

Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ

**БИОФИЗИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА
ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ**

Часть 2

УЧЕБНИК ДЛЯ БАКАЛАВРИАТА И МАГИСТРАТУРЫ

2-е издание, исправленное и дополненное

**Книга доступна в электронной библиотечной системе
biblio-online.ru**

Москва ■ Юрайт ■ 2016

УДК 577.3(075.8)

ББК 28.071я73

Р49

Авторы:

Ризниченко Галина Юрьевна — профессор, доктор физико-математических наук, профессор кафедры биофизики биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

Рубин Андрей Борисович — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биофизики биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, член-корреспондент Российской академии наук.

Ризниченко, Г. Ю.

Р49

Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов. В 2 ч. Часть 2 : учебник для бакалавриата и магистратуры / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. — 2-е изд., испр. и доп. — М. : Издательство Юрайт, 2016. — 211 с. — Серия : Университеты России.

ISBN 978-5-9916-8203-9 (ч. 2)

ISBN 978-5-9916-8197-1

Серия «Университеты России» позволит высшим учебным заведениям нашей страны использовать в образовательном процессе учебники и учебные пособия по различным дисциплинам, подготовленные преподавателями лучших университетов России и впервые опубликованные в издательствах университетов. Все представленные в этой серии учебники прошли экспертную оценку учебно-методического отдела издательства и публикуются в оригинальной редакции.

Издание состоит из двух частей. В первой части рассмотрены основные проблемы моделирования продукционных процессов, модели роста и развития отдельной популяции, взаимодействия двух популяций и биологических сообществ, во второй — продукционные процессы в водных экосистемах, модели культивирования микроорганизмов, продукционного процесса растений, а также теории роста человечества.

В учебнике обсуждаются основные биофизические закономерности и математические модели биологических продукционных процессов. Особое внимание уделено изучению закономерностей пространственно-временной самоорганизации продукционных систем. На данный момент ряд статистических данных, приводимых в учебнике, устарели. Однако это существенно не влияет на процесс обучения и произошедшие изменения при необходимости могут быть учтены преподавателями.

Для студентов и аспирантов биологических направлений и специальностей, а также для специалистов, использующих кинетические модели продукционного процесса в научной и практической работе.

УДК 577.3(075.8)

ББК 28.071я73



Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав. Правовую поддержку издательства обеспечивает юридическая компания «Дельфи».

ISBN 978-5-9916-8203-9 (ч. 2)

ISBN 978-5-9916-8197-1

© Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б., 2004

© Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б., 2016,
с изменениями

© ООО «Издательство Юрайт», 2016

Оглавление

Глава 5. Продукционные процессы в водных экосистемах.....	4
5.1. Описание обменных процессов в водной среде	5
5.2. Модель планктонного сообщества пелагиали Белого моря.....	12
5.3. Пространственно-временные закономерности динамики фитопланктона	16
5.4. Управление видовой структурой планктонного сообщества	25
5.5. Роль гидродинамических процессов в динамике планктонных сообществ	40
5.6. Круговорот вещества и энергии в озерных экосистемах	49
5.7. Динамика рыбного стада.....	55
5.8. Имитационная модель Азовского моря.....	63
Глава 6. Модели культивирования микроорганизмов	78
6.1. Непрерывная культура микроорганизмов. Модель Моно	79
6.2. Роль процесса отмирания и лизиса.....	91
6.3. Микроэволюционные процессы в микробных популяциях.....	101
6.4. Возрастные распределения микроорганизмов.....	111
6.5. Связь биохимической структуры метаболизма микроорганизмов и кинетики роста микробной популяции	119
6.6. Оптимальное управление процессами культивирования микроорганизмов	129
Глава 7. Модели продукционного процесса растений	143
7.1. Общая модель прироста биомассы.....	146
7.2. Метаболизм и распределение ассимилятов.....	151
7.3. Фотосинтез и дыхание.....	155
7.4. Примеры функциональных моделей сельскохозяйственных культур.....	164
Глава 8. Теории роста человечества	175
8.1. Динамика численности народонаселения. Демографический переход.....	176
8.2. Гиперболический рост. Модель С. П. Капицы.....	187
8.3. Комплексные модели роста человечества. Пределы роста.....	199
8.4. Простые и сложные модели. Типы динамического поведения... 208	

ГЛАВА 5

Продукционные процессы в водных экосистемах

Водные системы являются удобным объектом для моделирования, прежде всего, потому, что водная среда относительно гомогенна, ее легче изучать и моделировать.

Водные системы дают людям, животным, сельскому хозяйству и промышленности жизненно необходимый ресурс — воду. Океаны, моря, реки, озера обеспечивают в разных странах от 20 до 80% потребности людей в белковой пище. Однако качество воды в водоемах и их продуктивность часто неожиданно резко падает. Это связано, в первую очередь, с тем, что водоемы традиционно использовались людьми в качестве удобных и бесплатных систем по переработке отходов, что привело к их значительному загрязнению, нарушению естественных биологических и химических процессов. При этом водные системы, в силу своей однородности, гораздо более уязвимы по отношению к техногенным воздействиям, чем сухопутные.

В настоящее время планирование любого водохозяйственного мероприятия сопровождается и предваряется построением математической модели водной системы. Построение такой модели как инструмента планирования позволяет дать качественную оценку влияния реализации различных проектов на состояние окружающей среды. Моделирование дает также возможность оценивать чувствительность экосистем к разного рода воздействиям и выявлять ключевые процессы в экосистемах, определяющих их развитие.

Кроме того, разработка модели стимулирует упорядочивание и классификацию уже имеющейся информации об объекте, приводит к необходимости планировать систему сбора данных и позволяет давать содержательную интерпретацию физических, химических и биологических данных.

Математическая модель помогает разработать оптимальную стратегию управления водными системами, в том числе рыбным хозяй-

5.1. ОПИСАНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

ством. Дело в том, что наряду с ухудшением качества воды причиной падения продуктивности водоемов являются систематические переловы. Перелов в биологическом смысле приводит к такому состоянию рыбного стада, когда воспроизводительная способность популяции не может компенсировать убыль в результате вылова. Перелов в экономическом смысле — состояние стада, когда его поголовье сокращается настолько, что промысел становится нерентабельным. В настоящее время в связи с высоким уровнем развития техники промысла биологический перелов, как правило, предшествует экономическому.

Решение задачи оптимизации систематического лова рыбы восходит к работам Баранова (1918). Представив коэффициент общей смертности в виде суммы коэффициентов естественной и промысловой гибели в формуле численности рыбного стада, Баранов оценил величину улова и смог подойти к постановке задачи оптимального вылова. Значительный шаг в решении этой задачи сделали Риккер (1958) и Бивертон, Холт (1957), связавшие модели с конкретным статистическим материалом рыбоводства и ихтиологии и предложившие методики решения некоторых задач управления.

Особенно большой вклад в моделирование рыбных популяций внес В. В. Меншуткин (1971), который представил схему взаимодействий элементов системы как контур с обратными связями (рис. 5.1).

Такая система может обладать устойчивым стационарным состоянием или, как мы видели в разделе 2.2, в ней могут возникать автоколебания. Подобные схемы были положены в основу построения и изучения рыбного стада многих озер и морей.

В настоящей главе остановимся на некоторых общих моментах моделирования биологических продукционных процессов, происходящих в водной среде. Рассмотрим упрощенные качественные модели планктонных сообществ и более детализированные модели, описывающие динамику численности (биомассы) гидробионтов в конкретных водоемах.

5.1. Описание обменных процессов в водной среде

В основу отечественных моделей водных (в частности, морских) экосистем легли работы основоположника российской математической экологии Алексея Андреевича Ляпунова по моделированию экосистемы пелагиали тропических вод океана. Модель была разработана А. А. Ляпуновым совместно с сотрудниками Института океанологии АН СССР для 44-го рейса исследовательского океанологического судна

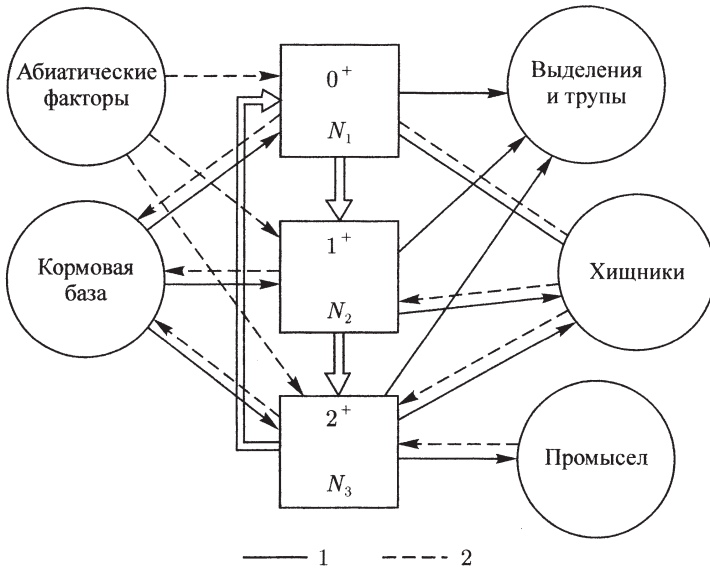


Рис. 5.1. Блок-схема популяции промысловой рыбы. Двойные стрелки — внутренние связи популяции: 1 — энергетические связи; 2 — информационные связи

«Витязь», задача которого состояла в изучении биологической продуктивности пелагиали тропических вод океана в соответствии с международной биологической программой (Ляпунов, 1972; Виноградов, 1968).

Модель построена в предположении единообразия обменных процессов в водной среде и представляет собой систему дифференциальных уравнений. Основные представления о характере протекающих процессов легли в основу большого числа дальнейших моделей, описывающих конкретные водные экосистемы. На некоторых из них мы остановимся ниже.

В качестве компонент биогеоценоза пелагиали тропических вод были выделены следующие.

Солнечный свет — его объемная плотность L .

Усвояемый азот — его концентрация C_N .

Усвояемый фосфор — его концентрация C_P .

Фитопланктон — его концентрация φ_1 .

5.1. ОПИСАНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Зоопланктон — его концентрация φ_2 .

Детрит — его концентрация ψ .

Предполагалось, что другие биогенные вещества находятся в избытке и не играют лимитирующей роли. В некоторых случаях это предположение оказывается неправомерным.

Рассмотрим основные обменные процессы, протекающие в толще воды.

- Поглощение света водой и взвешенными в ней телами.
- Фотосинтез, осуществляемый фитопланктоном с использованием солнечной энергии и биогенных элементов. При этом интенсивность процесса биосинтеза определяется по принципу минимума (см. раздел 4.7).
- Поедание фитопланктона зоопланктоном.
- Каннибализм зоопланктона.
- Поедание детрита зоопланктоном.
- Размножение зоопланктона по схеме Вольтерра.
- Отмирание зоопланктона и фитопланктона. Производство детрита зоопланктоном (трупы и экскременты).
- Растворение детрита с образованием биогенных элементов.
- Гравитационное оседание фитопланктона и детрита.
- Собственное движение зоопланктона.
- Диффузия всех составляющих, вызванная турбулентностью океанических вод.

В первом варианте изучаемой модели было выдвинуто предположение о том, что в горизонтальных плоскостях процесс разворачивается единообразно. Движение океанических вод, кроме турбулентности, во внимание не принималось.

Относительно каждой из компонент биогеоценоза были сделаны следующие допущения.

Солнечный свет (L) поглощается водой, фитопланктоном, зоопланктоном и детритом (коэффициенты соответственно a , a_1 , a_2 , a_3).

Свет принимает участие в фотосинтезе (коэффициент интенсивности фотосинтеза A).

Азот (C_N) расходуется при биосинтезе фитопланктона. Предполагается, что суммарная интенсивность биосинтеза всегда пропорциональна интенсивности фотосинтеза (коэффициент расхода азота h_N). Азот выделяется при разложении детрита (коэффициент ν_N), а также подвергается диффузии, которая всецело вызвана турбулентностью (коэффициент диффузии Δ).

Фосфор (C_P) участвует в тех же процессах, что и азот (коэффициенты h_P , ν_P , Δ).

Фитопланктон (φ_1) увеличивает свою биомассу (соответственно концентрацию) в процессе фотосинтеза (коэффициент α). Он поедается зоопланктоном по «бимолекулярной» схеме (коэффициент β) и подвергается гравитационному оседанию (коэффициент конвекции переноса вместе с водой ω_1 , коэффициент турбулентной диффузии Δ).

Зоопланктон (φ_2) размножается по схеме Вольтерра. При этом он поедает фитопланктон, сам себя (канныализм), а также детрит (коэффициенты γ_1 , γ_2 , γ_3). Зоопланктон отмирает пропорционально своей концентрации в доле ε , подвергается диффузии с коэффициентом $\Delta^* > \Delta$, так как он обладает собственными движениями, которые можно причислить к диффузии, кроме того, испытывает влияние турбулентной диффузии.

Наконец, зоопланктон совершает суточные миграции колебательного характера, в ночное время он поднимается, в дневное — опускается. Для разных слоев зоопланктона амплитуды миграции различны. В модели делается упрощающее предположение, что скорость конвекционного движения зоопланктона $\omega = \text{const}$.

Детрит (ψ) образуется при отмирании зоопланктона (коэффициент ν) и растворяется (коэффициент μ). Он также образуется из экскрементов зоопланктона в количестве, пропорциональном съеденной зоопланктоном пище, в виде фитопланктона, зоопланктона и детрита (коэффициенты θ_1 , θ_2 , θ_3). Детрит гравитационно оседает с коэффициентом ω_3 и подвергается турбулентной диффузии с коэффициентом Δ .

Для определения суммарной интенсивности фотосинтеза (биосинтеза) применим подход, изложенный в гл. 4. В биосинтезе участвуют солнечная энергия, а также ряд веществ, например, N, P, CO₂, Ca, S. Из эксперимента известно, что лимитирующую роль для процесса биосинтеза могут играть только азот, фосфор и световая энергия, так как остальные компоненты в тропических водах океана находятся в избытке. При этом нужно ввести коэффициенты, характеризующие ис-

5.1. ОПИСАНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

пользование лимитирующих веществ и световой энергии для синтеза единицы биомассы. Реальная интенсивность синтеза определяется лимитирующим фактором, т. е. той компонентой, которая обеспечивает наименьшую интенсивность синтеза.

Таким образом, существуют такие коэффициенты l , g_N , g_P , что $A = \min(lL, g_N C_N, g_P C_P)$. Теперь можно записать систему уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\partial L}{\partial x} &= -L(a + a_1\varphi_1 + a_2\varphi_2 + a_3\varphi_3), \\ \frac{\partial C_N}{\partial t} &= -h_N A\varphi_1 + \nu_N\psi + \frac{\partial}{\partial x} \left(\Delta \frac{\partial C_N}{\partial x} \right), \\ \frac{\partial C_P}{\partial t} &= -h_P A\varphi_1 + \nu_P\psi + \frac{\partial}{\partial x} \left(\Delta \frac{\partial C_P}{\partial x} \right), \\ \frac{\partial \varphi_1}{\partial t} &= \alpha A\varphi + \beta\varphi_1\varphi_2 + \frac{\partial}{\partial x} \left(\Delta \frac{\partial \varphi_1}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (\omega_1\varphi_1), \\ \frac{\partial \varphi_2}{\partial t} &= \gamma_1\varphi_1\varphi_2 - \gamma_2\varphi_2^2 + \gamma_3\varphi_2\psi - \varepsilon\varphi_2 + \frac{\partial}{\partial x} \left(\Delta^* \frac{\partial \varphi_2}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (\omega_2\varphi_2), \\ \frac{\partial \psi}{\partial t} &= \nu\varphi_2 - \mu\psi + \theta_1\varphi_1\varphi_2 + \theta_2\varphi_2^2 - \theta_3\varphi_2\psi + \frac{\partial}{\partial x} \left(\Delta \frac{\partial \psi}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (\omega_3\psi). \end{aligned} \tag{5.1.1}$$

Знак минус перед членом $\gamma_2\varphi_2^2$ в уравнении для φ_2 соответствует тому, что каннибализм меняет его массу за счет формирования детрита из зоопланктона.

Сформулируем краевые условия для этой системы уравнений. Решение ищем в полосе $t > 0$, $\chi < x < 0$, где χ — нижняя граница изучаемого слоя.

При $x = 0$ должна быть задана величина $L(0, t)$. Кроме того, следует считать, что

$$\left. \frac{\partial C_N}{\partial x} \right|_{0,t} = \frac{\partial C_P}{\partial x} = \frac{\partial \varphi_1}{\partial x} = \frac{\partial \varphi_2}{\partial x} = \frac{\partial \psi}{\partial x} = 0.$$

При $x = \chi$ должны быть заданы величины $\frac{\partial C_N}{\partial x}$, $\frac{\partial C_P}{\partial x}$, $\frac{\partial \varphi_1}{\partial x}$, $\frac{\partial \varphi_2}{\partial x}$, $\frac{\partial \psi}{\partial x}$.

При $t = 0$ должны быть заданы начальные концентрации $C_N(x, 0)$, $C_P(x, 0)$, $\varphi_1(x, 0)$, $\varphi_2(x, 0)$, $\psi(x, 0)$.

Описанная выше модель сопоставлялась с экспериментальными результатами, полученными во время рейсов 1978–1986 гг. научно-ис-

следовательского судна «Витязь». Можно отметить три основных пункта, в которых обнаружилось расхождение между гипотезами, лежащими в основе этой модели, и тем, что наблюдается в действительности.

1. Пренебрежение собственными движениями океанических вод следует считать недопустимым. Океанические воды состоят из ряда слоев, которые движутся поступательно в разных направлениях, что оказывает серьезное влияние на обменные процессы в системе.

2. Предположение о том, что в горизонтальных слоях процесс разветвляется единообразно, далеко от действительности. Имеются «сгустки жизни» и области, в которых жизнь сильно разрежена.

3. Обменные процессы учтены в модели достаточно полно, однако необходимо считаться с тем, что минерализация детрита осуществляется бактериями. В таком случае нужно ввести в модель еще одну составляющую — бактерии. При этом агрегаты достаточно больших размеров, составленные из бактерий, сами могут служить пищей зоопланктону.

При конкретизации модели приходится учитывать известные из экспериментов и наблюдений сведения о параметрах системы и о виде функций взаимодействия компонентов биогеоценоза. Поскольку относительно входящих в уравнения (5.1.1) параметрах известно очень мало, для описания некоторых величин приходится использовать эмпирические формулы.

Например, известно, что скорость фотосинтеза на глубине z зависит от температуры воды t_z^0 , концентрации биогенов u_z и биомассы фитопланктона. При этом $\partial p/\partial z \rightarrow 0$, когда $u_z \rightarrow 0$ и $\partial p/\partial z \rightarrow \text{const}$ с возрастанием u_z . Известно также, что скорость фотосинтеза как функция освещенности имеет один максимум при некотором оптимальном значении E_{max} , убывая при увеличении и уменьшении освещенности от этого критического значения. Максимум фотосинтеза в тропических широтах в разные сезоны года располагается, как правило, на глубинах 10–30 м, в редких случаях (в открытых районах при повышенной прозрачности воды) он может наблюдаться на глубине ниже 30 м.

Анализируя наблюдающиеся в реальных условиях зависимости от интенсивности фотосинтеза от различных гидрологических, абиотических и биотических факторов, можно принять следующую приближенную формулу для описания фотосинтеза на глубине z (рис. 5.2):

$$A_z = K_0(t_z^0, t)K_t(1' - 10^{-\gamma P})(1 - 10^{-dn})^\theta, \quad (5.1.2)$$

где

$$K_t = \frac{A_{\text{max}}}{E_{\text{max}}} E \cdot 10^{m(1-E/E_{\text{max}})},$$

5.1. ОПИСАНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

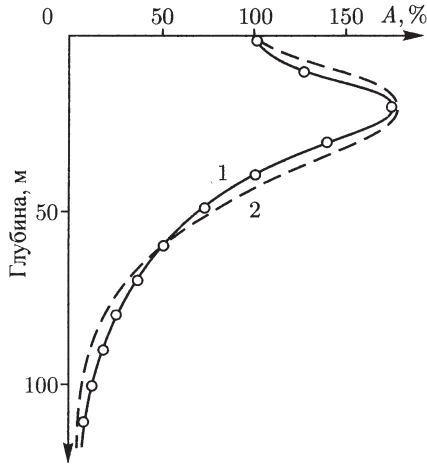


Рис. 5.2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от вертикальной координаты: 1 — данные полевых наблюдений; 2 — модельная кривая (Крапивин, 1978)

K_t — коэффициент пропорциональности; $K_0(t_z^0, t)$ — функция, характеризующая зависимость скорости фотосинтеза от температуры воды и времени; A_{\max} — ассимиляционное число в области максимального фотосинтеза (прирост на единицу веса фитопланктонных организмов); m, γ, d, θ — константы.

Согласно многочисленным экспериментальным данным, ассимиляционное число тропического фитопланктона в области максимального фотосинтеза в среднем составляет около 11–12 мгС/ч. При этом световое насыщение в экваториальных районах Атлантического океана достигается при 9 кал/см²ч.

Таким образом, вместо величины A в формулах (5.1.2) для более точного соответствия приходится использовать величину фотосинтетической продукции фитопланктона, вычисленную в соответствии с системой уравнений (5.1.1).

Также пришлось конкретизировать функции рациона зоопланктона, причем весь зоопланктон разбить на несколько групп видов, образующих трофическую пирамиду. Гидрологические факторы также оказываются очень важными, в некоторых районах необходимо учитывать явление апвеллинга (вертикальных течений) или существование термоклина.

Полная модель требует включения все больших подробностей и становится с трудом обозримой. Ясно, что степень детализации должна определяться как особенностями объекта, так и целью моделирования. Именно концептуальная схема, а не возможности компьютеров, определяют в настоящее время, как правило, ценность модели. Ниже мы остановимся на некоторых моделях водных систем различной степени сложности и тех теоретических и практических вопросах, которые можно решать с помощью динамических моделей.

5.2. Модель планктонного сообщества пелагиали Белого моря

Одной из первых эффективных моделей водных биогеоценозов была модель планктонного сообщества пелагиали Белого моря, построенная В. В. Алексеевым с соавторами (1973) на базе экспериментальных данных, полученных на кафедре гидробиологии биологического факультета МГУ. Несмотря на простоту модели, с ее помощью удалось описать характерные черты сезонной динамики численности фитопланктона в этой относительно бедной экосистеме.

Как в любом водоеме, режим развития фито- и зоопланктона в Белом море определяется, с одной стороны, интенсивностью освещения, с другой — гидрологическим режимом, определяющим приток биогенных элементов. Белое море расположено на широте Полярного круга, поэтому изменение средней интенсивности освещенности можно описать формулой

$$a[1 - \sin(\omega t + \varphi_0)],$$

где ω — частота обращения Земли вокруг Солнца, а величина фазы φ_0 обеспечивает максимальное значение этой функции в момент летнего солнцестояния.

Гидрологический режим Белого моря зависит от вторгающихся через Горло волн океанического прилива. Турбулентный обмен, вызываемый наличием градиентов в поле скоростей, приводит к миграции биогенов в толще воды. В зимнее время происходит вертикальное перемешивание, и биогенные элементы поступают в верхний, трофогенный слой воды Белого моря, расположенный выше скачка градиента температуры. В летнее время этот слой перемешивается с нижележащими слоями. Поэтому динамика биогенных элементов здесь прямо оказывается связанной с биологической активностью фитопланктона.

5.2. Модель планктонного сообщества Белого моря

В период «весенней» вспышки фитопланктона содержание биогенных элементов в воде падает до минимума, а затем вновь повышается вследствие разложения образованного в ходе фотосинтеза органического вещества. Только в период осеннего вертикального перемешивания слоев происходит новое поступление минеральных компонентов из глубин в поверхностные слои. Однако фосфаты и нитриты не восстанавливаются полностью даже в период их зимнего максимума. В результате в течение всего года наблюдается пониженное содержание биогенных элементов.

В период вегетативного сезона верхние слои воды оказываются практически изолированными от влияния подстилающих их вод. Это позволяет при конструировании модели принять допущение, что лимитирующий развитие фитопланктона фактор, находящийся в экологическом минимуме, в течение сезона остается постоянным. Таким фактором для фитопланктона Белого моря является азот (Федоров и др., 1970). В модели концентрация всех форм азота принимается постоянной для всего периода вегетации фитопланктонных организмов.

Простейшая трофическая схема планктонного сообщества состоит всего из трех компонентов: фитопланктона (содержание азота M_1); зоопланктона (содержание азота M_2) и неорганического азота M_0 .

Поскольку концентрации живых организмов и биогенных элементов в Белом море очень низки, можно пренебречь факторами насыщения и считать, что взаимодействие компонентов происходит согласно простейшей схеме Вольтерра.

Система уравнений, определяющая динамику биомасс фито- и зоопланктона в Белом море, выглядит тогда следующим образом:

$$\begin{aligned}\frac{dM_1}{dt} &= -\varepsilon_1 M_1 + \beta M_0 M_2 - \gamma_1 M_1 M_2, \\ \frac{dM_2}{dt} &= -\varepsilon_2 M_2 + \gamma_2 M_1 M_2.\end{aligned}\tag{5.2.1}$$

Так как суммарная концентрация вещества, находящегося в экологическом минимуме, постоянна, третье уравнение, замыкающее систему, может быть записано в виде закона сохранения:

$$M_1 + M_2 + M_0 = M.\tag{5.2.2}$$

В уравнениях (5.2.1) $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ — коэффициенты естественной смертности соответственно фито- и зоопланктона, γ_1 — коэффициент потребления фитопланктона зоопланктоном, а γ_2 — коэффициент усвоения

пищи зоопланктоном. Все эти коэффициенты можно считать слабо зависящими от внешних условий. Величина β , как мы указывали выше, определяется интенсивностью фотосинтеза:

$$\beta = a[1 - \sin(2\pi t/365\varphi_0)], \quad (5.2.3)$$

где $a = \text{const}$ определяет характер лета и меняется от сезона к сезону.

В гл. 4 уже исследовали системы, подобные (5.2.2), и видели, что при $\beta = \text{const}$ динамика изменений компонент в таких системах представляет собой затухающие колебания.

В модели с переменным β затухание будет более интенсивно, чем в модели с постоянными коэффициентами, так как через некоторое время после начала фотосинтеза коэффициент β начинает уменьшаться и падает до нуля. С учетом (5.2.2), (5.2.3), можно записать систему уравнений, описывающую динамику биомассы фито- и зоопланктона:

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= [aM(1 - \sin(2\pi t/365 + \varphi_0)) - \varepsilon_1]M_1 - \\ &\quad - [\gamma_1 + a(1 - \sin(2\pi t/365 + \varphi_0))]M_1M_2 - \\ &\quad - a(1 - \sin(2\pi t/365 + \varphi_0))M_1^2, \\ \frac{dM_2}{dt} &= -\varepsilon_2M_2 + \gamma_2M_1M_2. \end{aligned} \quad (5.2.4)$$

Для определения коэффициентов системы использовали данные наблюдений за биомассой фито- и зоопланктона, полученные на кафедре гидробиологии биологического ф-та МГУ в 1970 г. на горизонтах 0,5; 2,5; 5; 10 м в Кандалакшском заливе и затем проинтегрированные по десятиметровому слою (Алексеев и др., 1974). Результаты приведены на рис. 5.3.

Динамика модельных переменных хорошо соответствует экспериментальным данным по фитопланктону, но недостаточно удовлетворительна по зоопланктону.

Разделение фракции зоопланктона на фитофагов и зоофагов, т. е. рассмотрение трех трофических уровней, дает хорошее совпадение с экспериментальными данными для фитофагов, но плохое — для зоофагов. Для достаточно полного описания динамики численности всего зоопланктона оказывается необходимым введение в модель эврифагов, т. е. животных, поедающих как фито-, так и зоофагов.

В модели также была сделана попытка учесть вертикальное распределение планктона путем введения гидродинамических потоков.

5.2. Модель планктонного сообщества Белого моря

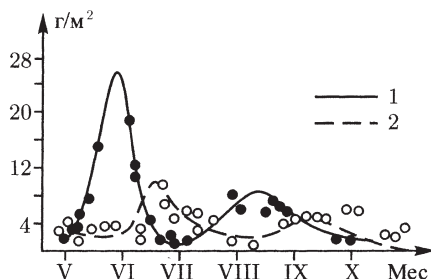


Рис. 5.3. Изменение биомассы фитопланктона (1) и зоопланктона (2) с течением времени в модели биогеоценоза Белого моря (Алексеев, 1976); точки — эксперимент (Степанкова, цит.: Романовский и др., 1985)

Это оправдано, поскольку в Белом море планктон представлен в основном немигрирующими видами.

С учетом турбулентного перемешивания уравнения (5.2.1) примут вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_1}{\partial t} &= D\Delta\rho_1 - \varepsilon_1\rho_1 - \gamma_1\rho_1\rho_2 + \beta\rho_1(\rho - \rho_1 - \rho_2), \\ \frac{\partial \rho_2}{\partial t} &= D\Delta\rho_2 - \varepsilon_2\rho_2 + \gamma_2\rho_1\rho_2, \\ \frac{\partial \rho}{\partial t} &= D\Delta\rho, \end{aligned} \quad (5.2.5)$$

где ρ_1 и ρ_2 — плотности популяций фитопланктона и зоопланктона, а ρ — количество биогенных элементов, нормированных на лимитирующий элемент в фитопланктоне, зоопланктоне и воде. Коэффициент β зависит от интенсивности освещенности и поэтому экспоненциально убывает с глубиной z :

$$\rho = ae^{-\alpha z}(1 - \sin(\omega t + \varphi)),$$

α определялась из натуральных наблюдений. Коэффициент вертикального турбулентного перемешивания D предполагался постоянным. Его величина определялась на основании данных измерений по изменению температуры с глубиной, которые проводились на тех же горизонтах, что и взятие проб фитопланктона и зоопланктона. $D = 5\text{ м}^2/\text{сут}$ (Конопля, 1973).

Если предположить, что в верхнем слое воды происходит равномерное перемешивание и верхний слой слабо связан турбулентным обменом с нижним слоем, то можно положить: $\partial\rho/\partial t$. Отсюда следует:

$$\rho = M_0 z + M,$$

где M_0 и M — постоянные величины, т. е. мы пренебрегли выносом биогенных элементов с «дождем трупов». Окончательно имеем систему уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\partial\rho_1}{\partial t} &= D \frac{\partial^2\rho_1}{\partial z^2} + [ae^{-\alpha z} M(1 - \sin(\omega t + \varphi)) - \varepsilon_1]\rho_1 - \\ &\quad - [\gamma_1 + ae^{-\alpha z}(1 - \sin(\omega t + \varphi))]\rho_1\rho_2 - ae^{-\alpha z}(1 - \sin(\omega t + \varphi))\rho_1^2, \\ \frac{\partial\rho_2}{\partial t} &= D \frac{\partial^2\rho_2}{\partial z^2} - \varepsilon_2\rho_2 + \gamma_2\rho_1\rho_2. \end{aligned} \tag{5.2.6}$$

На рис. 5.4 приведены результаты численного решения системы для разных глубин. Точками отмечены данные наблюдений.

Можно говорить о качественном соответствии расчетов с натурными данными. Пунктиром обозначены кривые, соответствующие отсутствию турбулентного переноса. В этом случае пики на кривых оказываются более узкими и сильно смещаются с глубиной. Перемешивание обеспечивает почти синхронное положение пиков фитопланктона на разных глубинах.

Исследование описанной выше предельно простой модели имеет большое методическое значение. Оно показало принципиальную плодотворность описания морского биоценоза с помощью подхода Вольтерра и в то же время необходимость более детального учета структуры трофических уровней и других особенностей экосистемы.

Более поздние, имеющие практическую целенаправленность модели гораздо более сложны в исследовании, однако способны полнее описать (и предсказать при изменении условий) динамику численности видов в конкретных водоемах.

5.3. Пространственно-временные закономерности динамики фитопланктона

В описанной выше модели планктонного сообщества Белого моря не рассматривались некоторые закономерности динамики фитопланктона, которые, по-видимому, играют особую роль в устойчивости сообществ этих исключительно важных для биосферы в целом организмов.

5.3. Пространственно-временные закономерности динамик

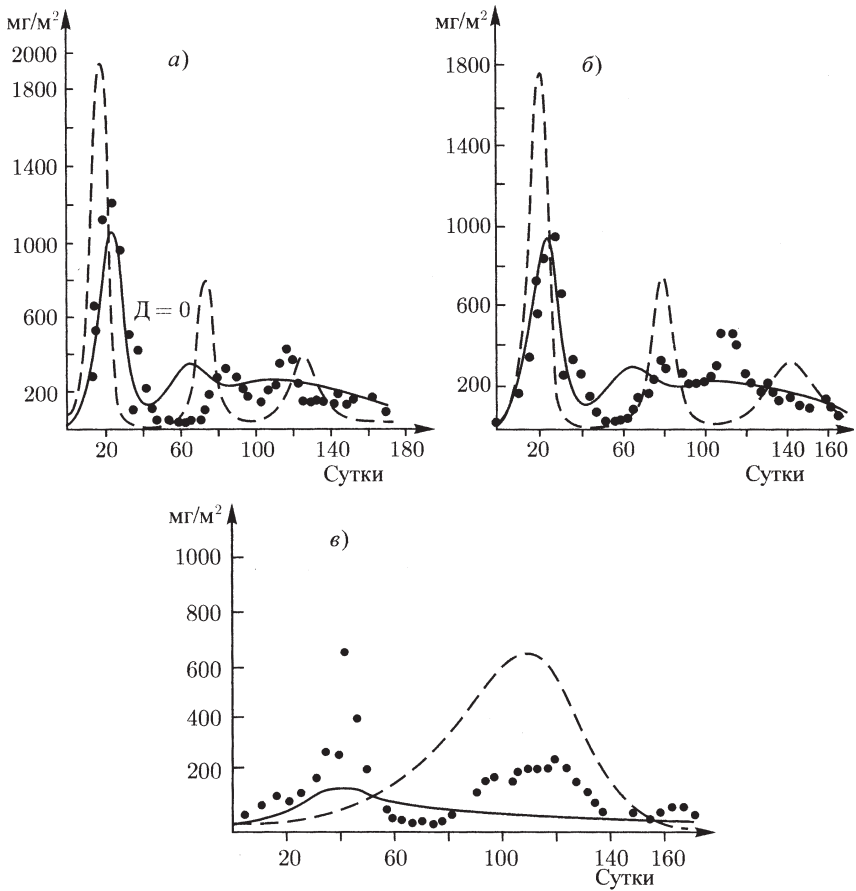


Рис. 5.4. Результаты решения системы (5.2.6) для разных глубин: а — 0,5 м; б — 2,5 м; в — 5 м. Точки — натурные данные. Пунктирные кривые соответствуют отсутствию перемешивания (Алексеев, 1976)

К числу таких закономерностей относятся неравномерность пространственного распределения фитопланктона (пятнистость), временная периодичность в его динамике, не объяснимая климатическими факторами, и устойчивость видового разнообразия (парадокс планктона).

Все эти процессы удается объяснить, если учесть в моделях возможность актокринного (с помощью метаболитов) регулирования и процессы горизонтального переноса (Домбровский, Маркман, 1983). Рассмотрим предложенную авторами модель более подробно. На ее примере видно, как использование методов качественной теории дифференциальных уравнений позволяет в рамках разумных биологических предположений качественно объяснить наблюдаемые в природе явления.

Установлено, что в результате нормальной физиологической экскреции фитопланктон выделяет ряд органических веществ, ингибирующих рост особей того или другого вида (Хайлов, 1970). Химическая регуляция популяционных процессов в водной среде осуществляется посредством антибиотиков, витаминов группы В, других органических веществ. Некоторые из этих веществ могут влиять на проницаемость клеточных мембран, изменяя в ту или другую сторону скорость потребления питательных веществ организмами фитопланктона и тем самым регулируя их скорость роста (Шварц, 1976; Иост, 1975).

Рассмотрим простейшую модель динамики в пространстве и во времени биомассы одного вида фитопланктона (концентрация $x(r, t)$), рост которого лимитируется одним питательным веществом s (концентрация $s(r, t)$).

Система уравнений, описывающая процессы размножения, гибели и диффузии по градиенту концентраций, имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x(r, t)}{\partial t} &= x(r, t)[\alpha s(r, t) - \delta] + D_x \frac{\partial^2 x(r, t)}{\partial z^2}, \\ \frac{\partial s(r, t)}{\partial t} &= -\alpha x(r, t)s(r, t) + c(r, t) + D_s \frac{\partial^2 s(r, t)}{\partial z^2}. \end{aligned} \quad (5.3.1)$$

Здесь α — удельная скорость роста биомассы; δ — удельная смертность; $c(r, t)$ — скорость поступления биогенов; D_x, D_s — коэффициенты диффузии фитопланктона и биогенов соответственно.

Наружное гормональное регулирование в модели можно учесть, введя еще одно уравнение для концентрации метаболита M . Естественно считать, что интенсивность выделения этого метаболита в среду пропорциональна биомассе фитопланктона:

$$\frac{\partial M(r, t)}{\partial t} = \beta x(r, t) - \varepsilon M(r, t) + D_M \frac{\partial^2 M(r, t)}{\partial r^2}. \quad (5.3.2)$$

Здесь β — коэффициент экскреции, ε — коэффициент распада метаболита, D_M — коэффициент диффузии метаболита.

5.3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИК

Пусть скорость роста фитопланктона линейно зависит от концентрации метаболита:

$$\alpha = \alpha_0 + \gamma M,$$

где α_0 — скорость роста в отсутствие метаболита, γ — параметр воздействия ($\gamma > 0$ соответствует стимулирующему, $\gamma < 0$ — угнетающему воздействию).

В системе (5.3.1, 5.3.2) при $\gamma = 0$ первые два уравнения отделяются. Величины x и s в этом случае независимо от начальных условий и параметров стремятся к однородному по пространству стационарному распределению.

Учет влияния метаболита существенно осложняет картину. Возникают неоднородные в пространстве решения (диссипативные структуры), которые имитируют существование устойчивых областей с повышенной плотностью (пятнистость распределения планктона).

Перейдем к безразмерным переменным по формулам:

$$x = \frac{x'c}{\delta}, \quad s = \frac{s'c}{\delta}, \quad M = \frac{M'c}{\delta}, \quad t = \frac{t'c}{\delta s}, \quad r = \rho \left(\frac{DM}{\delta} \right)^{1/2} \quad (5.3.3)$$

(далее штрихи опускаем). Система (5.3.1, 5.3.2) в безразмерных переменных запишется в виде:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= x[(a + pM)s - 1] + d_1 \frac{\partial^2 x}{\partial \rho^2}, \\ \frac{\partial s}{\partial t} &= -x[(a + pM)s + 1] + d_2 \frac{\partial^2 s}{\partial \rho^2}, \\ \frac{\partial M}{\partial t} &= bx - lM + \frac{\partial^2 M}{\partial \rho^2}, \end{aligned} \quad (5.3.4)$$

где

$$a = \frac{\alpha_0 c}{\delta^2}, \quad \rho = \frac{\gamma c^2}{\delta^2}, \quad b = \frac{\beta}{\delta}, \quad l = \frac{\varepsilon}{\delta}, \quad d_1 = \frac{D_x}{DM}, \quad d_2 = \frac{D_s}{DM}.$$

В первую очередь исследуем точечную систему, отбросив диффузионные члены:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(a + \rho M)s - x, \\ \frac{ds}{dt} &= -x(a + \rho M)s + 1, \\ \frac{dM}{dt} &= bx - lM. \end{aligned} \quad (5.3.5)$$

Она имеет единственное стационарное решение:

$$x_0 = 1, \quad s_0 = (a + \rho b/l)^{-1}, \quad M_0 = b/l. \quad (5.3.6)$$

Характеристическое уравнение для линеаризованной системы имеет вид:

$$\lambda^3 + (\mu + l)\lambda^2 + \left[\mu(1 + l) - l + \frac{al}{\mu} \right] \lambda + l\mu = 0, \quad (5.3.7)$$

$$\mu = a + \frac{\rho b}{l}.$$

При μ , близких к нулю, вещественные части $\text{Re } \lambda_i$ ($i = 1, 2, 3$) всех корней уравнения (5.3.7) отрицательны и стационарное состояние устойчиво. При увеличении μ характер устойчивости системы меняется.

Проследим за изменением фазового портрета системы (5.3.5) с ростом величины μ . Критические значения μ , при которых нарушаются условия Рауса–Гурвица для характеристического многочлена (5.3.7), определяются из уравнения

$$(1 + l)\mu^3 + l(l - 1)\mu^2 + l(a - l)\mu + al^2 = 0. \quad (5.3.8)$$

Уравнение (5.3.8) имеет два положительных корня $\mu^* > \mu^{**} > 0$ или не имеет ни одного положительного корня в зависимости от значений параметров a, l . В последнем случае стационарное решение (5.3.6) устойчиво при всех μ .

При $\mu^{**} < \mu < \mu^*$ особая точка окружена предельным циклом. Фазовый портрет системы в проекции на плоскость x, s (a) и кинетика переменных в логарифмическом масштабе (b) представлены на рис. 5.5.

Приведенные результаты свидетельствуют, что простейший механизм саморегулирования может привести к наличию автоколебаний биомассы фитопланктона. Как мы видели выше, причиной автоколебаний может быть запаздывание реакции организмов на изменение параметров внешней среды (раздел 1.2) и существование взаимоотношений хищник–жертва (раздел 4.2). Для выявления истинной причины автоколебаний необходим тщательный анализ конкретной изучаемой природной или лабораторной системы.

Отметим, что автоколебания возникнут и в популяциях, состоящих, например, из двух видов, один из которых выделяет метаболит, стимулирующий рост другого вида. Ингибирующее воздействие ($\gamma < 0$) может лишь удерживать систему в равновесном режиме.

Автоколебательный характер точечной системы с постоянными коэффициентами определяет некоторые ее свойства, проявляющиеся в реакции системы на сезонные изменения условий.

5.3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИК

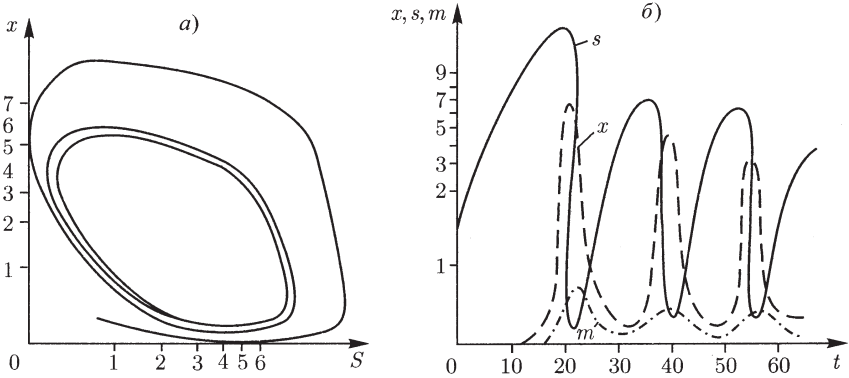


Рис. 5.5. Траектории модели (5.3.4) на фазовой плоскости (а) и во времени (б); x — биомасса фитопланктона, s — концентрация лимитирующего биогенного вещества, M — концентрация метаболита. Значения параметров модели $a = 0,1$, $b = 0,01$, $l = 1$ (Домбровский, Маркман, 1983)

В теории колебаний хорошо известно, что периодическое внешнее воздействие на колебательную систему может привести к возникновению колебаний большой амплитуды с периодом, кратным периоду внешнего воздействия вблизи предельного цикла автономной системы. Возникает своеобразное явление резонанса, которое может служить объяснением существования хорошо известных 9–10- и 3–4 годичных экологических циклов, непосредственную связь которых с каким-либо периодическим изменением среды обитания проследить не удастся.

Рассмотрим механизм возникновения такого резонанса при периодическом воздействии на систему (5.3.5). Пусть интегральное воздействие сезонно меняющихся внешних факторов отражается на величине коэффициентов роста и продуктивности фитопланктона, при этом изменение во времени происходит по гармоническому закону. Подобно тому, как это было сделано в разделе 5.2, уравнения (5.3.5) можно записать в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -x + (\beta a + \rho M)xs, \\ \frac{ds}{dt} &= 1 - (\beta a + \rho M)xs, \\ \frac{dM}{dt} &= d\beta x - lM, \end{aligned} \quad (5.3.9)$$