



СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
SIBERIAN FEDERAL UNIVERSITY

В. Г. Суховольский, О. В. Тарасова

СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ

УДК 504.54(07)
ББК 28.081я73
С914

Р е ц е н з е н т ы:

Ю. Л. Гуревич, доктор физико-математических наук, главный научный сотрудник Международного центра исследований экстремальных состояний организма ФИЦ КНЦ СО РАН;

А. С. Шишкин, доктор биологических наук, заведующий лабораторией лесных экосистем Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

Суховольский, В. Г.

С914 Системная экология : учеб. пособие / В. Г. Суховольский, О. В. Тарасова. – Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2020. – 96 с.
ISBN 978-5-7638-4295-1

Изложены упрощенные методы анализа: закономерностей распределения ресурсов в экосистеме, формализации фазовых переходов, моделирования динамики численности популяций.

Предназначено студентам направления 06.06.01 «Биологические науки».

Электронный вариант издания см.:
<http://catalog.sfu-kras.ru>

УДК 504.54(07)
ББК 28.081я73

ISBN 978-5-7638-4295-1

© Сибирский федеральный университет, 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СВЕДЕНИЯ.....	5
ВВЕДЕНИЕ.....	5
Г л а в а 1. СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ В ЭКОСИСТЕМЕ.....	7
1.1. Проблемы системной экологии.....	7
1.2. Способы описания системы. Проблемы описания сложной системы. Принципы системного подхода.....	10
1.3. Экосистема в целом как объект исследований.....	11
Г л а в а 2. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ.....	14
2.1. Методы системного анализа в экологии.....	14
2.2. Полевые, лабораторные, экспериментальные методы исследований в экологии.....	15
2.3. Математическое моделирование как инструмент анализа экосистем.....	18
2.4. Классификация взаимодействий между популяциями в экосистеме.....	21
Г л а в а 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ В ЭКОСИСТЕМЕ: ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ.....	24
3.1. Особенности распределения ресурсов в экосистемах.....	24
3.2. Закономерности распределения насекомых-филлофагов в городских насаждениях по эколого-трофическим группам (на примере экосистем Красноярска).....	31
3.3. Распределение ресурсов в сообществе на примере роста деревьев.....	37
Г л а в а 4. КРИТИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЭКОСИСТЕМАХ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАЗОВЫЕ ПЕРЕХОДЫ.....	42
4.1. Критические явления. Основные понятия.....	42

4.2. Фазовые переходы в физике и экологии	43
4.3. Вспышка массового размножения лесных насекомых как критическое явление	46
4.4. Лесные пожары как фазовые переходы.....	49
Г л а в а 5. ВЛИЯНИЕ МОДИФИЦИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ.....	52
5.1. Необходимые и достаточные условия влияния погоды на динамику численности популяций	52
5.2. Оценка влияния погодных условий на развитие вспышки массового размножения	55
II. ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ	59
Практическая работа 1	59
Практическая работа 2	63
Практическая работа 3	72
Практическая работа 4	76
Практическая работа 5	81
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	84
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ	85
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	92

Глава 1

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ В ЭКОСИСТЕМЕ

1.1. Проблемы системной экологии

Системная экология изучает и моделирует процессы в экологических системах. Существует достаточно много определений экосистемы. Например, «Экосистема – любое единство, включающее все организмы на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ внутри системы» [Одум, 1986]. Из этого определения следует, что при изучении экосистемы необходимо определить её границы, выявить все существующие виды, найти соотношения численностей популяций внутри них, определить трофические взаимодействия между видами, оценить потоки энергии в экосистеме, найти факторы, способствующие поддержанию её в стабильном состоянии, определить влияние внешней среды на компоненты экосистемы. Возможно ли измерить все эти характеристики одновременно. Известно, что в квантовой физике существует так называемое соотношение неопределенности, согласно которому невозможно одновременно точно измерить такие характеристики частицы, как её координаты и энергию. Рассмотрим, существуют ли подобные ограничения для экосистем.

На практике, измеряя определенные характеристики экосистемы, необходимо понять механизмы функционирования отдельных видов и групп видов в экологических системах. Например, при изучении закономерности динамики численности отдельного вида лесных насекомых лесному энтомологу необходимо рассмотреть наличие конкурентов, паразитов и хищников, кормовые растения, влияние погоды и другие внешние факторы, взаимодействие всех компонентов сообщества друг с другом и внешней средой. Согласно базовым положениям системного анализа некорректно изучать лишь один экологический объект – в данном случае популяцию лесных насекомых. Анализ процессов, происходящих в сложной системе, должен быть основан на системном подходе и исследовании всех компонентов экосистемы.

Однако догмы системного анализа рушатся уже при первой встрече исследователя с изучаемым объектом – популяцией некоторого вида лесных насекомых-филлофагов. При долгосрочных измерениях в лесу обычно

удается регистрировать только характеристики плотности популяции на локальном участке, иногда можно оценить массу особей, их окраску и плодовитость самок, степень зараженности паразитами. А, например, с учетом хищников совсем плохо. И далеко не на всех стадиях сезонного развития особей отдельного вида насекомых удается провести учет численности. Трудно оценить состояние кормовых растений и пригодность их для потребления филофагами. Таким образом, возможности натуральных исследований динамики численности лесных насекомых ограничены, и в целом система «ускользает» от исследователя.

Можно выделить три ключевые проблемы при попытках описать экосистему в целом:

- измерение состояния всей экосистемы;
- учет взаимодействия особей;
- изучение размерности моделей.

Для полного описания системы необходимо иметь информацию о её составе, состоянии всех компонентов, их функциях во времени. Это возможно, если система состоит из двух-трех компонентов, например, система «хищник-жертва». Для системы, состоящей из сотен и тысяч компонентов (а реальные экосистемы именно такие), описание получить невозможно. Попытка измерить текущее состояние каждого компонента приведет к разрушению системы, тем более затруднительно оценить все возможные взаимодействия между её компонентами. Найти решения системы нелинейных уравнений из сотен и тысяч членов тоже крайне проблематично.

Задачей, стоящей перед системной экологией, является свертка многокомпонентного описания экосистемы и введение небольшого числа макроскопических переменных, с помощью которых можно будет описать процессы, происходящие в экосистеме.

Существуют два возможных подхода к анализу систем, состоящих из большого числа взаимодействующих компонентов. Первый использовали физики в XIX в. при описании газов. Было известно, что в 22,4 л. газа содержится примерно $6 \cdot 10^{24}$ молекул (число Авогадро), движущихся в этом объеме и сталкивающихся друг с другом. В рамках **микроскопического** подхода можно попытаться записать уравнение движения для каждой молекулы, но, во-первых, невозможно измерить траекторию движения каждой молекулы, а, во-вторых, никакой компьютер не даст возможности решить систему из $6 \cdot 10^{24}$ уравнений движения. Однако можно описать поведение системы в целом с помощью всего трех макроскопических переменных: температуры, давления и объема. Конечно, при этом мы потеряем возможность описать поведение отдельной молекулы, но при этом получим знание об общих свойствах системы.

Второй подход заключается в декомпозиции начальной системы и выделении некоторой совокупности сильно взаимодействующих друг с другом компонентов. Типичным примером такого подхода является описание подсистем «паразит-хозяин» или «хищник-жертва», включающих всего два компонента. Такую систему можно описать с помощью всего одной функции взаимодействия, но при этом возникает вопрос о корректности. Необходимо, чтобы взаимодействия каждого из компонентов с прочими компонентами начальной системы были настолько малы, чтобы не оказывали влияния на поведение подсистемы «хищник-жертва». Таким образом, для упрощенного описания необходимо определить принципы декомпозиции, т. е. какими свойствами должна обладать начальная экосистема, чтобы её можно было бы разделить на несколько невзаимодействующих подсистем и результаты анализа затем использовать для понимания процессов во всей экосистеме.

В XX в. на грани между классической экологией и математикой возникла специальная отрасль – математическая экология, в задачу которой входит описание процессов, происходящих в экосистемах. Предполагается, что необходимо ввести модели экосистем, с помощью которых в общую систему объединятся отдельные наблюдения и локальные эксперименты. С помощью таких моделей можно будет описать как индивидуальные особенности отдельных видов в экосистеме (тип многолетней динамики численности, особенности внутривидовых взаимодействий и взаимодействий с паразитами и хищниками, восприимчивость к влиянию внешних факторов на популяционную динамику), так и общие закономерности функционирования отдельных экологических групп в экосистеме.

Однако существующие математические модели имеют два недостатка: во-первых, с их помощью трудно анализировать сообщества, состоящие более чем из трех компонентов [Базыкин, 2003]; во-вторых, в математической экологии упор делается на поиск возможных режимов функционирования экосистемы или сообщества в зависимости от значений параметров модели. При этом для верификации модели и оценки её параметров в конкретных условиях необходимы данные обо всех её компонентах, что крайне затруднительно.

Практикующему экологу получить данные обо всех компонентах экосистемы – недостижимая задача. Тем не менее необходимы подходы, которые, с одной стороны, позволили бы при оценке состояния экосистемы обойтись без измерений всех ее компонентов, а с другой – подсказали бы, как работать с немногочисленными данными, полученными при полевых измерениях.

1.2. Способы описания системы. Проблемы описания сложной системы. Принципы системного подхода

Под системой понимается совокупность элементов, находящихся в отношениях и связях друг с другом, образующих определенную целостность, т. е. структурно-функциональное единство. В числе важнейших свойств системы необходимо отметить:

- наличие структурных элементов, взаимосвязанных между собой (при этом подчеркивается большая сила связей элементов внутри системы по сравнению с силой связей с элементами среды. Такая связь элементов возможна лишь тогда, когда элементы качественно неоднородны, при этом каждый из них может существовать в системе только потому, что получает что-то от других элементов);

- целостность системы – позволяет рассматривать одновременно систему как единое целое, но обладающее новым качеством (эмерджентностью), или системным эффектом (например, эмерджентные свойства системы «лес»: несводимость к простой сумме составляющих элементов – древесных растений. Итак, целостность позволяет рассматривать одновременно систему как единое целое и в то же время как подсистему для вышестоящих уровней);

- взаимодействие со средой посредством прямых и обратных (положительных и отрицательных) связей;

- иерархичность структуры – система, состоящая из подчиненных структурных элементов, сама выступает элементом вышестоящей, объединяющей, системы.

Любая сложная система состоит из нелинейно взаимодействующих подсистем, которые можно упорядочить в некоторую иерархическую структуру. По мере объединения компонентов, или подмножеств, в более крупные функциональные единицы возникают свойства, отсутствующие у составляющих их компонентов. Такие качественно новые, эмерджентные, свойства экологического уровня, или экологической единицы, не являются простой суммой свойств компонентов. Как следствие, появляется невозможность изучения динамики сложных экосистем путем их иерархического расчленения на подсистемы и последующего изолированного изучения, поскольку при этом неизбежно утрачиваются свойства, определяемые целостностью изучаемой системы.

Воздействие внешних факторов на экологические системы также нельзя рассматривать независимо друг от друга, так как комбинированное действие нельзя свести к сумме действующих факторов. Тем более сложной задачей является количественное описание реакции сложной системы на комплексное воздействие различных факторов.

1.3. Экосистема в целом как объект исследований

Обычно в экологии приходится иметь дело с объектами системной природы, т. е. состоящими из многих взаимодействующих частей. Кроме того, эти объекты имеют иерархическую структуру, так как их можно расчленить на части, каждая из которых в свою очередь может рассматриваться как сложная система. Это разложение на части можно проводить отнюдь неоднозначно. Например, сообщество можно разделять на популяции; популяции – на организмы или семьи либо стада; организмы – на системы органов или отдельные органы, ткани, клетки и т. д.

Основные принципы системного подхода:

- целостность (позволяет рассматривать одновременно систему как единое целое и в то же время как подсистему для вышестоящих уровней);
- иерархичность строения (наличие множества, по крайней мере, двух элементов, расположенных на основе подчинения элементов низшего уровня элементам высшего);
- структуризация (позволяет анализировать элементы системы в их взаимосвязи, как правило, процесс функционирования системы обусловлен не столько свойствами её отдельных элементов, сколько свойствами самой структуры);
- множественность (позволяет использовать множество кибернетических, экономических и математических моделей для описания отдельных элементов и системы в целом);
- системность – свойство объекта обладать всеми признаками системы.

Прежде всего, необходимо выяснить объект и цель исследования; затем разложить объект на составляющие элементы, функционирование которых и взаимодействие между которыми определяют изучаемый процесс (нередко это приходится делать путем последовательных приближений); далее описывают функционирование этих элементов и взаимодействие между ними с той степенью детальности, которая нужна для решения основного вопроса. Необходимо также выяснить режим, в котором осуществляются акты взаимодействия и как они сказываются на состоянии элементов, участвующих в них. Существенным является основное предположение о том, что в абстрактной системе не происходит ничего другого, кроме перечисленных процессов.

Под экосистемой понимается любая система, включающая в свой состав сообщества живых существ и среду их обитания, объединенные в единое функциональное целое. Организмы и неживая среда – компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые для поддержания жизни в той форме, которая существует на Земле. Термин «экосистема» ввел А. Тенсли [Одум, 1986].

Термин «экосистема» применяется к природным (или естественным) объектам различной сложности и размеров: океан или небольшой пруд, тайга или участок березовой рощи, суша, океан, биосфера и антропогенным экосистемам (техногенные и агроэкосистемы). Основа существования экосистемы – поток энергии солнечного света, который является следствием термоядерной реакции, в прямом (фотосинтез) или косвенном (разложение органического вещества) виде. Экосистема является открытой системой: она должна получать и отдавать энергию.

Основной характеристикой экосистемы является наличие относительно замкнутых, стабильных в пространстве и времени, потоков вещества и энергии между биотической и абиотической частями экосистемы. Из этого следует, что не всякая биологическая система может называться экосистемой, например, таковыми не являются аквариум или трухлявый пенек. Данные биологические системы (естественные или искусственные) не являются в достаточной степени самодостаточными и саморегулируемыми (аквариум), так как если перестать регулировать условия и поддерживать их характеристики на одном уровне, они достаточно быстро разрушатся.

Экосистема — основное понятие экологии: она обязательно представляет собой совокупность живых и неживых компонентов; в её рамках осуществляется полный цикл, начиная с создания органического вещества и заканчивая его разложением на неорганические составляющие; сохраняет устойчивость в течение некоторого времени (что обеспечивается определенной структурой биотических и абиотических компонентов). Это сложная самоорганизующаяся, саморегулирующаяся и саморазвивающаяся система.

Для экосистемы характерно взаимодействие трех основных компонентов: сообщества, потока энергии и круговорота веществ. Поток энергии направлен в одну сторону, элементы питания, необходимые для жизни, и вода могут использоваться многократно.

Существующие ограничения при изучении экосистем:

- трудно надеяться определить полностью видовой состав всей экосистемы (например, таких компонентов, как микроорганизмы и грибы, которые, несмотря на свои размеры, играют важнейшую роль в трофических взаимодействиях);

- характер взаимодействия между всеми компонентами экосистемы (если рассматривать хотя бы только парные взаимодействия между всеми компонентами небольшой экосистемы, включающей, например, всего 100 видов, то число взаимодействий составит $2^{100} \approx 1,3 \cdot 10^{30}$); понятно, что оценка такого числа взаимодействий технически невозможна. К тому же взаимодействия не обязательно будут парными, что еще больше увеличит число функций, описывающих их. Неспособность анализировать и описывать взаимодействия в системах с большим числом компонентов носит назва-