Круговорот азота	15
1.4.3. Круговорот фосфора	16
1.5. Использование энергии живыми организмами	18
1.5.1. Фотосинтез	20
1.5.2. Дыхание	24
1.6. Особенности протекания биохимических реакций. Принцип «узкого места»	25
1.7. Вещество и энергия в экосистемах	28
Глава 2. Экспериментальное и теоретическое изучение роста изолированной популяции	34
2.1. Простейшие уравнения роста популяции	—
2.2. Принцип Либиха	38
2.3. Формула Моно	39
2.4. Замкнутая система и хемостат	43
2.5. «Принцип минимума» и смена факторов, лимитирующих рост популяции	46
2.6. Потребление взаимозаменяемых компонентов питания	54
2.7. Влияние физических факторов среды на эколого-физиологические характеристики популяций	65
2.8. Эффект группы в регуляции плотности популяции	74
Глава 3. Конкурентные отношения в сообществах организмов одного трофического уровня	83
3.1. Принцип конкурентного исключения Вольтерра—Гаузе	—
3.2. Модели конкуренции за незаменимые компоненты питания	89
3.2.1. Модели Л-систем	—
3.2.2. Конкуренция двух видов за два ресурса питания	—
3.2.3. Конкуренция в проточной системе	102
3.2.4. Сравнение теории с результатами долговременных экспериментов по конкуренции	106
Глава 4. Система с взаимодействиями типа «хищник—жертва»	110
4.1. Элементарная система «хищник—жертва»	—
4.2. Влияние хищников на видовое разнообразие жертв при фиксированных пищевых связях	121
4.3. Модель экосистемы при гибкой пищевой стратегии хищников	125
Глава 5. Развитие и эволюция экосистем	131
5.1. Общие закономерности развития экосистем. Понятие о сукцессии	—

5.2. Периодические (сезонные) сукцессии	134
5.3. Многолетние сукцессии в биологических сообществах	140
5.3.1. Модель олиготрофно-эвтрофной сукцессии в водоеме	—
5.3.2. Сукцессия в экосистеме со смешанным питанием консументов. Парадокс обогащения	151
5.3.3. Изменения структуры экосистемы при повреждающем воздействии	158
5.4. Зависимость числа видов в биологических сообществах от температуры среды	161
5.5. Автоколебательные и автостохастические процессы в модельных экосистемах	165
5.5.1. Автоколебательный режим в замкнутой четырехвидовой экосистеме	—
5.5.2. Автостохастический режим в замкнутой четырехвидовой экосистеме	171
5.5.3. Дестохастизация системы со странным аттрактором посредством параметрического воздействия	182
5.6. Эволюция видов в экосистеме	185
Глава 6. Популяции с возрастной структурой	199
6.1. Экспериментальные исследования динамики популяций со сложным жизненным циклом	—
6.2. Простейшие модели популяции с учетом запаздывания	204
6.3. Динамические режимы в моделях популяций с запаздыванием	208
6.4. Система «ресурс—потребитель» с запаздыванием	218
6.5. Трофические системы с возрастным распределением	222
Глава 7. Распределенные экологические системы	231
7.1. Общие сведения о динамических процессах в распределенных экологических системах	—
7.2. Распространение фронта возмущения в популяции	233
7.3. Сигнальные явления в распределенных популяциях	238
7.4. «Пятнистые» структуры в биологических сообществах	246
Глава 8. Моделирование многовидовых экосистем	253
8.1. Видовое разнообразие сообществ	—
8.2. Статистическая механика вольтерровских систем	262
8.3. Кинетические уравнения для описания макродинамики многовидных экосистем	269
8.4. Кинетические уравнения для описания поведения многовидовых экосистем в пространстве	282
Глава 9. Физические модели экосистем	287
9.1. Микрокосмы	—
9.2. Водные макрокосмы	298
9.2.1. Установка ЭТЭКОС	299
9.2.2. Морские макрокосмы	304
Глава 10. Имитационные модели экосистем	313
10.1. Основные принципы построения имитационных моделей экосистем	—
10.2. Модель эвтрофирования водоема	315
10.2.1. Первичный анализ экспериментальных данных	316
10.2.2. Уравнения модели эвтрофирования озера	317
10.3. Модель водоема-охладителя	323
10.3.1. Комбинированное (синергическое) действие антропогенных факторов на динамику экосистем	330

10.3.2. Перенос радионуклидов в экосистеме водоема-охлади- теля АЭС	332
10.4. Учет пространственной структуры в имитационных моделях водных экосистем	337
10.5. Идентификация параметров экологических моделей	340
Список литературы	350

Монография

Алексеев Вячеслав Викторович
Крышев Иван Иванович
Сазыкина Татьяна Григорьевна

**ФИЗИЧЕСКОЕ И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ
МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ**

Редактор Н. Л. Гашина. Художник А. В. Васильев. Художественный редактор
Б. А. Бураков.

Технический редактор Н. Ф. Грачева. Корректор И. А. Динабург.

Н/К

Сдано в набор 16.03.92. Подписано в печать 28.07.92 г. Формат 60 × 90^{1/16}. Бумага офсетная.
Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 23,0. Кр.-отт. 23,0. Уч. изд. л. 24,73.
Тираж 310 экз. Индекс МОЛ-78. Заказ № 57. Заказное.
Гидрометеиздат. 199397. Санкт-Петербург, ул. Беринга, д. 38.

Типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени ГПО «Техническая книга» Минин-
формпечати РФ.

190000, г. Санкт-Петербург, Прачечный переулок, 6.