

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ



ПРОБЛЕМЫ БИОСФЕРЫ

ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Выпуск 2

МОСКВА • 1981

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНЫЙ СОВЕТ АН СССР ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ

ПРОБЛЕМЫ БИОСФЕРЫ

Информационные материалы

Выпуск 2

Редактор-составитель Т.Н. Кастрель

Москва 1981

Рассылается по списку.

Адрес для корреспонденции:

117312 Москва, Ферсмана, 11-1-1

Научный совет АН СССР по проблемам биосферы
Кастрель Т.Н.

Телефон 124-53-77, 124-53-88

Очередная УП школа по математическому моделированию сложных биологических явлений проходила в феврале 1980 года. Ее тема "Современное состояние идей В.И. Вернадского о геологической роли биосферы".

Во всех лекциях, прочитанных на школе несмотря на широкий охват обсужденных тем, звучала одна главная общая мысль — в настоящее время мы хорошо знаем роль биосферных процессов на качественном уровне и, за редчайшими исключениями, совершенно недостаточны наши количественные знания. В качестве примера можно привести колебания в оценках продукции кислорода. Существует мнение, что девяносто процентов возобновления кислорода обеспечивает океан, а роль суши составляет всего лишь десять процентов. Другие специалисты утверждают (и с той же мерой убедительности) прямо противоположное.

Эта ситуация, типичная для глобальных оценок практически по всем геохимическим циклам (особенно по вкладу биогенных процессов), делает явно преждевременными имитационные схемы моделирования глобальных биосферных процессов. Тем существеннее становится качественное моделирование не только для упорядочивания накопленных знаний, но и для постановки наблюдений и экспериментов.

Если на утренних заседаниях доминировало плановое начало, единство тематики и обзорный, фундаментальный характер лекций, то вечерние заседания по традиции давали простор инициативе и острым постановкам вопросов. Словом, если утром больше обсуждались результаты, то вечером основное внимание уделялось методам.

Публикуемые расширенные тезисы дают достаточно полное представление об основных направлениях математического моделирования в биологии. С учетом условности и приближенности любой классификации можно, тем не менее, разбить вечерние выступления на три большие группы.

Представители первой идут от математического метода, иногда развивая его, иногда исследуя его свойства, иногда ука-

зывая на интуитивном уровне возможные области применения этого метода, иногда опираясь на уже сложившуюся традицию.

Другая группа исследователей знает и любит объект, подробно описывает его свойства и не беспокоится о возможных моделях, считая, что это дело математиков и даже предъявляя претензии типа – вот, какой хороший объект, а модели до сих пор нет.

Есть и третья группа, знающих, что и объект нужно тщательно выбирать, и метод моделирования не любой годится.

Ясно, конечно, что "чистых" представителей этих шаржированных точек зрения нет, но тяготение к ним ясно обнаруживается, и читатель сам разберется в ситуации. Тем не менее, на школе в действительности, а не только в воображении, имело место реальное столкновение "математического шовинизма" с "биологическим нигилизмом". Речь идет о дискуссии между К.Э. Плохотниковым, с одной стороны, и Б.Я. Виленкиным, Ю.А. Рудяковым и В.Б. Цейтлиным, с другой стороны. Нам представляется весьма поучительной ситуация, когда безбрежная вера в силу математического приема заставляет математиков применять его далеко за пределами границ применимости. Суть проблемы, однако, в том, что хороший аппарат применен к плохо поставленной задаче. Максимальная опасность не в том, что оказалась неудачной данная попытка, а в том, что хорошие биологи будут подозрительно относиться к любым другим применениям такого аппарата. "Единожды солгавши, кто тебе поверит". Лучший способ избежать этого – совместная работа биологов и математиков, совместная постановка и обсуждение вопросов, и, разумеется, гласность – доброжелательное, но непременно принципиальное обсуждение научных вопросов. Наша общая цель – истина. И с этой точки зрения максимальный интерес для математиков представляет группа сообщений "предметников": А.Д. Арманда, Н.И. Базилевич, И.П. Бреслиной, Г.А. Булаткина, Е.Г. Гладкова и И.Е. Мишустинной. В этих сообщениях – обширное поле деятельности для математиков, особенно молодых, желающих попытать свои силы на очень трудном, но благородном и благодарном поприще – математическом моделировании сложных биологических систем.

А.М. Молчанов

АРЕНА КОНЦЕНТРИРОВАНИЯ И РАССЕИВАНИЯ УГЛЕРОДА, АЗОТА И МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЖИВОМ И МЕРТВОМ ОРГАНИЧЕСКОМ ВЕЩЕСТВЕ БИОСФЕРЫ И НАРУШЕНИЯ ИХ ЧЕЛОВЕКОМ

Н.И. Базилевич (ИГАН СССР)

1. Живое и мертвое органическое вещество по массе составляет ничтожную долю на Земле. Если по образному выражению Гольдшмидта принять литосферу Земли за каменную чашу весом 1 фунт, а гидросферу за вес воды, заполняющей эту чашу, то органическое вещество по весу составит не более одной почтовой марки. Однако непрерывное воссоздание органического вещества за время существования жизни фотосинтезирующих организмов на нашей Планете (3,5 – 3,7 млрд. лет) позволяет оценить эту величину, исходя из определения первичной годичной продукции (Базилевич, Родин, Розов) $232,5 \cdot 10^9$ т около $8 \cdot 10^{20}$ т, т.е. значительно превышающую вес земной коры и гидросферы вместе взятых $-3,2 \cdot 10^{19}$ т (Виноградов).

2. Созидание живого органического вещества можно рассматривать как процесс концентрации углерода, азота и элементов минерального питания и энергии.

3. Однако параллельно созиданию живого органического вещества происходит непрерывное его разрушение и рассеивание химических веществ и энергии. В основе того и другого процесса лежит биологический круговорот (бк) химических элементов. Восходящая ветвь бк обусловлена процессом фотосинтеза зелеными растениями (первичными продуцентами), аккумуляцией углерода CO_2 из атмосферы и солнечной энергии в живом органическом веществе и потреблением азота и элементов минерального питания из почвы или гидросферы; нисходящая – расходом продуктов фотосинтеза на дыхание растений, питание животных организмов фитофагов, отмирание растений. В пищу фитофагам и в циклы отмирания поступает нетто первичная продукция зеленых растений, представляющая собой разницу между брутто продукцией и тратами на дыхание растений (эти траты составляют от брутто продукции в среднем на Земле 50–60%).

4. Рассмотрим ветвь бк, связанную с питанием фитофагами (надземными и подземными). Запасаемые фитофагами с пищей

энергия и химические вещества расходуются на дыхание, жизнедеятельность, воспроизводство; частью сбрасываются с экскрементами и другими прижизненными выделениями и при отмирании животных с их трупами (и в этом случае служат пищей, т.е. источником энергии другой большой группы животных организмов, объединяемых под общим названием сапрофагов, а также микроорганизмам), часть утилизируются в пищевых цепях на более высоких трофических уровнях (выедание хищниками) с последующим расходом энергии и химических элементов последними по тем же каналам.

Таким образом поток веществ и энергии в пищевых цепях сопровождается расходом энергии, возвратом CO_2 обратно в атмосферу и поступлением продуктов метаболизма и отмирания в цепи разложения сапрофитами и микроорганизмами.

(Демонстрируется потоковая граф-схема экосистемы с раскрытием запасов веществ в блоках и интенсивностей потоков в количественном выражении, г/м^2 и $\text{г/м}^2\cdot\text{год}$, Гильманов, Базилевич).

5. По современным оценкам (Злотин, Ходашова и др.) общее количество используемой фитофагами первичной продукции оценивается для экосистем полярного пояса (полярные пустыни, тундры) до 2%; бореального пояса (хвойные леса) — 2–3%; суббореального — от 3–4% в гумидных областях широколиственных лесов, до 4–5% в семиаридных областях степей и 5–10% в аридных областях пустынь. В субтропическом и тропическом поясе потребляется в пищу фитофагами в гумидных областях лесов до 10% первичной продукции, в семиаридных областях саванн до 30%, аридных областях пустынь — неизвестно.

6. Таким образом основная масса первичной продукции (98–70%) при отмирании растений (полностью или частично их органов) поступает в детритные циклы разложения и наряду с продуктами метаболизма и трупами фитофагов служит источником энергии и элементов минерального питания сапрофитам и микроорганизмам. Утилизация пищи в трофических цепях и здесь сопровождается освобождением энергии, возвратом CO_2 в атмосферу, а азота и минеральных элементов в почву или гидросферу. В экосистемах умеренного пояса (Гильманов, Базилевич) на поедание нетто продукции фитофагами и другими организмами расходуется 6%; из 94% отмерших растительных остатков сапрофиты утилизируют 16–18%, микроорганизмы — до 70–75.%, остальные 10–15% минерализуются в процессах

абиотического разложения (преимущественно при фотохимических реакциях).

7. Масштабы концентрирования углерода и минеральных элементов (М) в живом и мертвом органическом веществе биосферы Земли в тесной зависимости находятся от интенсивности и продолжительности фотосинтеза и разложения. Последнее в свою очередь зависит от гидротермических факторов и биологических особенностей живых организмов экосистем. Так, общие запасы биомассы живых организмов (учтено 106 главнейших типов наземных экосистем суши Земли; Базилевич, Родин, Розов; оценки для Мирового Океана по Богорову) составляют $2429 \cdot 10^9$ т сухого веса. Эта величина близка к наиболее ранней оценке веса живого вещества Земли, даваемой Вернадским а priori). На зоо- и микробо-массу при этом приходится немногим более 1%. (табл. 1).

Характерно, что ареной концентрирования химических элементов в живом органическом веществе является суша Земли, где в наземных экосистемах сосредоточено практически 99% углерода, 84% азота и 94% минеральных элементов от их запасов в живой биомассе Планеты. При этом площадь суши в 2,5 раза меньше площади Мирового Океана.

8. Эти запасы распределены на поверхности суши Земли весьма неравномерно. Наибольшее количество сосредоточено в лесных экосистемах гумидных областей тропического и субтропического пояса (С-58%, N-61%; М-64%). Второе место занимают лесные экосистемы гумидных областей бореального и суббореального пояса (С-29%, N-20%; М-17%), последнее - экосистемы тропических и субтропических пустынь (С-1%; N-2%; М-1%).

(Слайд-карто-схема распределения запасов биомассы на суше Земли г/га, Базилевич, Родин).

9. Запасы мертвого органического вещества в современной биосфере (принимая ее возраст равным голоцену, или около 10000 лет), в 4,6 раза превышают запасы живой биомассы, составляя $11061 \cdot 10^9$ т. Аккумуляция азота в мертвом органическом веществе в 32,4 раза, а минеральных элементов в 13,8 раз больше, нежели в живой биомассе. Это свидетельствует о том, что 1) бк химических веществ незамкнут; восходящая его ветвь не находится в равновесии с нисходящей; т.е. продукция не равна деструкции органического вещества; 2) интенсивность процесса созидания органического вещества больше интенсивности его разложения; 3) процессы разложения

мертвых органических остатков сопровождаются сужением отношений $C:M$ и в особенности $C:N$ (в среднем для биосферы от 28:1 и 58:1, соответственно в живой биомассе до 11:1, как $C:M$, так и $C:N$ в мертвом органическом веществе). Это отчасти обусловлено, с одной стороны, интенсивными тратами углерода органического вещества на дыхание (с образованием CO_2) и, с другой, ступенчатым характером процессов разложения и формированием на разных его этапах микро-арен концентрирования углерода, азота и минеральных элементов, например, в ферментативном слое подстилок, в телах животных и микроорганизмов (иммобилизация азота микроорганизмами; накопление P , Ca и других минеральных элементов в хитиновых покровах, костях, панцирях и др.), в гумусе почв (образование высокомолекулярных, конденсированных гуминовых кислот, гуминов, липидов и др.), в торфах (концентрирование азота и т.п.). Кроме того, как будет следовать из дальнейшего, сужение отношений $C:M$ и $C:N$ от живого к мертвому органическому веществу обусловлено огромной ролью геохимического перераспределения углерода, азота и минеральных элементов в биосфере.

Судя по грандиозным величинам накопления мертвого органического вещества в древних биосферах (ископаемые угли, нефть, горючие сланцы, седименты, обогащенные органическим углеродом, растворенное органическое вещество подземных вод, углеводородные газы и др.), суммарно составляющие более $15 \cdot 10^{15}$ т C органического вещества (табл. 2), процессы соиздания и разрушения органического вещества на протяжении геологической истории Земли протекали аналогично современным, что и обеспечило превышение запасов аккумулированного углерода (а также других химических элементов) в мертвом органическом веществе Планеты в 15 тысяч раз по сравнению с величинами аккумуляции их в живой биомассе.

10. Закономерности распределения мертвого органического вещества и заключенных в нем химических элементов в современной биосфере Земли позволяет вскрыть арены его концентрирования и рассеивания. Эти закономерности противоположны распределению живой биомассы. Так, из $11061:10^9$ т мертвого органического вещества более 70% падает на Мировой Океан; только около 30% сосредоточено в экосистемах суши; ничтожная доля — 0,07% приходится на земную атмосферу (табл. 1). Области максимальной аккумуляции мертвого органического вещества в Мировом Океане сопряжены с областями

наибольшей активности жизни — внутриконтинентальными морями, шельфом, склонами океанических впадин. Основная масса мертвого органического вещества заключена в донных илах (из 70% — 40%) и растворена в воде (29,5%) (Гершанович, Романкевич).

На суше главным аккумулятором мертвого органического вещества является гумус почв (на долю которого из 30% приходящихся на сушу падает 18%); второе место занимает аллювий рек (около 3%), где также мертвое органическое вещество представлено гумусом погребенных луговых аллювиальных почв. На долю торфов, сухих деревьев, валежника, мертвых корней, подстилки приходится более 7% (табл. 1). При этом основная масса этого рода органических остатков сосредоточена в экосистемах бореального и полярного пояса (до 6%, где процессы разложения замедленны (Слайд; картосхема распределения наземного мертвого органического вещества в экосистемах суши, т/га, Базилевич, Родин). Распределение почвенного гумуса носит иной характер. Основной ареной его концентрирования являются почвы степных экосистем — черноземы, луговочерноземные почвы, в которых из $2042 \cdot 10^9$ т органического вещества аккумуляровано $105 \cdot 10^9$ т, т.е. 10% (Кононова) при занимаемой площади этими почвами менее 3%.

11. Если на суше мертвое органическое вещество преимущественно имеет автохтонный характер и образовалось *in situ*, то в Мировом Океане оно в значительной мере аллохтонного происхождения и накопление его обязано сносу с континентов водами поверхностного и подземного стока, эоловому сбросу. Современные масштабы поступления органических веществ в океан оцениваются в $2 \cdot 10^9$ т, год (Романкевич). Аллохтонное происхождение мертвого органического вещества Мирового Океана обусловило более узкое отношение в нем C:M и C:N — 10:1 для того и другого, по сравнению с мертвым органическим веществом суши — 11:1 для C:N и 16:1 для C:M. Представляя гигантский геохимический бассейн стока, Мировой Океан является ареной аккумуляции химических элементов не только в отношении химического состава воды и осадков, но также химического состава мертвого и живого органического вещества. Живые организмы Океана отличаются более высоким содержанием минеральных элементов (в среднем 5,8% против 4,0% на суше), большей азотистостью (живая биомасса океана 9,0% азота против 0,7% на суше).

12. Оценивая скорости концентрирования и рассеивания хи-

мических элементов на восходящей и нисходящей ветви бк по величинам отношений, заключенных суммарно в живой биомассе и в мертвом органическом веществе химических элементов (C, N, M) суши Земли и в Мировом Океане отдельно к количеству тех же элементов, потребляемых на построение годичной продукции, следует констатировать в целом меньшую подвижность химических элементов в Мировом Океане (чем шире отношение, тем меньше подвижность химического элемента или совокупности элементов) и значительные различия в поведении тех или иных элементов на суше и в океане. Так, для наземных экосистем наименее подвижен азот в связи, как указывалось выше, формированием микроарен концентрирования с закреплением его при разложении мертвых органических остатков в т р-фах, почвенном гумусе, подстилке, телах микроорганизмов и др. Затем следует углерод и далее минеральные элементы. Среди последних наименее подвижны кремний, железо, алюминий, наиболее — фосфор, кальций и в особенности калий. В Мировом Океане наименее подвижен углерод органического вещества (при этом его подвижность в десятки раз меньше, чем в экосистемах суши, что, вероятно, обусловлено консервирующими свойствами соленой воды и в целом большой рассеянностью микробного населения океана, И. Мишустина). На втором месте оказываются минеральные элементы. Азот же является наиболее подвижным элементом океана, что связано с его высвобождением при процессах разложения органических остатков не столько под влиянием микроорганизмов, сколько непосредственным выщелачиванием более растворимых аминокислот водой. В силу этих особенностей, в отличие от наземных экосистем, в Мировом Океане прослеживается расширение отношения C:N от живой биомассы (5,5:1) к мертвым органическим остаткам (10:1). В связи с ничтожной массой живых организмов в Мировом Океане, по сравнению с сушей, вышеотмеченные особенности не сказываются на балансовых соотношениях и общей геохимии Планеты. Не следует, однако, забывать, что мертвое органическое вещество океана преимущественно имеет аллохтонное происхождение и в значительной степени унаследовало черты, присущие геохимии мертвого органического вещества суши Земли.

13. Деятельность человека приводит к существенным изменениям сложившихся за многие миллионы лет эволюции биосферы закономерностей концентрирования и рассеивания химических элементов в живом и мертвом органическом веществе, как в

отношении количественных соотношений тех и других процессов, так и в ряде случаев качественной их направленности.

Воспользуемся рядом примеров.

Уничтожение лесов, распашка степей, прерий, разрушение природных экосистем при отчуждении земель под промышленные предприятия или жилое строительство в конечном итоге приводит к: 1) уменьшению запасов биомассы на Земле; по подсчетам Whittaker, Lichens, Рябчикова, запасы биомассы к настоящему времени уменьшились на 25%; 2) трансформированию в ряде регионов арен концентрирования живого органического вещества в арены рассеивания; 3) усилению интенсивности и объемов выноса мертвого органического вещества и заключенных в нем химических элементов с жидким и твердым стоком в экосистемы подчиненных ландшафтов, в гидрографическую сеть и в конечном итоге в Мировой Океан, выноса с золотыми выбросами в атмосферу, океан, другие экосистемы; 4) в связи с изменением теплового баланса распаханых земель, благодаря уменьшению альбедо, более интенсивному к окислению накопленного в доисторическое время почвенного гумуса. Все эти явления приводят к снижению плодородия почв, биологической продуктивности; 5) Внесение минеральных удобрений на поля (N, P, K) сопровождается одновременно с возрастанием интенсивности оборота химических элементов, в связи как с рассеиванием их при отчуждении сельскохозяйственной продукции, так и вымыванием стоком, потерями азота и поступлением его окислов в атмосферу при денитрификации (накопление окислов азота в стратосфере может привести к разрушению озонового экрана, в связи с расходом на их окисление кислорода), аккумуляции в излишних концентрациях фосфора в водоемах и эвтрофикации последних; 6) Деятельность человека приводит также к загрязнению экосистем суши и океана мертвым органическим веществом (нефтью, угольной пылью, органическими отходами, пылью, содержащей почвенный гумус и т.п., а также рядом токсических органических веществ).

14. Не менее существенные изменения в циклы концентрирования и рассеивания химических элементов в биосфере вносит техногенная деятельность человека, связанная прежде всего с использованием в качестве топлива мертвого органического вещества современной и древних биосфер (торф, дрова, уголь, нефть, горючие газы и т.д.). При этом расходы кислоро-

да атмосферы на окисление органического углерода значительно превышают поступления кислорода в атмосферу, благодаря захоронению части мертвого органического вещества в природных экосистемах, поскольку именно дисбаланс между продукцией живого и деструкцией мертвого органического вещества лежит в основе эволюции и образовании кислородной современной атмосферы Земли. Ежегодное поступление кислорода за счет некомпенсированности восходящей ветви бк порядка $2 \cdot 10^9$ т (Базилевич), расход при сжигании ископаемого топлива $10 - 12 \cdot 10^9$ т/год (Помус). Дефицит таким образом составляет $8 - 10 \cdot 10^9$ т/год, или, ежегодная убыль кислорода из атмосферы оценивается в 0,001% при запасе кислорода в атмосфере $2,2 \cdot 10^{15}$ т (Виноградов). Таким образом скорость потерь кислорода невелика, в то время как относительная скорость накопления продуктов полного (CO_2) и неполного (CO) сгорания топлива значительна. Для CO_2 он 0,7% в год при запасах углекислого газа в атмосфере $2,3 \cdot 10^{12}$ т и техногенных выбросах до $17 \cdot 10^9$ т/год. Благодаря буферности биосферы и поглощению части CO_2 , реальная скорость накопления CO_2 в атмосфере около 0,4% в год, что по мнению ряда исследователей может вызвать существенные изменения климата (Будыко, Woodwell, Olson). Концентрация угарного газа (CO) техногенного происхождения в современной атмосфере уже вдвое превысила его концентрацию, обусловленную природными процессами (извержение вулканов, лесные пожары). Таким образом современная атмосфера становится ареной концентрирования мертвого органического вещества.

15. К продуктам неполного сгорания следует отнести также сернистые газы, аккумуляция которых в атмосфере следствием имеет значительную перестройку ряда природных процессов. Благодаря кислым дождям, изменяется направленность почвообразования, усиливаются процессы оподзоливания почв, образуются менее конденсированные и стойкие к окислению формы гумуса почв, и следовательно возрастает подвижность мертвого органического вещества в экосистемах, что, с одной стороны, приводит к более активной его миграции в ландшафте и в конечном итоге более интенсивному накоплению в Мировом Океане и, с другой, более активному окислению, т.е. опять-таки расходу кислорода атмосферы.

Можно привести еще множество примеров нарушения природных циклов концентрирования и рассеивания живого и мертвого органического вещества и заключенных в нем химических элементов, обусловленных деятельностью человека. Все эти процессы надлежит тщательно количественно изучать, оценивая суммарно интенсивности возникающих новых входных и выходных потоков в природных, трансформированных и искусственных (антропогенных) системах, формирование новых арен концентрирования и рассеивания химических элементов в ноосфере. Одной из задач экологического мониторинга и является количественная оценка скоростей этих процессов.

КОНЦЕНТРИРУЮЩИЕ И РАССЕИВАЮЩИЕ СТРУКТУРЫ БИОСФЕРЫ

А.Д. Арманд

1. Владимиру Ивановичу Вернадскому мы обязаны формулировкой концепции, согласно которой человечество, оставаясь частью живого вещества биосферы, резко усилило биогеохимическое воздействие на нее (Вернадский, 1967). В целом это воздействие характеризуется как нарушение сложившихся геохимических равновесий. В последние два десятилетия все большее распространение получает идея о том, что человечество из рядового компонента ландшафтной оболочки Земли быстро становится ее "хозяином" или, выражаясь научным стилем, "управляющим блоком" глобальной системы. Однако человеческое общество в целом все еще остается довольно нерадивым "хозяином" биосферы.

2. В современном облике биосферы зафиксирована ее история и идущие в настоящий момент процессы. То и другое находит свое отражение в географических картах. Физические карты земли в большей степени фиксируют состояние и функционирование "бесчеловечной" части биосферы, политико-административные – социальной. Это позволяет решать обратную задачу: путем разглядывания земной поверхности "со стороны", например из ближнего космического пространства, составить представление о недавней и более отдаленной истории биосферы и о

современной "работе" ее подсистем. В частности, может быть получена информация о перемещении вещества и энергии по поверхности планеты, о процессах концентрации и рассеивания, которым много внимания уделял В.И.Вернадский.

3. Отправной точкой для дальнейших рассуждений служит известное положение о том, что все объекты материального мира погружены в среду, которая "шумит" в информационном понимании этого слова. Шум действует разрушающим образом на всякую структуру, организованность которой превышает уровень максимального хаоса. Любая система в этих условиях, чтобы сохраниться, должна неизбежно или опуститься на "дно энтропийной ямы", т.е. перейти в наиболее вероятное состояние, или постоянно затрачивать энергию на сопротивление разрушающим импульсам. По второму пути пошла, как известно, живая материя. Некоторые абиотические системы, содержащие механизмы отрицательной обратной связи: ледники, реки, циклоны, — также способны устанавливать стационарное термодинамически неравновесное состояние. Постоянных затрат энергии на свое сохранение и развитие требуют и социально-экономические системы любого масштаба, от всемирной общественной системы до отдельной семьи или первобытного племени.

Рациональное использование энергии на борьбу с шумом может осуществить лишь материальная структура, снабженная системой защитных механизмов и регуляторов. Сохранение, восстановление, развитие таких структур требует постоянных затрат вещества, источником которого может быть также только окружающая среда. Отсюда — обязательность обмена веществом и энергией между саморегулируемыми абиотическими, биологическими, социально-экономическими системами и окружающим их материальным миром. Этому правилу подчиняются, например, упомянутые выше абиотические системы, а также отдельные растения и животные, популяции, биоценозы, сельскохозяйственные и промышленные производственные предприятия, населенные пункты.

4. Ресурсы вещества и энергии, потребляемые саморегулируемыми системами, могут встречаться в ландшафтной оболочке Земли в двух формах: концентрированном и рассеянном. Водные и энергетические ресурсы, рек, озер, ресурсы горючих и негорючих полезных ископаемых самой природой собраны, как правило, на ограниченных участках земной поверхности. С другой стороны, запасы минеральных и органогенных веществ почвы — основа ее плодородия, почвенная и атмосферная влага,

тепло, солнечный свет, биомасса растений и животных, трудоспособное население, — обычно занимают большие площади, с нечеткими краями. Распространение таких "размазанных" ресурсов удобно описывать в терминах теории поля.

5. Использование рассеянных в пространстве ресурсов почти неизбежно предполагает их концентрацию в одном месте. Для возобновимых ресурсов соби́рание, концентрация ресурсов должны производиться постоянно или периодически. В условиях земной поверхности всякое перемещение веществ и энергии связано с дополнительными затратами энергии, веществ, труда, денег. Затраты монотонно возрастают с увеличением расстояния, реализуется принцип платы за расстояние (Бунге, 1967). Сознательное или несознательное подчинение этому принципу приводит к формированию на земной поверхности закономерных структур, объединяющих в каждом отдельном случае участок поверхности — ресурсную ячейку, транспортную сеть и центральную точку (область), в которой происходит концентрация и дальнейшее использование ресурсов. Требование минимизировать сумму перемещений ведет к тенденции ограничить ресурсную ячейку круговой границей, а точку концентрации расположить в центре круга. Транспортная сеть в этих условиях должна приближаться к радиально-древовидной. Оптимальная конфигурация набора плоских "деревьев", обслуживающих одну собирающую систему: количество "стволов", углы разветвлений, регулируются ограниченным набором параметров, таких, как интенсивность перемещений, скорость движения по основным магистралям и ответвлениям и т.п. (Haggett, Chorley, 1969). Примерами — географическими и негеографическими — ресурсных ячеек могут быть: паутина, отдельное растение (дерево без кавычек), кормовой участок сурка, певчей или хищной птицы в период гнездования, полеводческий или животноводческий колхоз, лесопильная фабрика, винодельческий завод. Сельские и особенно городские населенные пункты в большинстве случаев выполняют одновременно много функций, но пространственные черты собирающей системы во многих случаях отчетливо прослеживаются в структуре территории, окружающей населенный пункт (района Дирихле). Неоднородность ресурсных полей и полей "шумов" различной природы искажают идеальную конфигурацию ресурсных систем, поэтому в действительности она может быть обнаружена лишь как более или менее четко проявленная тенденция.

Речной бассейн тоже представляет собой концентрирующую

систему. Однако, в отличие от упоминавшихся выше, речные системы вряд ли в своей конфигурации направляются принципом оптимальности в каком-либо смысле этого слова, как и другие нецеленаправленные системы. Принцип минимальной диссипации энергии, который М.А. Великанов (1948) привлекал для объяснения динамики русла, затем был подвергнут справедливой критике (Маккавеев, 1955).

6. Все биологические объекты размножаются и распространяются в пространстве, заполняя биосферу до тех пор, пока позволяет потенциал ресурсных полей и уровень "шумов". Социально-экономические системы также "размножаются" в соответствии с потребностями общественной суперсистемы, путем передачи накопленной технологической информации и воплощения ее на новых местах в форме аналогичных существующих предприятий, учреждений и т.п. После заполнения всего пространства доступных ресурсов, а для производственных единиц – также пространства сбыта своей продукции – экстенсивное распространение систем замедляется. Вступает в действие принцип плотнейшей упаковки, известный в экологии как принцип Макартура. Теория центральных мест Кристаллера-Лёша, возникшая до работ Макартура, разрабатывает частный случай принципа плотнейшей упаковки – двумерную его реализацию в применении к географическим объектам – населенным пунктам. На каждого потребителя рассеянных ресурсов после заполнения пространства действует две группы сил в противоположных направлениях. Во-первых, это силы, сближающие их друг с другом – результат "давления жизни" (Вернадский, 1967) или аналогичного давления социальных систем. Во-вторых, это силы отталкивания, возникающие как следствие конкуренции за ресурсы. Под воздействием этих сил система самоорганизуется, стремясь в однородном пространстве сформировать гексагональную структуру, отвечающую принципу плотнейшей упаковки. Географические карты реальных территорий отражают, естественно, лишь тенденцию к расположению населенных пунктов в узлах такой регулярной решетки, проявляющуюся то сильнее, то слабее (Медведков, 1966). Аналогичная закономерность руководит – с большими или меньшими осложнениями и отклонениями – размещением деревьев в лесу, колосьев в посевах, кормовых участков зверей и птиц в период размножения, производственных предприятий одинаковой специализации.

7. Пространственная система, объединенная множеством отношений конкуренции, или обратных связей типа $(\rightleftharpoons)$, по мере

усиления этих взаимодействий, становится все более неустойчивой. Согласно экологическому принципу Гаузе один из двух элементов конкурентной системы должен выйти победителем в конкурентной борьбе и ликвидировать противника. В действительности чаще происходит не полное уничтожение более слабой особи, популяции, а лишь ее подавление. Однако, и самоизреживание древостоя в лесу и капиталистическая концентрация капитала – проявления неустойчивости в аналогичных, с системной точки зрения, образованиях. В системе, состоящей из однотипных потребителей рассеянных ресурсов, неустойчивость проявляется в том, что более или менее случайно выделяется над общим уровнем один из нескольких элементов системы. Используя свое преимущество, которое может быть выражено в физическом превосходстве, в более благоприятных условиях ореды, в дополнительных материальных накоплениях, он подавляет ближайших соседей и за счет этого получает в свое пользование дополнительные ресурсы. В растительных ассоциациях это приводит к остановке роста и гибели слабейших особей, в животном мире – к вытеснению их в худшие местообитания. Дифференциация в системе населенных пунктов может проявляться в разных формах. Кроме ускоренного количественного роста выделившихся поселений, происходит концентрация капиталов в их пределах, а также материальных и человеческих ресурсов. Это может сопровождаться усилением политической и административной власти, феодальной эксплуатацией, созданием условий для промышленного производства, разделения труда, товарного обмена между городом и деревней. Более отдаленные последствия дифференциации включают в себя концентрацию в немногих центрах накопленной людьми информации, духовных и культурных ценностей. В данном контексте существенно лишь то, что на месте первоначально однородной системы мелких потребителей рассеянных ресурсов закономерно возникают отношения иерархии. Они усиливают общую тенденцию к концентрации вещества и энергии.

8. Выдвинувшиеся системы, сформировавшие второй ярус иерархии, продолжают расти, увеличивают потребление ресурсов, смыкают свои зоны влияния и таким образом формируют конкурентную сеть второго "этажа". Принцип "давления места" (Родман, 1979) дает преимущества для роста тех центральных мест, которые в большей степени отвечают условию расположения в узлах кристаллеровской гексагональной сети.

Процесс наращивания иерархических уровней может повторяться, в принципе, многократно. Эта возможность реализуется, в зависимости от наличных условий, в разной степени.

9. В каждый момент времени существуют естественные пределы для роста этого многоэтажного сооружения. С одной стороны, лимитирует способность систем верхнего яруса "освоить" дополнительное количество ресурсов, получаемых "снизу". С этим ограничением связано то обстоятельство, что в животном и растительном мире едва ли можно обнаружить дифференциацию однородных систем более чем на два иерархических уровня. Следует пояснить, что здесь рассматриваются не трофические системы, в которых "этажи" заняты отличными по типу обмена веществ системами организмов. Основной ярус и подрост древесных пород в лесных ассоциациях, вожак и рядовые члены стада (стаи) животных – вот, пожалуй, и вся сложность иерархических конструкций в живой природе.

С другой стороны, ограничение на рост числа "этажей" накладывается способностью систем нижнего уровня добывать избыточное количество ресурса, которое относительно безболезненно может быть передано "наверх". Этот лимит, естественно, не "работает" в тех случаях, когда более слабые экземпляры (животных и растений) попросту уничтожаются или изгоняются. Иерархия городов прямо зависит от того, сколько из них может прокормить сельское население.

10. Технический прогресс периодически снимает или отодвигает лимиты как первой, так и второй группы. Физиология дерева не позволяет ему повышать площадь листовой поверхности далее некоторого предела или бесконечно увеличивать длину корней. Животному не нужен слишком большой кормовой участок, так как оно не в состоянии освоить избыток пищи. В то же время производственное предприятие, совершенствуя технологию, может потреблять все большее и большее количество сырья. Развитие транспортной техники, дорожной сети, средств связи снижает ограничения, налагаемые платой за расстояние. Рост "аппетита" промышленных предприятий удовлетворяется, соответственно, в результате повышения интенсивности сельскохозяйственного производства: применения новой техники, удобрений, успехов селекции. Постоянное (периодическое) снижение уровня ограничений позволяет расти иерархической структуре системы центральных мест и, соответственно, повышать степень концентрации вещества и энергии биосферы в не многих пунктах. Эмпирически иерархия населенных пунктов

выявляется в кривых Ципфа, отражающих зависимость между рангом поселения и его людностью (Хэггет, 1968).

11. Возникновение товарных отношений между городом и деревней добавляет новую функцию радиально-древовидной транспортной сети, служившей первоначально для собирания рассеянных ресурсов и концентрации их в центре. Геохимический смысл новой функции дорожной сети состоит в рассеивании по широкой площади ранее сконцентрированных энергии и веществ. Рассеиваются металлы, химические соединения, заключенные в удобрениях, пестицидах, товарах ширпотреба, технике, рассеивается электроэнергия. В небольшой степени встречные потоки носят компенсационный характер (продукты питания – удобрения), основная же часть перемещенных веществ необратимо накапливается в местах использования или уходит по естественным каналам стока (реки, ветер).

12. Энергомассообменные функции центральных мест срастаются с информационными, с функциями управления. В пространстве те и другие достаточно тесно совпадают, хотя, конечно, не полностью. Поэтому политико-административная карта территории непосредственно отражает многоступенчатую центростремительную и центробежную систему потоков информации, обслуживающих управление, и опосредовано – такую же многоступенчатую систему потоков вещества и энергии, обслуживающую функцию обмена.

Физико-географические карты в настоящее время все больше превращаются в карты канализационной системы, по которой удаляются продукты технологического обмена веществом и энергией между обществом и антропогенизированной природной средой.

13. Освоение веществ и энергии, сконцентрированных природой, вносит свои дополнения в изложенную выше схему. Населенные пункты, возникшие на базе добычи и обогащения полезных ископаемых, в своем размещении практически не подчиняются силам, приводящим к кристаллировочской пространственной самоорганизации. Их иерархический статус в системе центральных мест также определяется, главным образом, особенностями соответствующего месторождения, а не взаимоотношением с другими населенными пунктами. Но дальнейшая переработка сырья и распределение продуктов производства уже не могут не зависеть от сложившейся пространственной структуры городов и каналов связи. К радиально-древовидной транспортной сети добывающие предприятия добавляют оквзные магист-

рали, соединяющие места добычи и переработки ископаемых или электроэнергии. Конфигурация сети начинает напоминать зонтичное растение с "ножкой" (которых может быть несколько) и розеткой собирательно-распределительной сети дорог.

14. Схема перераспределения вещества в современной биосфере осложняется также территориальным разделением труда (включая международное) и обменом продуктами сельскохозяйственного и промышленного производства. На картах земной поверхности это отражается в возникновении магистральных путей сообщения, связывающих промышленные центры.

15. Общая тенденция антропогенного перераспределения вещества и энергии в настоящее время сводится к следующему: происходит концентрация рассеянных ресурсов биосферы и рассеяние концентрированных. Однако многие из "собранных" человечеством материалов и веществ в ходе использования снова рассеиваются по широкой территории, так что процесс диссипации, по-видимому, преобладает. Концентрация информации, напротив, постоянно возрастает. Можно считать, что второй процесс в каком-то смысле "оплачивается" первым.

16. Естественные физико-географические процессы в некоторой степени противостоят рассеивающей деятельности человечества в отношении вещества. Продукты "технологического метаболизма" вновь накапливаются в геохимических барьерах ландшафтной сферы (Перельман, 1975), в донных осадках озер, морей и океанов. Рассеяние энергетических запасов биосферы лишь в ничтожной степени компенсируется фотосинтезом зеленых растений.

17. Логическим завершением развития иерархической структуры, осуществляющей, в частности, функции обмена веществом и энергией между обществом и природой, могло бы быть создание глобальной экономической системы. В наши дни состояние системы, как и раньше, неустойчиво в той степени, в какой государства и межгосударственные объединения находятся в отношениях конкуренции ($\rightleftharpoons$). Неизвестно, окажется ли прослеженная тенденция к иерархическому усложнению решающей или второстепенной в современном развитии мирового сообщества, но ее следует учитывать в прогнозах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бунге В. Теоретическая география. "Прогресс", М., 1967.
2. Великанов М.А. Гидрология суши. М., 1948.

3. Вернадский В.И. Биосфера (Избранные труды по биогеохимии), "Мысль", М., 1967.
4. Маккавеев Н.И. Русло реки и эрозия в ее бассейне. Изд. АН СССР М., 1955.
5. Медведков Ю.В. Регулярная компонента в сетях расселения, изображенных на карте. "Изв. АН СССР, сер. геогр.", 4, 1966.
6. Перельман А.И. Геохимия ландшафта. Изд. 2-е "Высшая школа", М., 1975.
7. Родоман Б.Б. Позиционный принцип и давление места. "Вестн. Моск. у-та, сер. 5, география, 4. 1979.
8. Хаггер П. Пространственный анализ в экономической географии. "Прогресс", М., 1968.
9. Haggett P., Chorley R.J. Network Analysis in Geography. "Edward Arnold", London, 1969.

ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ПЛАНТАЦИЙ

Е.Г. Гладков

1. Три основных момента определяют интерес к лесным плантациям в нашей стране.
 1. Рост антропогенной нагрузки на биосферу.
 2. Возрастающая одновременно с ростом антропогенной нагрузки социально-экологическая и биосферная роль лесов.
 3. Низкая интенсивность развития лесного хозяйства в сравнении с другими отраслями народного хозяйства.
- Теоретической основой плантационной формы лесного хозяйства служит возможность интенсификации выхода биомассы с единицы площади плантации за счет привлечения затрат, направленных на выращивание и восстановление плодородия плантационной площади /1,2,3/.

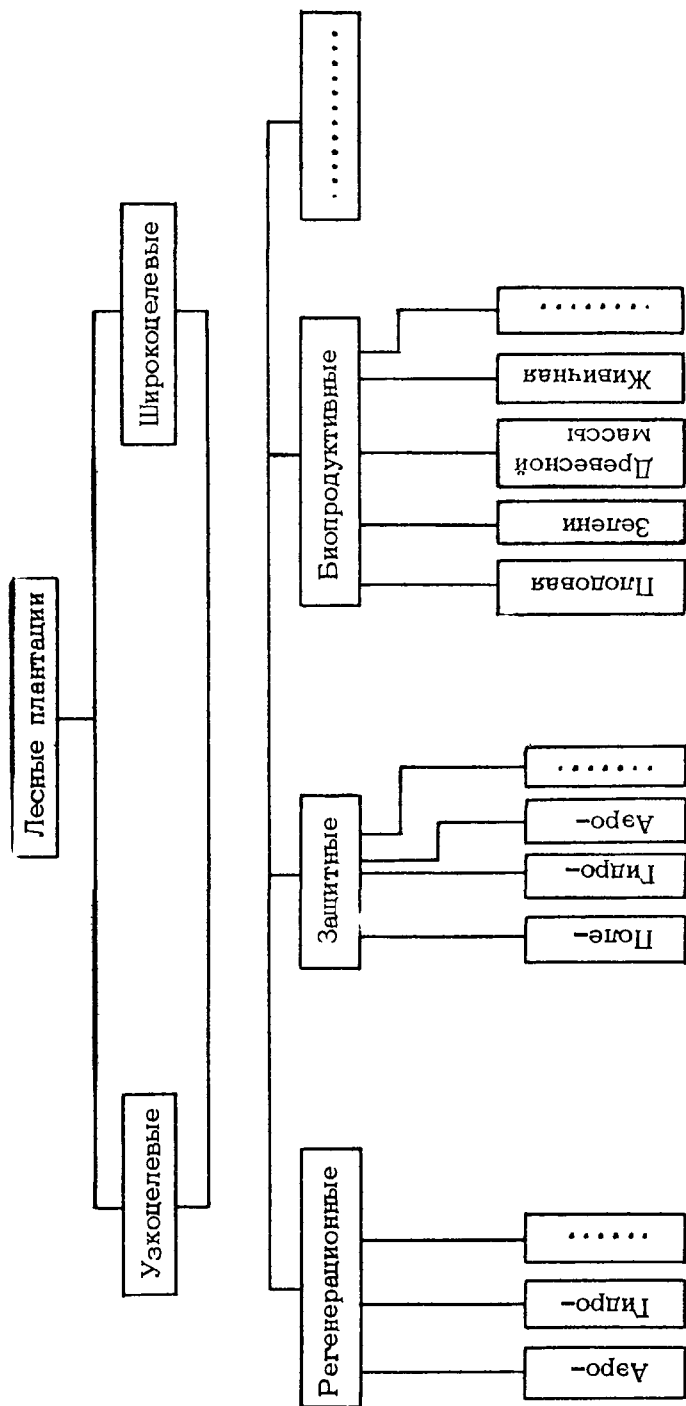
Лесные плантации характеризуют неизбежный исторический переход от экстенсивной к интенсивной форме хозяйствования. Аналогичное явление наблюдалось в сельском хозяйстве знаменуя переход к хлебопашеству. Несмотря на появление новой формы лесного хозяйства, возможности старой далеко не исчерпаны. Более того, именно во имя сохранения естественных лесов с их необозримым разнообразием полезностей, перевода час-

ти их в режим национальных парков и заповедников необходимо скорейшее разрешение вопросов, связанных с плантационным лесным хозяйством.

2. Лесные плантации (ЛП), эти искусственные экосистемы с ярко выраженной целевой направленностью, будут создаваться в первую очередь там, где ощущается острый дефицит в одной или нескольких полезностях леса – древесине, регенерационной функции, производстве некоторых видов продуктов питания и т.п. Общим, определяющим началом у различных ЛП является первичный объект – лес, путем направленного изменения которого, включая деформацию генетических свойств пород, получены те или иные формы ЛП. Деформация первичного объекта – леса, проводимая с целью увеличения той или иной полезности, тесно связана с широтой их круга. Чем выше степень деформации, тем выше выход желаемых полезностей, но тем уже их круг. В этой связи возможно разделение ЛП по степени их искусственного регулирования в первом приближении на широко- и узкоцелевые. Очевидно, что в обозримом будущем в качестве источников сырья для ЦБП мы будем иметь дело с широко-целевыми плантациями. Возможная классификация плантаций по степени регулирования и целям создания приведена на рисунке. Лесные культуры при наличии систематических почвенных уходов могут быть отнесены к широкоцелевым плантациям общего назначения, плодовый сад можно рассматривать как узко-целевую биопродуктивную плантацию. Признаком, позволяющим отнести способ выращивания к плантационному, а культуры к плантационным является наличие искусственного регулирования почвенного плодородия. (Принцип неистощимости почв). В простейшем случае (1) это означает систематическую (механически или химически) обработку почвы.

3. Среди возможных типов ЛП наиболее важную роль в обозримом периоде будут играть ЛП древесной массы, разнообразиями которых являются плантации древесины на баланс, стройлес, пиловочник. Формой существования ЛП сырья будут плантационные лесные предприятия (ПЛП), организуемые для снабжения сырьем промцентров или крупных единичных потребителей – ЦБК, ЛДК.

Сырьевые ПЛП – это индустриальная форма организации лесного хозяйства и лесозаготовок на базе плантационных лесных культур, постоянно воспроизводимых на ограниченной территории с целью непрерывного удовлетворения региональных потребностей в наперед ограниченном круге лесных продуктов.



Возможная классификация лесных плантаций по назначению и степени регулирования

Создание ПЛП требует больших капитальных затрат, период ввода в действие (выход на стационарный режим) составит десятки лет, единичные площади – сотни квадратных километров. Предприятия с такими параметрами в принципе не могут создаваться для удовлетворения случайных или кратковременных дефицитов в снабжении лесопродуктами. Подобная постановка задачи будет противоречить экономическим, биологическим и производственным возможностям ЛП. ПЛП является средством, обеспечивающим долгосрочные, стратегические интересы общества, и именно с этой позиции необходимо рассмотрение проблем, связанных с их созданием.

4. Оборот рубки хвойных пород на первых ЛП в условиях центра Европейской части страны составит десятки лет, что определяет технологическую и экономическую инерционность ПЛП. Для ПЛП этого типа желательна стабильность всех факторов, включая климатические параметры, которые могут вызвать перенастройку в системах выращивания и заготовки. (Принцип стабильности внешней среды).

5. Из возможных, под ЛП должны заниматься наиболее удобные, с точки зрения плодородия, защиты урожая и транспортных связей площади, при этом не приходится рассчитывать на однородность агрофона в пределах ЛП. Наименьшей единицей структуры площади ЛП является парселла или фитополе – участок площади ЛП однородный, с точки зрения существующей технологии создания и выращивания плантационных культур по своим почвенно-климатическим условиям, рельефу местности и типу исходной растительности. В пределах одного фитополя, как правило, должна применяться одна технология выращивания и соответствующая система машин, технологическими параметрами которых определяются наименьшие допустимые размеры фитополей. Территория ЛП в составе ПЛП должна представлять собой совокупность фитополей с необходимыми инженерными сооружениями, объединенных транспортной сетью для прохода лесозаготовительных, лесохозяйственных и транспортных машин. Желательно соблюдение принципа наименьшей композитности, согласно которому в состав ЛП не включаются территории, где должна быть резко отличная от общей технологии выращивания. На ЛП должна быть создана мощная гидромелиоративная сеть двустороннего действия – осушение – обводнение, используемая наряду с развитой системой дорог для защиты урожая (тушение пожаров и прочее.).

6. Сложность и плотность коммуникационных сетей ПЛП яв-

ляется выражением принципа обеспечения условий для активного регулирования роста и защиты растений. Содержание развитой системы коммуникаций, интенсивность процессов выращивания и заготовки определяет достаточно высокую себестоимость плантационной древесины. Можно предположить, что, если ПЛП окажутся экономически выгодными в современных условиях, при современной технике и технологии выращивания и заготовки, то нет оснований опасаться за их рентабельность в будущем.

7. При высокой цене плантационной древесины экономически выгодная дальность ее перевозок крайне мала. Это значит, что ПЛП должны создаваться в первую очередь в безлесных и малолесных районах страны — там, где стоит проблема выбора или ввозить дорогую древесину из-за пределов региона, или — при наличии необходимых условий — климата, почвы, площадей воды — выращивать на месте.

Случай, когда окажется выгодным полностью снабжать предприятие плантационной древесиной, является крайним. В большинстве ЛП заменит собой только весьма удаленных поставщиков, затраты на транспорт от которых велики настолько, что расчетная цена за 1 м^3 от дальнего поставщика будет больше цены за 1 м^3 плантационной древесины. (Действующий механизм усреднения цен по поясам, обезличивающий поставщиков, не меняет существа дела).

Конкурентоспособность ПЛП, возможная лишь при их предельной близости к потребителям, определяет одни из основных принципов их организации — региональное единство спроса и производства полезностей леса.

8. Жесткая зависимость эффективности ПЛП от стабильности условий внешней среды, высокая стоимость и интенсивность производства делает невозможным существование промышленных сырьевых ПЛП в действующих организационных формах лесного хозяйства, приспособленных для экстенсивных методов его ведения. При создании лесных плантационных культур на разрозненных площадях, разбросанных по множеству лесхозов страны, нарушатся два основных принципа индустриального производства — принципы его концентрации и специализации. Высокая стоимость культур будет ничем не оправдана.

9. В отношении ПЛП древесной массы, создаваемых для восполнения стратегического дефицита сырья у ЦБП существуют два способа их привязки к потребителям. Первый заключа-

ется в том, что ЛП создается в качестве сырьевого цеха крупного потребителя древесины (ЦБК, ЛДК и проч.) в непосредственной близости от него и служит ему дополнительным источником сырья. Экономически и организационно она входит в качестве ПЛП в состав этого комбината. На территории ПЛП лесное хозяйство выполняет функции консультации и контроля. Инициатива и средства производства принадлежит комбинату. Второй способ заключается в том, что ЛП создается в непосредственной близости от промышленного центра, который в своей совокупности обладает необходимой стабильностью экономических параметров. Спрос на продукцию ПЛП практически постоянен, но конкретные потребители могут меняться. Во втором случае ПЛП может обладать организационной самостоятельностью. Препятствием к этой форме организации будет отсутствие концентрированных свободных площадей вблизи крупных промцентров. Вероятнее всего эта форма будет встречаться единично.

10. Экономическая иррациональность перевозок продукции из ЛП древесной массы, организационная привязка к потребителям, согласованность с ними целей производства, технологическая и экономическая инерционность, определяют последний синтетический признак этой формы хозяйств – в своем большинстве это будут сырьевые цехи крупных потребителей.

ЛИТЕРАТУРА

1. H. Thomasius. Einige bemerkungen zur holzproduktion in baumplantagen. Teil. I. Informationen 21-0-7-76, Technische Universität Dresden.
2. С.А. Уайльд. Ход роста хвойных посадок в Висконсин в зависимости от почв, Исследовательский бюллетень 262. Август 1965 г. 149 с. США. Пер. с англ. с. в /4/.
3. Проблемы тополевого и вербового хозяйства, Земиздат. Издательство сельскохозяйственной литературы. 1972, 89 с. Болг. Сокр. пер. с болг. см в /4/.
4. Отчет по НИР "Поисково-теоретическая разработка по оценке перспектив ведения лесного хозяйства и лесозаготовок на плантационной основе", АЛТИ, 1975 г. 395 с.

РОЛЬ МОРСКИХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПТИЦ В СТАНОВЛЕНИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕЛКИХ ОСТРОВОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

И.П. Бреслина (Полярно-альпийский ботанический сад -
Институт Кольского филиала АН СССР)

Острова и прилегающее побережье Кандалакшского залива Белого моря находятся в зоне послеледникового и современно-го тектонического поднятия. До начала тектонически обусловленной регрессии бассейна поздне-послеледникового времени вся территория нынешних островов находилась под водой.

В процессе поднятия островов сформировалась их флора и растительность. Морские колониальные птицы, гнездящиеся на островах, во многом способствовали их становлению. Поскольку процесс "рождения" и "роста" островов продолжается и поныне, его можно проследить в пространстве и с некоторой долей смелости интерполировать во времени.

Сегодня наиболее ощутимое воздействие на становление флоры и растительности мельчайших скалистых островов - "баклышей" (в Кандалакшском заливе также островки, в основном скалистые) оказывают гнездящиеся там серебристые чайки - *Larus Argentatus* Pontopp. С гнездовым материалом, взятым с ближайшей к острову суши, они приносят зачатки растений: семена и способные укорениться вегетативные органы. В меньшем количестве зачатки могут также поступать и морским путем.

Попав на очень "молодой" скалистый, лишенный или почти лишенный флоры, остров они могут прорасти и в дальнейшем закрепиться только в скальных трещинах и только в случае соответствия их экологических требований своеобразным и суровым условиям приморских скал. К тому же, в осеннее и ранне-зимнее время укоренившиеся растения нередко смываются сильнейшими штормовыми волнами, а весной еще и одираются напирющими льдами. Поэтому и флористические списки мельчайших островков очень ограничены (чаще всего до 10-15 видов). Однако с поднятием острова ослабевает разрушительное для растений действие моря.

Большое количество птичьего помета вызывает усиленный рост поселившихся в скальных трещинах растений и, как следствие этого, продуцирование большого количества наземной рас-

тительной массы. В наших условиях она не минерализуется, а частично разлагаясь консервируется тут же, на месте, вдоль трещин в виде торфообразной массы. Птичий помет пропитывает все это и способствует созданию естественного компоста, прекрасного субстрата как для процветания ныне существующих, так и для поселения новых растений. Поэтому-то скальная растительность представляет собой лентообразные, приуроченные к скальным трещинам дерновины. Корни вновь здесь поселившихся растений, проникая в эти трещины, способствуют хорошей фиксации на скалах торфянистого слоя.

На некоторых баклышах с плотным чайчьим населением прослеживается процесс смыкания лентообразных дерновин и образования сплошного первичного орнитогенного растительного покрова.

Не исключено, что во время особо сильных штормов, случающихся быть может раз в столетие или даже реже, уничтожается и эта, уже сформировавшаяся растительность вместе со "своим" торфянистым слоем и процесс становления первичного растительного покрова начинается заново. Но постепенно в процессе поднятия суши формирующаяся орнитогенная растительность полностью выходит из-под уничтожающего влияния морских волн.

В связи с образованием лентообразных дерновин вдоль трещин скал, их расширения и, наконец, смыкания заметно расширяется экологический диапазон для закрепления во флоре островка гораздо большего количества видов.

С дальнейшим поднятием островка серебристые чайки перестают гнездиться на участках сплошного сомкнутого (первичного орнитогенного) растительного покрова, поскольку предпочитают занимать для гнездования приморские скалы. В свою очередь это приводит к постепенному обеднению субстрата и исчезновению в растительном покрове орнитофильных растений, поселению вороники и образованию, в дальнейшем вороничной тундрообразной приморской растительности.

Однако всякое заметное вмешательство человека в природу мельчайших островков неизбежно приведет к нарушению, грубому изменению их уникальнейших экосистем.

ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПОТОКИ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ (N, P, K, Ca) В МОДЕЛЬНОМ БАССЕЙНЕ ЮЖНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ

Г. А. Булаткин

Институт агрохимии и почвоведения АН СССР

За последние десятилетия произошло резкое увеличение поступлений в биосферу отходов производственной деятельности человека, что приводит к все большему загрязнению окружающей среды. Так, только с кислотными агентами газового и аэрозольного характера выбрасывается в атмосферу около 0,5 - 1 млрд. т., в том числе сернистого газа и сероводорода в сумме около 300 - 400 млн. т ежегодно. Поступление в атмосферу антропогенных продуктов удваивается каждые 7-8 лет (Ковда, 1976).

Загрязнение окружающей среды приобрело крупномасштабный региональный, а по ряду ингредиентов - глобальный характер. Для оценки состояния окружающей среды по инициативе международных организаций разворачивается глобальная система фоновых наблюдений (ГСМОС). В Советском Союзе в настоящее время организована сеть фоновых станций в семи биосферных заповедниках (Равинский, Колосков, 1978). Одним из них является Приокско-Террасный заповедник, расположенный в южном Подмоскowie, в 80-100 км от больших промышленных агломераций (Тулы, Москвы) и включающий в себя три зоны 1) территория, находящаяся вне сферы хозяйственного использования, охраняемая от вмешательства человека, - собственно Приокско-Террасный государственный заповедник, площадью 5 тыс. га; 2) территория с типичным для зоны естественным ландшафтом, подверженным незначительному воздействию человека, - лесные массивы объединения "Русский лес", общей площадью 75 тыс. га, где проводится минимум лесохозяйственных мероприятий, и 3) экспериментальная полевая станция (ЭПС) Института агрохимии и почвоведения АН СССР - территория, интенсивно эксплуатируемая в сельском хозяйстве (Ковда, Керженцев, 1977).

На экспериментальной полевой станции с 1974 года проводятся комплексные исследования состояния окружающей среды по программе экологического мониторинга. Как известно, ос-

новой целью экологического мониторинга является процесс сбора информации в пространстве и времени о состоянии окружающей среды в глобальном, региональном, национальном и локальном масштабах для того, чтобы на ее основе проводить оценку прошлого и современного состояния окружающей среды и предсказывать тенденции изменений в окружающей среде, имеющие прямое или косвенное значение для человека.

В своих исследованиях мы придерживаемся ландшафтно-геохимического, бассейнового метода, который наиболее результативен при слежении за состоянием природных тел территории суши (Вернадский, 1967; Антипов, 1978; Лундхольм, 1979). Крутоворот химических элементов в ландшафте характеризуется определенной направленностью, приводящей к изменению химического состава и свойств территории, степени устойчивости, открытости данной экосистемы.

Для изучения процессов миграции вещества, происходящих в геохимических ландшафтах, в различной степени подверженных антропогенному воздействию, были выбраны два модельных бассейна: малой р. Таденки, протекающей по территории Приокско-Террасного государственного заповедника, где непосредственная хозяйственная деятельность человека минимальна, и малой р. Любожихи – типичная сельскохозяйственная территория на которой расположены и поля ЭПС. Известно, что малым речным бассейнам свойственна наибольшая реакция на антропогенные воздействия. Любое изменение нагрузки на природную структуру бассейна быстро сказывается на интегральных показателях его функционирования, которыми являются жидкий, ионный и твердый стоки рек. Бассейн р. Любожихи характерен для центра Русской равнины по распаханности территории, литологическому составу почвообразующих пород и геологическому строению. Водосборная площадь реки до створа наблюдений равна 19 км², из которых на долю интенсивно удобряемой пашни приходится 8, леса – 7. Остальные 4 км² находятся под дорогами, лугами, хозяйственными постройками. Территория сложена покровными суглинками, подстилающимися с глубины 2 – 3 м водно-ледниковыми и моренными отложениями. С глубины 8–10 м залегают известняки карбона. Почвенный покров в автономных ландшафтах представлен серыми лесными почвами различной степени смытости (Алифанов, Лошакова, 1975). В подчиненных ландшафтах встречаются различные луговые и дерновые почвы. Процессы почвообразования протекают при промывном или периодически промывном режиме. Грунтовые воды пер-

30

вого водоносного горизонта на водоразделах залегают глубже 15 м. Источниками питания реки служат грунтовые, талые весенние и дождевые воды и глубокий подземный сток.

Коллективом Экспериментальной полевой станции решаются широкие задачи изучения и сопряженного биогеохимического анализа различных природных тел бассейна р. Любожихи: почв, пород, поверхностных и грунтовых вод, атмосферных осадков, почвенного воздуха агроценозов и естественных ценозов для составления исходной экологической характеристики территории и тенденций изменения. Излучается химический состав растений агроценозов и естественных фитоценозов. На водосборе исследуются важнейшие потоки вещества:

1. Поступление химических элементов с атмосферными осадками, регистрируемое путем анализа осадков по следующим параметрам: SO_4^{--} , Cl^- , NO_3^- , HCO_3^- , NH_4^+ , Na^+ , K^+ , P , Ca^{++} , Mg^{++} , pH осадков. Fe, Al, Zn, Cu, Cr, Co, Ni, Mn. Изучается трансформация химического состава жидких осадков пологом агроценозов и лесных фитоценозов.

2. Приход твердых аэрозолей на территорию сельскохозяйственного использования и лесных массивов, химический состав аэрозолей и размер поступления элементов с ними в экосистемы.

3. Ионный и твердый стоки с водосбора, фиксируемые с помощью гидрологического поста на реке, еженедельного отбора и анализа проб воды во время межени и ежедневного — в периоды паводков. Химический анализ проб воды и взвешенных наносов проводится по тем же параметрам, что и атмосферных осадков.

4. Поступление элементов в агроценозы бассейна с удобрениями и семенами.

5. Отчуждение элементов с водосбора с продукцией земледелия и древесиной.

Изучается так же динамика химического состава и уровня грунтовых вод водосбора. На 4-х стационарных площадках проводятся многолетние режимные круглогодичные наблюдения (до глубины 3 м) за температурой почвы, ее влажностью, содержанием CO_2 в почвенном воздухе агроценозов и лесного фитоценоза.

Наблюдения за водным режимом реки в течение пяти лет показали, что расход воды в ней носит ярко выраженный сезонный характер. Образование поверхностного стока в большой степени зависело от продолжительности и интенсивности дождей, сезона года и влажности почв.

Результаты анализов показали, что реакция воды реки обычно слабощелочная ($\text{pH } 8,1 - 8,6$). Изменения pH в нейтральную сторону (до 7,7) наблюдались весной, во время снеготаяния. Количество растворенных веществ в воде было непостоянно и значительно изменялось в течение года. Общая минерализация воды за период наблюдений колебалась от 155 до 497 мг/л и зависела от категории вод, питающих реку. Во время обильного снеготаяния и дождевых паводков в русло поступают менее минерализованные поверхностно-оклоновые и почвенно-поверхностные воды. Минерализация вод реки во время межени была довольно стабильна, на уровне 445 - 485 мг/л. По химическому составу вода относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу. В составе катионов на втором месте по концентрации стоит ион Mg^{2+} . Меньше всего содержится ионов калия и натрия. Однако, оставаясь гидрокарбонатно-кальциевыми, воды реки в разные сроки наблюдений существенно различаются по соотношению ионов в зависимости от условий питания. Содержание Ca^{++} и HCO_3^- подвержено наиболее резкому варьированию в течение года. При этом изменения концентраций этих ионов определяли, в конечном итоге, и динамику суммы растворенных веществ.

В многолетнем эксперименте нами изучались динамика содержания наносов и основных питательных элементов в воде р. Любожихи, размеры потерь биогенов с твердым и ионным отходами. Твердый сток р. Любожихи представляет собой взвешенные частицы, поступающие в реку в основном с поверхностным стоком в результате смыва почвенного покрова. Наименьшая мутность воды в реке была в 1978 г. в периоды зимней и летней межени - около 10 г/м³. Во время весеннего паводка количество взвешенных наносов в воде увеличилось в десятки раз по сравнению с зимней меженью и достигла 506 г/м³. Наблюдалось почти полное совпадение фаз подъема, пика и спада водности и мутности. С водосбора смывается значительное количество твердых наносов. Так, в 1978 г. суммарный твердый сток (без учета ливня 6-7 августа) составил 182,4 т., а модуль твердого стока в расчете на активную поверхность, определяемую как разность между общей площадью и суммой площадей леса, расположенных в бассейне, был равен 15,2 т/км². Распределение стока наносов внутри года отличалось большой неравномерностью. Повышенное содержание твердых частиц в период весеннего паводка и большая водность приводят к тому, что обычно около 90% твердого стока выно-

сится рекой во время половодья. Однако в 1978 г. картина резко отличалась от предыдущих лет исследований. В этом году во время ливня, прошедшего 6 - 7 августа, выпало 126,2 мм осадков. В связи с такой интенсивностью и экстремальным количеством осадков наблюдался большой поверхностный сток, в котором содержание взвешенных наносов 7 августа было равно 1227 г/м^3 . За период дождевого паводка 6 - 8 августа с водосбора смыто около 1767 т твердого вещества. Всего за год вынесено 1951 т взвешенных наносов или 102 т/км^2 модельного водосбора. В условиях расчлененного рельефа центра Русской равнины длительное распахиwanie почв склонов без соблюдения комплекса противоэрозионных мероприятий привело к значительному развитию эрозии. Наглядным примером отрицательного влияния водной эрозии на почвенный покров этой зоны служит территория Экспериментальной полевой станции. Детальным почвенным картированием выявлено, что смыв почв на склонах достигает 30 - 80 см. Содержание гумуса в эродированных серых лесных почвах ниже, чем в пахотных горизонтах несмытых почв (Алифанов, 1979).

Исследование динамики содержания макроэлементов в воде водотока позволило выявить закономерности формирования химического состава речных вод и размеры выноса основных питательных веществ. Концентрация иона калия в воде реки во время летней и зимней межени была довольно постоянна и определялась низким его содержанием в грунтовых водах. В период весеннего половодья и дождевых паводков концентрация иона калия резко увеличивалась. Максимальное количество его в воде реки обнаружено в начале половодья ($5,5 \text{ мг/л}$). Такая закономерность в изменении содержания иона калия объясняется вымыванием его главным образом из растительных остатков на водосборе в первые дни весеннего паводка (Заславская, Цыцарин, 1975). Помимо этих естественных источников поступления K^+ , он может появляться в речных водах при смыве калийсодержащих удобрений.

Расчеты показали, что в целом за 1978 г. с водосбора вынесено около 9,56 т калия в ионной форме, причем 26,7% - во время весеннего половодья и 47,4% - в летний паводок 6-8 августа. С твердым стоком потери калия за этот же год составили 40,5 т. Минеральный азот в воде реки присутствовал главным образом в нитратной форме. Его содержание подвержено той же закономерности, что и калия: с появлением поверхностного стока на водосборе концентрация нитратов в воде

значительно увеличивалась. Максимальное содержание нитратов в речной воде обнаружено в пик весеннего половодья: 2,62 мг/л. Концентрация нитратов в воде в период летней межени составила в среднем 0,7 мг/л. Во время зимнего периода содержание нитратного азота в воде существенно повышалось по сравнению с летней меженью и позднеосенним периодом, что может быть связано с прекращением вегетации растений агроценозов и естественных фитоценозов, ослаблением потребления минерального азота и поступлением нитратов в почвенно-грунтовые воды. Однако к весне концентрация нитратного азота в воде реки постепенно снижается до осеннего уровня, что объясняется промерзанием почвенной толщи, подтягиванием нитратов из нижележащих слоев к фронту промерзания и питанием реки в конце зимнего меженного периода только грунтовыми водами. Среднегодовая концентрация нитратов в воде в 1978 г. составила 1,4 мг/л. С ионным стоком за 1978 г. вынесено за пределы водосбора 1,11 т $N-NO_3$, или в среднем по 60 кг с 1 км². В то же время с взвешенными наносами потери составили 4,88 т общего азота, что в расчете на 1 км² равняется 250 кг. Водорастворимый фосфор в воде изучаемой реки в меженные периоды отсутствовал и появлялся во время весеннего и летних дождевых паводков, когда максимальная его концентрация достигла 0,16 мг P/л. Отмечена положительная зависимость между содержанием взвешенных наносов в воде реки и количеством водорастворимого фосфора. За 1978 г. с водосбора склоновыми водами вынесено 126 кг водорастворимого фосфора. С твердым стоком размеры потерь фосфора составили величину в 3,7 раза большую – 468 кг или 24 кг с 1 км² территории водосбора.

Для вероятностно-статистического обоснования выбора территории в качестве биосферного заповедника проводится подробное изучение химического состава атмосферных осадков, как наиболее мобильного из природных тел. С целью выяснения пределов колебания содержания микро- и макрокомпонентов в осадках на первой стадии наблюдений проводились анализы каждого дождя и каждого снегопада. Были сконструированы специальные осадкосборники, позволяющие собирать пробы каждого выпада. Конструкция приборов и методика отбора описаны (Булаткин, 1978). Осадкосборники установлены на водораздельной части бассейна реки. Приемная поверхность расположена на высоте 2 м от почвы, постоянно покрытой многолетней травянистой растительностью. Применялась защита от птиц.

Особое внимание уделялось исследованию многолетней динамики содержания в осадках микроэлементов (Zn, Mn, Cu, Fe, Co, Cr, Ni, Al) и наиболее сильных макрополлютантов и параметров, характеризующих загрязнение окружающей среды (pH, SO_4^{2-} , Cl^- и др.). При систематических исследованиях установлена значительная временная динамичность химического состава атмосферных осадков (табл. 1). По химическому составу осадки, выпадающие на территории биосферного заповедника, относятся в основном к сульфатно-кальциевому типу, иногда к гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому. Их общая минерализация за годы наблюдений колебалась от 4,1 до 48,8 мг/л. Выявлена большая изменчивость состава осадков по содержанию макро- и микроэлементов (Булаткин, Максимович, 1978; Булаткин и др., 1979). Ионный состав характеризовался пестротой, причем в снеге преобладал ион SO_4^{2-} .

С атмосферными осадками поступает значительное количество такого биогена как кальций: от 0,94 до 2,2 т/км².

В осадках летних месяцев во все годы содержание сульфат-иона было значительно ниже, чем в твердых осадках. Пробы осадков различной концентрации SO_4^{2-} за период с 1975-1978 гг. распределились следующим образом: с содержанием до 7 мг/л - 61,9% от 181 проанализированной пробы, от 7 до 14 мг/л - 29,8%, от 14 до 21 мг/л - 5,5%, от 21 до 28 мг/л - 2,2%, больше 28 мг/л - 0,6%. Средняя концентрация иона SO_4^{2-} в осадках была равна 8-9 мг/л, что соответствует характерному значению концентрации иона в осадках центральных областей России.

Содержание $\text{SO}_4^{2-} > 14$ мг/л в атмосферных осадках не превышает 10% от проанализированных проб. Тем не менее высокие концентрации сульфатов, наблюдаемые в отдельных дождях и снегопадах, могут отрицательно влиять на чувствительные компоненты экосистем биосферного заповедника.

Известно, что незагрязненные атмосферные осадки имеют pH ~ 5,7. В настоящее время отмечено прогрессирующее подкисление осадков во многих индустриально-развитых странах. Это происходит в основном за счет поступления в воздушную среду больших количеств промышленных кислотных агентов в виде газа и аэрозолей. Повышение содержания в атмосферных осадках поллютантов зависит от насыщенности местности промышленными объектами и автотранспортом (Вакулин, Джувеликян, 1977; Alajosne, 1971; Thomas, Maugh II, 1977), однако наблюдается и перенос их воздушными массами на большие расстояния (Ottar, 1976).

Таблица 1

Динамика химического состава атмосферных осадков в
1978 году

Показатели	Проанализированные пробы, число	Пределы колебаний содержания	Среднеарифметическое	Среднеквадратичное отклонение	Коэффициент варьирования, %
HCO ₃ ⁻	61	0-18,3	2,9	4,41	152
Cl ⁻	61	0-12,1	3,7	2,94	79
SO ₄ ⁻	61	0-18,0	6,7	4,82	72
NO ₃ ⁻	64	0-1,9	0,17	0,38	226
Ca ⁺⁺	61	0-7,9	2,6	2,21	85
Mg ⁺⁺	61	0-2,9	0,4	0,61	152
K ⁺	62	0-1,9	0,3	0,35	117
Na ⁺	62	0-2,2	0,7	0,47	67
NH ₄ ⁺	62	0-4,6	1,0	1,05	105
Сумма ионов	61	4,1-48,8	23,1	37,26	162
pH	62	3,7-7,9	5,1	1,17	23

В атмосферных осадках, выпадающих на территории биосферного заповедника, установлена значительная изменчивость концентрации ионов водорода. За годы наблюдений pH осадков изменялся в широких пределах от 3,7 до 7,9. Распределение значений pH атмосферных осадков приведено в табл. 2. Из данных таблицы видно, что в 1975 г. 95,6% проб осадков имело pH от 5,1 до 7 единиц. Осадки с pH 4,1 - 5,0 занимали незначительную долю - 4,3% от всех проб осадков. Однако в 1976 г. количество кислых осадков уже составило 23,5%, а в 1977 г. - 50,7%. Осадки 1978 г. характеризуются уже появлением выпадов с pH ниже 4,0. За период 1975-1978 г. концентрация иона H^+ была определена в 187 пробах осадков.

Такая большая выборка дала возможность обработать данные наблюдений статистически и выявить ряд закономерностей и тенденций. Выявлено, что зависимость концентраций водородных ионов в атмосферных осадках от времени (в пределах 1975 - 1978 гг.) описывается линейным уравнением: $y = 6,187 - 0,001x$,

где: y - отрицательный логарифм концентрации водородных ионов в осадке (pH),

x - дни наблюдений.

Таким образом, за период исследований (с 1.1.1975 по 31.XII.1978 г.) кислотность атмосферных осадков в среднем увеличилась на 1,5 единиц pH. Выпадение кислых осадков способствует подкислению ландшафтов и вымыванию значительного количества катионов из растений и почв ландшафтов. Так, основные потери кальция с изучаемого водосбора с поверхностным стоком происходят в ионной форме. Вынос кальция с твердым стоком составил гораздо меньшую величину. Содержание аммонийного азота в дожде и снеге было выше, чем нитратного. В летних осадках нитраты обычно отсутствовали или обнаруживались "следы". Сумма минеральных форм азота, приведенных с атмосферными осадками в экосистемы биосферного заповедника, слабо изменялась по годам, находясь в пределах 230 - 440 кг/км² в год. В среднем за 1975 - 1978 гг. с осадками поступило 350 кг/км² минерального азота.

Таблица 2

Распределение значений pH атмосферных осадков по годам, %

pH осадков	Годы			
	1975	1976	1977	1978
3,1-4,0	-	-	1,4	23,8
4,1-5,0	4,3	23,5	50,0	36,5
5,1-6,0	30,4	32,4	25,0	23,8
6,1-7,0	65,2	38,2	22,1	4,7
7,1-8,0	-	5,9	1,5	11,1

Исследованиями выявлено, что ежегодно вместе с атмосферными осадками поступает в среднем 170 кг/км^2 калия с колебания от 120 до 220 кг/км^2 . Общий водорастворимый фосфор в осадках обнаруживается в отдельных выпадах. За 1978 г. поступление этого элемента этим путем равнялось только 4 кг/км^2 .

Таким образом, в многолетних исследованиях выявлена исходная экологическая характеристика территории района Экспериментальной полевой станции ИАП АН СССР по ряду параметров. Установлены закономерности динамики химического состава по макро- и микроэлементам атмосферных осадков, поверхностных и грунтовых вод, размеры и формы поступления и стока химических элементов с модельного бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

- Алифанов В.М., Лошакова Н.А. Опыт детального картирования почв Нечерноземной зоны РСФСР. Проспект ВДНХ. М., Наука, 1975.
- Алифанов В.М. Изменение серых лесных почв при сельскохозяйственном использовании. - Почвоведение, 1979, № 1, с. 37-47.
- Антипов А.Н. Речные бассейны как полигоны экологического мониторинга. - В сб.: Опыт и методы экологического мониторинга. Пушкино, 1978, с. 22-26.
- Булаткин Г.А. Техника отбора проб атмосферных осадков в комплексной программе экологического мониторинга. В сб.: Опыт и методы экологического мониторинга. Пушкино, 1978, с. 141-147.
- Булаткин Г.А., Максимович Ю.А. Мониторинг содержания некоторых микроэлементов в атмосферных осадках юга Московской области. - В сб.: Опыт и методы экологического мониторинга. Пушкино, 1978, с. 196-201.
- Булаткин Г.А., Дмитрикова Л.К., Максимович Ю.А. Динамика содержания минерального азота в атмосферных осадках Пушкинского региона. - В сб.: Круговорот и баланс азота в системе почва-удобрение-растение-вода. М., Наука, 1979, с. 298-302.
- Вакулин А.А., Джувеликян Х.А. Геохимическое влияние выбросов в промышленности и автотранспорта на окружающую среду. - В сб.: Геохимия ландшафтов и борьба с загрязнением природной среды. М., 1977, с. 7-9.

- Вернадский В.И., Биосфера. М., Изд-во АН СССР, 1967, с. 345.
- Заславская М.Б., Цыцарин Г.В. Натрий и калий в стоке малых рек (на примере притока Можайского водохранилища). Водные ресурсы, 1975, № 5, с. 33-42.
- Ковда В.А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушения человеком. - В сб.: Биогеохимические циклы в биосфере. Материалы VII Пленума СКОПЕ. М., Наука, 1976, с. 35.
- Ковда В.А., Керженцев А.С. Комплексные исследования в Пушинском биосферном заповеднике. - В сб.: Биосферные заповедники. Труды I советско-американского симпозиума. Л., Гидрометеиздат, 1977, с. 140-145.
- Лундхольм Б. Использование малых водосборов в целях мониторинга окружающей среды. - В сб.: Изучение загрязнения природной среды и его влияние на биосферу. Л., Гидрометеиздат, 1979, с. 21-24.
- Равинский Ф.Я., Колосков И.А. Мониторинг загрязняющих веществ на фоновых станциях в биосферных заповедниках. - В сб.: Опыт и методы экологического мониторинга. Пушино, 1978, с. 148-152.
- Alajosné B. Nehány, adat a magyarországi csapadékvizek nitrogén tartalmához-Agrokémia és talaj, 1971, 20, № 3, p. 323-328.
- Ottar B. Long range transport of air pollutants in Europe. Internat. conference on the effects of acid precipitation Telemark, Norway, June 14-19, 1976.
- Thomas H. Maugh II. Sulfuric acid cars: a problem that never materialized.-Science, 1977, v. 198, № 4314, p. 280-284

О ЗАДАЧЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

В.В. Галицкий

Системный подход при моделировании фитоценологических объектов должен выражаться не только и не столько в перечислении и учете всех мыслимых аспектов объекта, но, что более важно, в установлении и использовании естественной иерархии этих аспектов (например, в соответствии с пространственными и временными масштабами).

К моделированию растительных сообществ целесообразно подходить с позиций принципа "минимального угла зрения" (Галицкий, Готов, Тюрюканов, 1977; Галицкий, Тюрюканов, 1977), то есть строить последовательный ряд моделей, начинающийся с возможно более общей модели, обладающей минимальной структурой и учитывающей лишь тот минимум свойств объекта, без которого рассмотрение объекта теряет смысл. Можно думать, что обычно этот набор свойств должен основываться на законах сохранения. Создаваемый ряд моделей соответствует последовательному "приближению" к объекту — увеличению "угла зрения", производимому таким образом, что на каждом "шагу" (в каждой модели ряда) учитываются только те свойства объекта, которые "видны" с данного "расстояния". Естественным продолжением высказанных соображений может рассматриваться и представление о сетях, построенных из рядов моделей некоторого биогеоэкологического объекта. В некоторых случаях процесс "приближения" к объекту можно трактовать буквально. В других ситуациях ответы на вопросы — что считать "расстоянием" до объекта и как сравнивать эти "расстояния", какие свойства объекта на каком "расстоянии" различимы и другие — должны представлять собой самостоятельную и, может быть, методологическую, задачу.

Существенным методологическим преимуществом рядов моделей можно считать то, что для каждой следующей модели из данного ряда мы уже знаем поведение моделируемого объекта на более общем уровне рассмотрения, что само по себе делает более основательной процедуру построения и анализа модели данного "шага". Примером ряда моделей может служить ряд, начинающийся с работы Г.Ф.Хильми (Хильми, 1968) об анализе динамики запаса насаждений с позиций энергетического баланса территории, занятой чистым одновозрастным древостоем. Соответствующая модель — модель "минимального угла зрения" с успехом применялась самим Г.Ф. Хильми для обработки таблиц хода роста, которые, как известно, довольно редко отражают особенности динамики конкретного древостоя. Очевидно, что без учета многочисленных видов структур (геометрическая, возрастная, видовая и т.п.) нельзя понять и описать динамику сообщества, особенно на временных промежутках, на которых эти структуры интенсивно меняются, а внешний энергетический баланс остается практически неизменным. В следующей модели в ряду моделей сообщества, соответствующем, в значительной мере, буквальному "приближению" к объекту (учету его гео-

метрической структуры), древостой рассматривается состоящим из деревьев, неким способом размешенных на территории. Динамика биомассы дерева, обладающего определенной площадью для роста, описывается моделью (Галицкий, Комаров, 1978, 1979), которая может в свою очередь рассматриваться как первая в соответствующем ряду моделей растения. Суть модели сообщества (Мирошниченко, 1955; Галицкий, Комаров, 1976) состоит в том, что растения, эффективная площадь роста которых мала, отмирают, а связанная с ними территория переделывается некоторым способом между их соседями.

Следует отметить, что построение и анализ моделей позволил более отчетливо сформулировать смысл некоторых обычно употребляемых в фитоценологии характеристик растения. В частности, оказалось, что под биомассой растения следует понимать, по крайней мере, в рамках модели, ту часть полной его массы (фитомассы), в которой имеет место значимый обмен веществ (Галицкий, Комаров, 1978). Легко можно себе представить, что фитомасса и биомасса растения, которые количественно могут сильно различаться должны играть весьма разные роли как в физиологических процессах, так и в процессах круговорота веществ. Другое весьма важное для построения модели представление о свободно растущем дереве — (Галицкий, Комаров, 1974, 1976, 1978) может быть, на наш взгляд использовано и для характеристик условий местообитания сообщества, то есть бонитета территории (Сукачев, 1931, стр. 93).

Анализируя модель сообщества, обладающего геометрической структурой, целесообразно рассмотреть сообщество с наиболее простой такой структурой — геометрически почти однородное сообщество (Галицкий, 1979). Под однородным сообществом понимается сообщество, состоящее из генотипически одинаковых растений одного возраста, расположенных на однородной территории исходно геометрически правильным образом (например, квадратная решетка). Из модели следует, что при достаточной густоте в таком сообществе в некоторый момент времени из-за коллективного самоугнетения должно произойти одновременное массовое отмирание растений (в идеальном случае всех сразу). Реально даже культурные сообщества в том или ином отношении не вполне однородны, а естественные сообщества весьма неоднородны, что приводит к более или менее постепенному их изреживанию и, как следствие, к S-образности кривых, например, хода роста объемов средних модель-

ных деревьев естественных древостоев, обычно приводимых в литературе.

В почти однородных сообществах при достаточной их густоте, как следует из модели, к некоторому возрасту почти все растения сообщества должны попасть в угнетенное состояние и биомасса каждого из них начнет уменьшаться. Вследствие наличия некоторой неоднородности (например, достаточно узкое распределение растений по величине площади роста, приходящейся на растение) часть растений успеет несколько раньше отмереть или настолько ослабнуть, что за их счет их соседи фактически смогут увеличить свои площади роста и биомасса каждого из них может снова увеличиваться. При определенных условиях такие явления коллективного самоугнетения и изреживания могут повториться, то есть в почти однородном растительном сообществе возможно возникновение кооперативных колебательных изменений биомассы членов сообщества (Галицкий, 1979). Следует указать, что в литературе опубликованы данные опытов, которые можно рассматривать как подтверждение этого вывода (Heilman and others, 1977; Tomley 1976), хотя авторы работ при математической обработке результатов наблюдений традиционно сгладили ясно видимые колебательные изменения.

В сезонах 1977 и 1978 гг на Калужской опытной станции и в Пущине были проведены микрополевые опыты с сообществами *Avena Sativa* *), причем были предприняты специальные меры для обеспечения максимально возможной однородности сообществ (Галицкий, Никитишена, 1979). Опыты отличались друг от друга шагом посадки растений в узлы квадратной решетки и двумя уровнями вносившихся минеральных удобрений NPK. Из сообществ каждого опыта брались выборки растений, для которых определялась сырая надземная фитомасса. Динамика средних по выборке показывает наличие колебательных изменений, причем различия между соседними максимальными и минимальными значениями фитомассы для каждого опыта согласно t -критерию статистически достоверны.

Из наличия колебательных изменений биомассы растений сообщества, связанных с его определенной однородностью, можно сделать нетривиальный вывод о влиянии удобрений на хозяйственно ценный урожай — зерно — таких сообществ. Извест-

*) В опытах принимали участие И.А. Никитишена и В.И. Никитишен.

но (Ничипорович, 1956. Yoshida, 1972) наличие достаточно четкой положительной корреляции между общей сухой массой и хозяйственным урожаем (зерно, в частности) посева. Время образования и созревания зерна растения определяется (Yoshida, 1972) условиями окружающей среды (в частности, температурным режимом), а динамика биомассы и, следовательно, значение биомассы растения определяется еще и геометрической структурой сообщества. В зависимости от сочетания этих факторов могут иметь место ситуации, когда при большей дозе удобрений растения однородного сообщества ко времени образования и созревания зерна будут иметь меньшую величину биомассы, а, следовательно, и меньший урожай зерна. Таким образом влияние геометрического фактора (или точнее, фактора однородности сообщества) делает эффект удобрений не столь однозначным как это обычно предполагается. Здесь следует напомнить что В.Н. Сукачев (Сукачев 1938, стр. 156) указывал, что улучшение условий местопроизрастания растительного сообщества, вопреки ожиданиям, ведет к усилению "борьбы за существование" между его членами. Современная тенденция технологии сельскохозяйственного производства направлена на создание однородных сообществ и, следовательно, учет и использование достаточно тонких свойств таких сообществ необходимы и могут позволить получать урожай при меньших затратах, например, удобрений и семенного материала. Можно полагать, что результаты построения и анализа рядов моделей растительных сообществ будут способствовать конструктивной оценке возможных направлений сельскохозяйственного производства: закрытые системы, более точное предсказание погоды, поливариантная организация сообществ и т.п.

Учитывая сказанное, легко видеть, что в связи с таким направлением моделирования возникает необходимость в подробном изучении свойств различных точечных структур на площади (Комаров, 1979) и, в частности, полигональных мозаик Вороного, с помощью которых можно определить то распределение площадей роста в сообществе, о котором говорилось выше. Существенен и неясен также вопрос о способе передела площадей роста отмерших растений между соседями — способе описания в модели конкуренции растений за площадь роста.

На основании предыдущего можно представить ближайшие следующие "шаги" в построении некоторых рядов моделей растительного сообщества, о которых говорилось. Так возможно учесть форму полигона и расположение на нем растения, что-

бы адекватно описывать ситуации роста на узких и длинных полигонах, достаточно большой площади. Далее возможен учет азимутальной структуры растения и ее зависимости от пространственного расположения соседней.

Другой ряд моделей можно построить, если учесть вертикальную структуру растения – двуслойная пленка живого вещества.

Соответственно строятся ряды моделей сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

1. Галицкий В.В., 1979, О коллективном самоугнетении в однородном растительном сообществе и колебательных изменениях биомассы его членов, ДАН, т. 246, № 4, стр. 1013–1015.
2. Галицкий В.В., Глотов Н.В., Тюрюканов А.Н., 1977, Теоретические предпосылки математического моделирования почвенно-биогеоценотических процессов. В сб.: Почвоведение и агрохимия, стр. 203–208, Пушино.
3. Галицкий В.В., Комаров А.С., 1974, Несвободный рост биомассы организма, с. 8, Пушино.
4. Галицкий В.В., Комаров А.С., 1976, Дискретная модель популяции деревьев. В сб. Моделирование почвенных процессов и автоматизация их последования, стр. 91–106, Пушино.
5. Галицкий В.В., Никитишена И.А., 1979, Об организации экспериментальных однородных растительных сообществ. В сб.: Экспериментальная биогеоценология и агроценозы. Наука, М.
6. Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н., 1977, Методологические предпосылки моделирования биогеоценотических процессов. В сб.: Структура науки и механизм возникновения нового знания, стр. 46–55, Обнинск–Москва.
7. Комаров А.С., 1979, Марковские поля и растительные сообщества. В сб.: Взаимодействующие марковские процессы и их применение в биологии, Пушино, стр. 6–24.
8. Мирошниченко Г.В., 1955, Теория и методика изучения внутривидовой конкуренции у растений. Бот. Журн., т. 40, № 3, с. 408–410.
9. Ничипорович А.А., 1956, Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Изд-во АН СССР, М.
10. Сукачев В.Н., 1931, Руководство к исследованию типов лесов. В кн.: Избранные труды, 1. Л., 1972.

11. Сукачев В.Н., 1938, Основы лесной геоботаники. В кн.: Избранные труды, 1, Л., 1972.
12. Хильми Г.Ф., 1957, Теоретическая биофизика леса. Изд-во АН СССР, М.
13. Heilman J.L., Kanemasu E.T., Paulsen G.M., 1977. Estimating drymatter accumulation in soy-bean, *Can.J.Bot.*, v. 55, №16, 2196
14. Tornley J.H.M. 1976, *Matematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, p. 318
15. Yoshida, 1972, *Physiological Aspects of Grain Yield*. In: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 23: 437-64

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МОРСКОЙ ВОДЫ И ОСАДКОВ.

И.Е. Мишустина, Институт микробиологии АН СССР,
Москва,

Исследование микро- и ультраструктуры морской воды и осадков представляет интерес в связи с тем, что более 90% органического углерода в морской воде сосредоточено во фракции, проходящей через поры мембранного фильтра, имеющие диаметр 0,4 мкм, а в морских осадках заключено более трети органического вещества нашей планеты.

В 1969 году нами начаты систематические наблюдения под электронным микроскопом вначале осадков литоральной отмели Баренцева моря и фосфоритовых конкреций шельфа Юго-Западной Африки, затем морской воды из различных районов океана (Мишустина, 1973; Мишустина и Смирнова, 1973; Мишустина и др., 1976). Результаты этих исследований привели к обнаружению "миниклеток" бактерий, имеющих объем 0,04 мкм³, и ультраформ органической природы. Наиболее часто встречаются и повсеместно распространены сферические формы, диаметр отдельных сфер которых равен 10-90 нм. Помимо этого обнаружены пленчатые и палочковидные формы, а также ультраглобулы, способные образовывать конгломераты.

В качестве рабочей гипотезы нами выдвигается предположение, что сферические формы представляют собой фильтрующиеся L-формы бактерий. Эти формы хорошо известны для ряда патогенных и непатогенных бактериальных культур и, вероятно, имеют широкое распространение (Кац, 1980). Условия существования в морской воде и осадках возможно приводят к тому,

что бактериальные клетки теряют способность образовывать клеточную стенку.

Малые количества бактерий в морской воде, численность которых в олиготрофных водах океана не превышает численности клеток в воде артизианских колодцев, могут быть объяснены присутствием их фильтрующихся L-форм, "Скляночный эффект", выражающийся в резком повышении численности бактериальных клеток в изолированных пробах морской воды, может быть результатом реверсии L-форм в обычные бактериальные клетки.

Таким образом, электронномикроскопические исследования морской воды и осадков ставят перед микробиологами вопрос о форме существования бактерий в океане, как своеобразной среде обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- И.Е. Мишустина, 1973, Изв. АН СССР, сер. биол., 2.272-274.
И.Е. Мишустина и Е.И. Смирнова, 1973, Изв. АН СССР, сер. биол., 1.138-141.
И.Е. Мишустина, Э.Я. Россова и М.В. Батурина, 1976, Изв. АН СССР, сер. биол., 6.840-849.
Л.Н. Кац, 1980 / доклад, устное сообщение/.
I.E. Mishustina, 1973. Bull. Res. Comm./Stockholm/.

РАСШИРЕНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ "СЕЛЕКЦИОНИСТСКОГО" ПОДХОДА В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКЕ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МОДЕЛЕЙ, УЧИТЫВАЮЩИХ НАЛИЧИЕ БРАЧНЫХ ПАР

О.З. Каганова Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР, Новосибирск

М.Д. Корзухин Лаборатория мониторинга природной среды
и климата Госкомгидромета и АН СССР, Москва.

1. Многие теоретические представления популяционной генетики формировались в сфере математического моделирования. Например, такие понятия, как приспособленность, генетический груз популяции, сверхдоминирование или неполное доминирование аллеля имеют чисто модельное происхождение. В то же вре-

мя, для одного из двух ведущих концептуальных подходов в популяционной генетике; "селекционистского", объясняющего наблюдаемое в природе генетическое разнообразие действием отбора, характерно наличие ряда противоречий между его теоретическими положениями и существующими эмпирическими данными. (Основным источником этих противоречий [6] является представление о том, что для поддержания полиморфизма по двухаллельным локусам за счет постоянного отбора необходимо сверхдоминирование, то есть большая, по сравнению с гомозиготами, приспособленность гетерозигот, и что при промежуточной их приспособленности полиморфизм невозможен). В такой ситуации требует пристального внимания модельный фундамент "селекционистской" гипотезы.

II. В основании математической популяционной генетики лежит классическое уравнение динамики частоты 2-аллельного гена в панмиксной менделеевской популяции и его обобщения [1]. При выводе этих уравнений предполагается, что формирование зигот следующего поколения происходит при слиянии женской и мужской гамет из их общепопуляционного пула. Существование такой общепопуляционной панмиксии гамет очевидно для большинства растений и ряда водных животных, но считается [7, 13 и др.], что она реализуется и в популяциях с попарным оплодотворением особей, если имеется панмиксия особей и панмиксия гамет у каждой родительской пары. Однако, как было показано нами раньше [2], при различии генотипов по плодовитости это не верно.

III. Адекватным описанием популяций, размножающихся с образованием брачных пар, являются уравнения динамики генотипов, в которых существование пар учитывается явно. Для двухаллельного локуса они имеют вид [2, 9]:

$$x(t+1) = \frac{1}{N(t)} [a_1 x^2(t) + a_2 x(t)y(t) + a_3 y^2(t)];$$

$$y(t+1) = \frac{1}{N(t)} [a_4 x(t)y(t) + a_5 y^2(t) + a_6 x(t)z(t) + a_7 y(t)z(t)]; \quad (1)$$

$$z(t+1) = \frac{1}{N(t)} [a_8 y^2(t) + a_9 y(t)z(t) + a_{10} z^2(t)],$$

где x, y, z - численности генотипов $\{11\}, \{12\}, \{22\}$ соответственно; $N = x + y + z$. Коэффициенты a_i являются функциями от параметров, характеризующих процесс воспроизводства популяции, и имеют тот или иной вид, в зависимости от введен-

ных в рассмотрение генетических механизмов. Часто способ представления a_i имеет формально-математический характер; например, предполагается, что потенциальная плодовитость брачных пар аддитивно [17] или мультипликативно [12, 16] зависит от параметров самки и самца. Нами цикл размножения популяции рассматривался в виде последовательности "элементарных" стадий [2, 3], аналогично тому, как это сделано при выводе классических уравнений В.А. Ратнером [8]. Такой подход привел к "механизменному", а не формальному определению a_i с учетом дифференцированной по генотипам плодовитости особей, отбора гамет и отбора зигот, могущего зависеть от генотипов и зигот, и их родителей. "Механизменное" представление параметров делает ясной биологическую интерпретацию условий существования различных динамических эффектов, возможных в модели (1).

Между классическими "гаметными" моделями и "генотипическими" моделями типа (1) существует довольно четкое разделение "сфер влияния". Вторые из них применяются, как правило, или при исследовании эколого-генетических взаимодействий [9, 19], или при изучении популяционных последствий взаимодействия генотипов родителей и потомков, например, антигенной несовместимости матери и плода [14, 15].

IV. Поскольку нас интересовало, как изменятся возможности объяснения наблюдаемого в природе генетического разнообразия с позиций "селекционистского" подхода, если отказаться от классического предположения об общепопуляционной панмиксии гамет, и использовать модель (1), то мы исследовали эту модель при тех формах отбора, которые традиционно изучались в рамках "гаметических" моделей. Это отбор по жизнеспособности (характеризуется параметрами a^{ik} - вероятностями выживания зигот $\{ik\}$ к следующему циклу размножения) и по плодовитости (характеризуется величинами h_{ik} - размерами гаметопродукции генотипов $\{ik\}$). Одновременное действие этих двух форм отбора задается в модели (1) следующими значениями коэффициентов [3]:

$$\begin{aligned} a_1 &= a^{11} h_{11}, \quad a_2 = \frac{1}{2} a^{11} (h_{11} + h_{12}), \quad a_3 = \\ &= \frac{1}{4} a^{11} h_{12}, \quad a_4 = \frac{1}{2} a^{12} (h_{11} + h_{12}), \quad a_5 = \frac{1}{2} a^{12} h_{12}, \\ a_6 &= a^{12} (h_{11} + h_{22}), \quad a_7 = \frac{1}{2} a^{12} (h_{12} + h_{22}), \quad a_8 = \frac{1}{4} a^{22} h_{12}, \\ a_9 &= \frac{1}{2} a^{22} (h_{12} + h_{22}), \quad a_{10} = a^{22} h_{22} \end{aligned}$$

Для

исследования динамики генетической структуры удобно перейти от численностей генотипов к их частотам; тогда система описывается двумя уравнениями (например, для частот гомозигот). Результаты качественного анализа модели изложены в работах [3, 4, 5], здесь же мы рассмотрим биологический смысл полученных результатов.

1. Если действует только одна из двух названных форм отбора, то динамика генетической структуры качественно не отличается от предсказываемой классической моделью [1], поэтому следующие пункты относятся к случаю взаимодействия этих форм отбора.

2. Динамика генетической структуры зависит не от произведения параметров жизнеспособности (a^{ik}) и плодовитости (h_{ik}), то есть классических коэффициентов приспособленности $g_{ik} = a^{ik} h_{ik}$, а от a^{ik} и h_{ik} по-отдельности. На необходимость учета в популяционных исследованиях этих двух компонент приспособленности указывал Т.Праут [18]. Роли a^{ik} и h_{ik} в детерминации генетической структуры или сравнимы, или, при определенных условиях, ведущими оказываются жизнеспособности генотипов.

3. Сверхдоминирование по приспособленности (монолокусный гетерозис): $g_{12} > g_{11}, g_{12} > g_{22}$, — не является ни необходимым, ни достаточным условием существования устойчивого полиморфизма. Полиморфизм может поддерживаться при неполном доминировании ($g_{12} > g_{11}, g_{12} < g_{22}$ или $g_{12} < g_{11}, g_{12} > g_{22}$), при меньшей, чем у гомозигот, приспособленности гетерозигот ($g_{12} < g_{11}, g_{12} < g_{22}$), а также при доминировании ($g_{11} = g_{12}$ или $g_{22} = g_{12}$). Представление о необходимости сверхдоминирования для сохранения за счет постоянного отбора полиморфизма по двухаллельным локусам обязано своим происхождением классической модели, и с ним, как уже упоминалось, связаны основные упреки в адрес "селекционистского" подхода. Дело в том, что, как указывает в своей обзорной книге Р.Левонтин [6], достоверных примеров монолокусного гетерозиса, кроме как по локусу серповидноклеточности, не известно, поэтому нет фактических оснований объяснять наблюдаемый в природе высокий уровень полиморфности сверхдоминантным характером взаимодействия аллелей. В то же время, данные ряда популяционных исследований говорят о том, что если селективные различия аллелей и существуют, то проявляются они в виде неполного доминирования (мутантный аллель наиболее вреден в гомозиготном состоянии и меньший вредный

эффект дает в гетерозиготе). Но по классической модели полиморфизм по таким мутациям невозможен, как невозможен и при доминировании. Поэтому для объяснения внутрипопуляционного генетического разнообразия популяционисты вынуждены или предполагать действие сложных форм отбора (отбора, направление которого меняется во времени или в зависимости от генетического состава популяции), основание для чего есть, по-видимому, лишь для очень ограниченного числа локусов, или вообще отказываться от представления об отборе и считать полиморфизм переходным состоянием при дрейфе селективно нейтральных аллелей.

Если же исходить не из классической модели, из модели (1), то, как следует из результатов, перечисленных в начале этого пункта, названные несоответствия между "селекционистской" теорией и эмпирическими данными устраняются. Иначе говоря, постоянный отбор может быть механизмом поддержания полиморфизма при более широком наборе условий, чем принято считать.

4. Все возможные в системе режимы динамики генотипов показаны на рис. 1. На нем стационарные точки (1, 0) и (0, 1) соответствуют состояниям гомозиготизации по генотипам {11} и {22}, а стационарные точки внутри треугольника — наличию полиморфизмов. Как видно из рисунка, кроме режимов 1 — 4, известных по классической модели, возможны принципиально новые типы динамики 5 — 7 с множественными полиморфизмами. Режимы 5 и 6 означают, что, в зависимости от начального генетического состава, популяция может или гомозиготизироваться, или придти к устойчивому полиморфному состоянию, а при режиме 7 популяция приходит к одному из двух различных устойчивых полиморфизмов.

Надо отметить, что реализуются эти "неклассические" типы динамики (а также не существовавший в классической модели полиморфизм при доминировании — рис. 12) в узких областях пространства параметров, поэтому для их возникновения требуется очень тонкая сбалансированность в соотношениях жизнеспособностей и плодовитостей генотипов, особенно при слабых селективных различиях между ними. При этом для возникновения всех названных режимов отбор по жизнеспособности и отбор по плодовитости должны идти в противоположных направлениях. Проще всего пояснить это свойство на примере доминирования. В этом случае для существования полиморфизма необходимо, чтобы выполнялось $a_{11} = a_{12} < a_{22}$, $h_{11} = h_{12} > h_{22}$ или

$a^{11} = a^{12} > a^{22}, h_{11} = h_{12} < h_{22}$,
то есть чтобы более жизнеспособный фенотип был менее плодовит. И уже при этих условиях требуется дополнительная сбалансированность, о которой говорилось выше. В связи с этим встают два чисто биологических вопроса. Во-первых, насколько распространен указанный эффект: локус определяет и жизнеспособность, и плодовитость, а наличие некоторого аллеля проявляется у разных генотипов противоположным образом при формировании этих двух признаков? Во-вторых, нет ли каких-либо популяционных механизмов, способствующих сохранению сбалансированности сил отбора, необходимой для продолжительного существования названных режимов?

Наличие режимов 5 - 7 открывает, в принципе, новые возможности для объяснения межпопуляционного генетического разнообразия с позиций "селекционистской" гипотезы. Действительно, известны примеры [6, 11], когда двухаллельные локусы мономорфны в одних популяциях вида и полиморфны в других или полиморфны везде, но с заметно различными частотами аллелей. До сих пор эти факты считали следствием или неоднородности среды, приводящей к переменному по пространству отбору, или по-разному прошедшего случайного закрепления селективно нейтральных аллелей. Однако, легко заметить, что описанная картина пространственной генетической неоднородности популяций качественно соответствует показанной на рис. 15-7, то есть может существовать в однородной среде под действием постоянного отбора. Механизм ее возникновения мог бы быть следующим. Пусть сначала во всех популяциях ареала поддерживался одинаковый

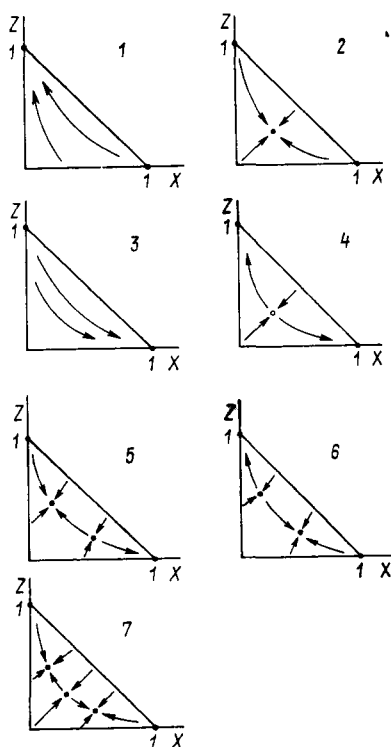


Рис. 1. Режимы динамики генотипов, возможные при отборе по жизнеспособности и плодовитости; x и z частоты гомозигот $\{11\}$ и $\{22\}$.

устойчивый полиморфизм (рис. 12); при одинаковом изменении параметров отбора на ареале, в каждой точке возник режим 7. Тогда, в силу случайного разброса исходных частот, популяции случайным образом распределятся по двум возникшим устойчивым состояниям. Близкая мысль о возможности пространственной гетерогенности (правда, для экологических систем) на однородном ареале при множественности устойчивых состояний в точечной модели высказана недавно С. Левиным [20].

Итак, применение в популяционной генетике модели, явным образом учитывающей попарный характер оплодотворения в процессе размножения, дает основания полагать, что постоянный отбор – в качестве механизма поддержания внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия – имеет сферу действия более широкую, чем это считалось до сих пор.

V. В заключение отметим два свойства обсуждаемой модели, интересных, на наш взгляд, для понимания последствий возможных антропогенных воздействий на природные популяции.

1. Допустим, что в большой популяции, существующей в стабильной среде, наблюдается устойчивый полиморфизм по диаллельному локусу. Тогда, по традиционным представлениям, основанным на классической модели, нарушение извне генетического состава популяции не приведет к качественным изменениям, и исходный полиморфизм восстановится (так как он глобально устойчив – рис. 12). В действительности же, если полиморфизм поддерживался при таких селективных соотношениях генотипов, которым отвечают режимы 5, 6, 7, то однократного нарушения генетического состава может оказаться достаточно для перехода популяции к новому стационарному состоянию, причем им может быть как полиморфизм с другим соотношением генотипов (рис. 17), так и мономорфное состояние популяции (рис. 1_{6,7}). Последний вариант означает необратимое, если не учитывать повторных мутаций, снижение генетического разнообразия. (Заметим, кстати, что в естественных условиях такой механизм может приводить к проявлению "эффекта основателя", который в этом случае оказывается результатом действия постоянного отбора, а не дрейфа генов или переменного отбора [10]).

2. Если в популяции за счет отбора поддерживался устойчивый полиморфизм с достаточно высокими частотами обоих аллелей, то по классическим представлениям малые изменения условий среды приведут к небольшому сдвигу селективных ценностей генотипов и, следовательно, к небольшим изменениям их

частот, а при непрерывном нарастании преимущества какой-нибудь из форм будет непрерывно возрастать и ее частота в популяции. Но в нашей модели возможны бифуркации $5 \rightarrow 3$, $6 \rightarrow 1$, $7 \rightarrow 2$ (рис. 1). Это означает, что если исходный полиморфизм существовал при режимах $5 - 7$, то только что описанные изменения среды могут вызвать не постепенное, а скачкообразное изменение генетической структуры, в частности, гомозиготизацию популяции.

Таким образом, из модели (1) следует, что пребывание популяции в устойчивом полиморфном состоянии еще не является свидетельством достаточного "запаса прочности" генофонда по отношению даже к небольшим нарушениям генетической структуры популяции или условий среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Динамическая теория биологических популяций /А.А. Гимельфарб, Л.Р. Гинзбург, Р.А.Полуэктов и др./ - М.: Наука, 1974, - 455 с.
2. Каганова О.З., Корзухин М.Д. Динамика генотипов в моногамной популяции. - В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 1., Л-д, 1978, с. 137-153.
3. Каганова О.З., Корзухин М.Д. Динамика генотипов в популяциях с брачными парами. Сообщ. 1. Доминирование и достаточные условия существования полиморфизма. - Генетика, 1980, т. 16, № 2, 276-284.
4. Каганова О.З., Корзухин М.Д. Динамика генотипов в популяциях с брачными парами. Сообщ. 11. Симметричный случай (неразличимость гомозигот). - Генетика, 1980, т. 16, № 7.
5. Каганова О.З. О полиморфизмах в популяциях с брачными парами. - В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушино, 1980, в печати.
6. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.: Мир, 1978. - 351 с.
7. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. - М.: Мир, 1978. - 555 с.
8. Ратнер В.А. Математическая теория эволюции менделевских популяций. - В кн.: Проблемы эволюции, т. 111. Новосибирск, 1973, с. 151-213.
9. Свирежев Ю.М. Математические уравнения популяционной генетики. - Автореф. докт. дис., Пушино, 1972.

10. Шенппард Ф.М. Естественный отбор и наследственность.— М.: Просвящение, 1970.
11. Эфроимсон В.М. Иммуногенетика. — М.: Медииздат, 1971. — 336 с.
12. Bodmer W.F. Differential fertility in population genetics models.—Genetics, 1965, v. 51, № 3, p. 411–424.
13. Crow H., Kimura Y. An Introduction to Population Genetics Theory.—N.Y., Harper and Row, 1970.—591 p.
14. Feldman M.W., Nabholtz M., Bodmer W.F. Evolution of the Rh polymorphism: a model for the interaction of incompatibility, reproductive compensation and heterozygote advantage.—Amer.J. of Hum. Genet., 1969, v. 21, p. 171–193.
15. Hull P. Partial incompatibility not affecting total litter size in the mouse.—Genetics, 1964, v. 50, p. 563–568.
16. Kempthorne O., Pollak E. Concepts of fitness in Mendelian populations.—Genetics, 1970, v. 64, № 1, p. 125–145.
17. Penrose L.S. The meaning of "fitness in human populations.—Ann. Eugenics, 1949, v. 14, p. 301–304.
18. Prout T. The estimation of fitness from population data.—Genetics, 1969, v. 63, p. 949–967.
19. Scudo F.M., Ziegler J.R. The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940.—Berlin, Heidelberg, New York, 1978.—p. 409–438.
20. Levin S. Multiple equilibrium in ecological models.
— В кн.: Труды межд. симп по проблеме математического моделирования процессов взаимодействия человеческой активности и окружающей среды, Телави, 1978, М., 1978, с. 164–182.

ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ НАЧАЛЬНОЙ СТАДИИ ПОВЕРХНОСТНОГО ЗАБОЛАЧИВАНИЯ

М.Я. Антоновский, М.Д. Корзухин, В.А. Литвин
Лаборатория мониторинга природной среды и климата
Госкомгидромета и АН СССР, Москва

Постепенное переувлажнение, создающее условия для заселения поверхности гигрофильной растительностью и последующего накопления торфа с образованием болота [2] — это интегральный результат взаимодействия разнородных природных факторов. Сочетание параметров инфильтрационных свойств почвы, рельефа, грунтовых вод, типа растительности, климата и степе-

54

ни близости уже заболоченных участков – все это создает богатый набор механизмов заболачивания [3]. Например, для грунтов с высокой инфильтрационной способностью (пески и супеси) единственная возможность заболачивания – поднятие грунтовых вод, вызываемое часто наступлением близлежащего торфяника (специалисты говорят даже об "агрессивности болотных массивов" [7], с. 5); это т.н. грунтовое заболачивание, в своей основе экзогенное. При суглинистых или глинистых грунтах возможно т.н. поверхностное заболачивание, причем эндогенного типа, без агрессии со стороны торфяника. Для этого необходим достаточно длительный сдвиг водного баланса в сторону накопления влаги в поверхностном слое почвы или на ее поверхности. Помимо очевидной причины – роста осадков, этот сдвиг может происходить, например, при изменении структуры растительного покрова. Эта возможность особенно реальна из-за больших масштабов антропогенных воздействий на болотопасные зоны с избыточным увлажнением Севера Евр. части СССР и Западно-Сибирской равнины (на последней процесс заболачивания протекает "очень интенсивно" и без антропогенного воздействия последние несколько сотен лет – [7], с. 137, так что болотами занята половина ее территории).

Начальная стадия именно такого процесса заболачивания, когда решающую роль в определении будущего ландшафта – станет ли он суходольным или болотным – принадлежит древесной растительности, и является предметом нашего рассмотрения. Выбор такой ситуации отчасти оправдывается широко распространенным явлением заболачивания вырубок вместо желаемого восстановления на них хотя бы вторичного леса [4,7]

Сделаем несколько замечаний, предвещающих формулировку модели. Как следует из очерченного выше предмета исследования, модель должна будет описывать динамику древесной растительности (конечно, некоторой идеализированной породы на идеализированном ареале) одновременно с балансом воды на нем. Вводя количество воды в качестве равноправной переменной (в отличие от параметра), мы тем самым предпринимаем расширение установившегося модельно-экологического подхода к описанию популяционной динамики, при котором переменными являются только "живые" компоненты биоценозов. Степень оправданности такого расширения прямо зависит от силы обратных связей в системе

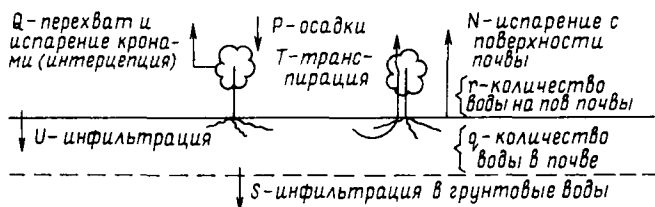
живые компоненты $\longleftrightarrow$ косные компоненты,

Заметим, что система

популяция растений $\longleftrightarrow$ вода

является, по-видимому, наиболее благоприятным объектом исследования с точки зрения силы этих связей, научной и практической значимости и объема данных. Известно, что растительность сильнее всего влияет на водный баланс территории: лес транспирирует до 80% осадков, а перехватывает кронами и испаряет от 20% в лиственных лесах умеренной зоны до 70% в тропиках [5].

Итак, рассматриваются следующие компоненты водного баланса с участием древесных растений (по поводу последнего см. [5]):



Как видно, мы пренебрегаем поверхностным стоком и притоком, существованием травяного и кустарникового яруса растительности, накоплением воды в фитомассе и влиянием грунтовых вод.

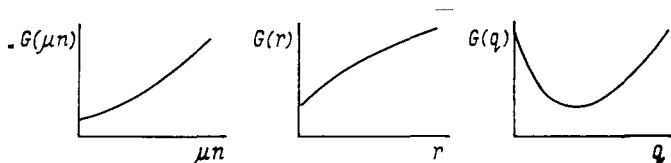
Будем рассматривать для простоты одновозрастную популяцию тождественных деревьев плотности n с массой особи μ , на протяжении одного поколения, т.е. без воспроизводства особей. Введем функции G, F , равные удельным скоростям отмирания особей и прироста биомассы особи. Тогда, используя введенные на рис. 1 величины, можно выписать основную систему уравнений, описывающую совместную динамику популяции деревьев и количества воды на ареале:

$$\begin{cases} \dot{n} = -nG; \dot{\mu} = \mu F; \\ \dot{r} = P - N - U - Q; \\ \dot{q} = U - T - S. \end{cases}$$

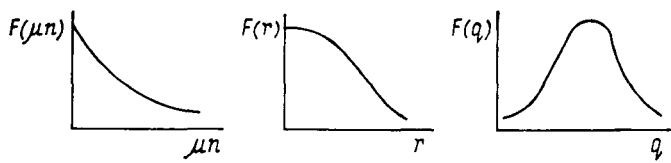
Едва ли не каждая из введенных здесь функций $G, \dots, S$ составляет предмет специального исследования соответствующей

области науки и зависит, вообще говоря, от всех введенных переменных — n, μ, r, q , а G и F зависят еще и от t — возраста дерева. Сколько-нибудь систематический обзор необходимых данных далеко выходит за пределы возможностей настоящих, хотя и расширенных, тезисов, поэтому мы приведем лишь наиболее типичный, качественный вид нужных зависимостей с их короткой физической интерпретацией. (Более того, нам представляется необходимым — для достижения целей, поставленных перед моделью, ограничиться простейшими зависимостями; расширение каждого блока до степени подробности, принятой в специальных работах (напр., [1]), сделает модель необозримой.)

Удельная смертность G растет с ростом μ, n из-за конкурентного взаимодействия (по-видимому, здесь и в дальнейшем вместо зависимости от (μ, n) можно использовать зависимость от суммарной биомассы μn), с ростом t — из-за старения, и, что для нас важно — с ростом r ; по q имеется минимум, соответствующий интервалу оптимальной влажности. Таким образом, имеем



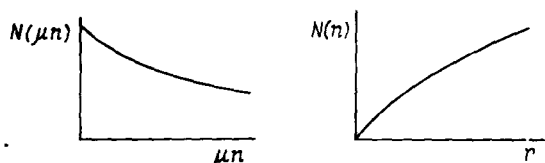
Удельная скорость роста F обычно падает с усилением конкуренции — с ростом μn , падает с ростом t, r , и имеет максимум в благоприятном интервале по q , так что



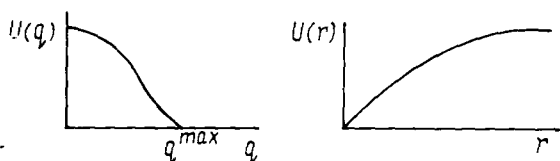
Величина атмосферных осадков P несильно зависит от мощности растительного покрова и может быть принята постоянной.

Испарение N с поверхности почвы (или с зеркала воды) по

мере затенения ее кронами падает примерно до половины значения, свойственного открытой местности: при росте $\gamma N(r)$ растет до максимального значения, соответствующего постоянному зеркалу воды; таким образом, имеем

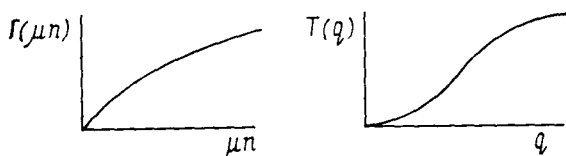


Скорость инфильтрации U слабо зависит от μn до времени сильного развития корневой системы и образования лесной подстилки, и мы не будем рассматривать влияние этого фактора. Поток воды в почву монотонно падает по мере приближения к полному ее насыщению водой при $q = q^{\max}$, равен 0 при $\gamma = 0$ и перестает зависеть от γ при больших γ . Таким образом,



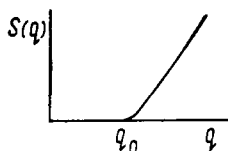
Введением аргумента t в функцию U может быть учтено изменение инфильтрационных свойств почвы (например, усиление глеевого горизонта).

Скорость транспирации T растет с ростом влажности почвы и биомассы μn , однако, этот рост ограничен в первом случае — имеющейся биомассой, а во втором — запасом воды, так что



Интерцепция пропорциональна поверхности кроны, т.е.
 $Q \sim (\mu n)^{2/3}$.

Скорость инфильтрации из зоны, доступной корням — S , можно считать пропорциональной q при превышении влагоемкости почвы — q_0 , и равной 0 при $q < q_0$, т.е.:



Внешними параметрами задачи являются, прежде всего, температура и влажность воздуха, и освещенность, сильно влияющие на транспирацию, интерцепцию и испарение.

В терминах переменных модели начало образования болота состоит, по-видимому, в достижении системой определенного уровня почвенной и поверхностной влажности, $q > q^*$, $r > r^*$, при которых начинается развитие сфагнового покрова и угнетение древесных растений. Как известно [2], этот процесс обладает свойством самоусиления, так что система переходит в новое устойчивое состояние, соответствующее болотному массиву.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Фосс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при не достатке почвенной влаги. Л., Гидрометеиздат, 1980.
2. Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., Наука, 1979.
3. Иванов К.Е. Водобмен в болотных ландшафтах. Л., Гидрометеиздат, 1975.
4. Васильев П.В. Земля лесная. М., Наука, 1967.
5. Лархер В. Экология растений. М., Мир, 1978.
6. Миланова Е.В., Рябчиков А.М. Географические аспекты охраны природы. М., Мысль, 1979.
7. Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. М., Наука, 1977.

О ДИНАМИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В ПОЧВЕ

В.П. Крысанова

Хабаровский комплексный НИИ ДВНЦ АН СССР

Согласно В.И. Вернадскому, именно микроорганизмы обуславливают наиболее быструю и интенсивную миграцию химических элементов в земной коре, причем важную роль в осуществлении этого процесса играет присущая микроорганизмам способность к быстрому размножению, приводящему к трансформации огромного количества органических остатков. Благодаря этим свойствам микроорганизмов в процессе взаимодействия между органическим веществом и горными породами происходит формирование почвы в верхнем слое литосферы.

Известно, что почва является гетерогенной системой, в которой все действующие на микроорганизмы факторы находятся в постоянном динамическом состоянии. В связи с неравномерностью диффузионного перемещения веществ по такой гетерогенной среде микроорганизмы испытывают то периодическое голодание, то обеспечение всеми питательными компонентами, то отравление продуктами метаболизма. Следовательно, жизнедеятельность бактерий в почве определяется всем комплексом внецелотических и внутривселотических факторов. К внецелотическим факторам относят температуру и влажность почвы, pH , E_h , наличие органических и минеральных питательных веществ, наличие корневых выделений, азота, гумуса. К внутривселотическим — взаимодействие с почвенной фауной, влияние микробных метаболитов (Аристовская, 1975; Багданавичене, 1973 и 1974).

Участниками работ по Международной Биологической Программе в области почвенной микробиологии в течение ряда лет велись планомерные исследования по определению численности, биомассы и продуктивности бактерий в почвах разных широт СССР. Еще до начала этих работ было известно, и этими работами подтверждено, что численность бактерий в почвах подвержена кратковременным пульсационным колебаниям, которые совершаются через каждые несколько дней. Были отмечены и внутрисуточные колебания меньшего размаха. Коэффициент вариации во всех работах одного порядка и составляет примерно 60

40 - 70%. Длина периода в разных работах изменяется от 4 до 7 дней, но даже в течение месяца длина периода и значения локальных экстремумов непостоянны. Данная работа по моделированию была вызвана необходимостью объяснить и описать эти флуктуации.

Поскольку флуктуации численности бактерий обнаружены и в условиях постоянных температуры и влажности, то эти факторы, естественно, не могут быть определяющими. Проводился корреляционный анализ многочисленных материалов, который показал, что лишь в отдельных случаях коэффициент корреляции между численностью бактерий и влажностью достигает значений 0,3 - 0,4, когда фактор влажности является лимитирующим (выпадению осадков предшествует засуха). Еще более слабая корреляционная связь обнаружена между численностью бактерий и температурой. Это, по мнению Т.В. Аристовской, подтверждает наличие каких-то сложных внутриценотических связей в почве, которые обуславливают ритмику формирования и жизнедеятельности бактериальных популяций в тех или иных природных условиях.

Естественно также, что большое влияние на изменение общей численности микроорганизмов может оказывать конкуренция между различными видами. Каждая популяция для своего роста должна получать из окружающей среды органические и минеральные питательные вещества, воду, а некоторые - кислород, углекислый газ, свет. Однако все эти ресурсы в почве находятся в ограниченном количестве и лимитация биологически важных ресурсов является основой межвидовых взаимоотношений, в частности, конкуренции, которая также может влиять на флуктуации общей численности микроорганизмов. Однако, хотя лабораторные эксперименты свидетельствуют о наличии конкурентных взаимоотношений между различными видами бактерий, учесть их при моделировании динамики общей численности пока невозможно, так как из-за чрезвычайной трудоемкости в экспериментах определялась только общая численность, а не численность по видам.

Еще Катлер (Cutler, 1923) объяснял пульсационные колебания численности бактерий взаимоотношениями между бактериями и питающимися ими простейшими. Было поставлено три опыта с введением в стерильную почву а) только бактерий, б) бактерий и одного вида амёбы, в) бактерий и одного вида жгутиковых. В почве, содержащей лишь бактерии, численность их через две недели после введения в течение семи последующих

дней эксперимента оставалась постоянной – наибольшее различие было статистически незначимо. В других почвах численность бактерий через две недели выходила на меньший уровень и вариация численности была значительной и сравнимой с вариацией численности микроорганизмов в обычных почвах при нормальных условиях.

Последующими многочисленными работами микробиологов качественное влияние почвенных беспозвоночных и, в частности, простейших на бактерии было установлено очень точно. Из них можно сделать вывод, что основные представители простейших преимущественно чисто бактериядные и частично смешанно питающиеся при основном виде бактериальной пищи. Таким образом, простейшие принимают активное участие в основных биохимических процессах, происходящих в почвах, и косвенная благоприятная роль простейших в почве связана именно с их хищным образом жизни.

Был проведен корреляционный анализ на материалах одновременных ежедневных наблюдений З.П. Багданавичене и А.К. Лепиниса (1973) за численностями бактерий и простейших. Небольшой отрицательный коэффициент корреляции между ними увеличивается при сдвиге траекторий друг относительно друга на три дня и становится значимым на 90%-ном уровне. А такое увеличение коэффициента корреляции и должно быть в модельной экосистеме хищник – жертва, где периодические траектории сдвинуты друг относительно друга. К сожалению, в литературе отсутствуют аналогичные материалы одновременно-го излучения кратковременных колебаний численности бактерий и почвенных простейших в связи с большой трудоемкостью эксперимента.

С целью выявления скрытой периодичности был применен метод гармонического анализа ко всем имеющимся материалам ежедневных наблюдений за численностью бактерий в почве в течение 30–45 дней. В результате примерно у третьей части всех опытных траекторий выявился период 5 – 6 дней. Интересно, что периодичность такого же порядка отмечает и М.И. Мавлянова (1979), изучавшая кратковременные колебания численности почвенных простейших. Таким образом, выявление скрытой периодичности также подтверждает наличие взаимоотношений типа хищник – жертва между бактериями и простейшими.

В пользу предположения о влиянии хищничества на изменение численности бактерий указывает также то, что влияние лизиса на колебания несомненно меньше, чем выедания, так как

наблюдается очень мало мертвых клеток, и уменьшение количества живых не сопровождается возрастанием количества мертвых (Аристовская, 1975). Таким образом, наблюдаемые кратковременные колебания численности бактерий могут обуславливаться простейшими, цикл развития которых близок к циклу развития бактерий. Но поскольку одновременно на изменение общей численности влияет множество других причин, их необходимо учесть при моделировании.

Такую реальную систему, состоящую из одного хищника и одной жертвы можно точно описать с помощью многопараметрической системы, которую будет трудно анализировать. Кроме того, в условиях недостаточности экспериментальных данных это было бы весьма приблизительным анализом ее. Но между таким путем и моделью хищник - жертва Лотки - Вольтерра лежит средний путь, когда стремятся максимально реалистически описать минимальное число прямо относящихся к делу биологических особенностей. Такие элементы большего реализма могут быть введены следующим образом в систему Вольтерра:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \bar{x}(t) [a_1 - a_2 y(t)] \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) [-b_1 + b_2 \bar{x}(t)] \end{cases}$$

Удельная скорость рождения жертв, которая в модели Лотки-Вольтерра была константой a_1 , в общем случае является функцией популяционной плотности. Наиболее общепринято заменять эту константу логистической формой Ферхюльста-Пир-

ла $r \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$. Это выражение оправдано биологическим смыслом, здесь K - емкость среды, то есть максимально возможная численность жертв при данных ресурсах среды. Этот выбор оправдан, так как в лабораторных опытах с чистыми и смешанными микробиологическими культурами логистическая функция хорошо описывает их рост, и существует устойчивое положение равновесия популяции величины K .

Функциональный отклик в модели Вольтерра представлен в виде $a_2 \bar{x}(t) y(t)$, что соответствует неограниченной атакующей способности хищника, которая увеличивается линейно с ростом плотности жертв. Более реалистичный отклик будет

стремиться иметь дестабилизирующее влияние, если потребление хищника увеличивается менее быстро, чем линейно, с ростом числа жертв, и стабилизирующее влияние, если отклик быстрее линейного. Дестабилизирующее влияние оказывает функциональный отклик, предложенный Холлингом $\frac{c\bar{x}(t)y(t)}{\bar{x}(t) + D}$ (Holling, 1965), который успешно применялся в экологии беспозвоночных.

Интересное уравнение для описания динамики хищника было предложено Лесли (Leslie, 1948):

$$\frac{dy(t)}{dt} = sy(t) \left[1 - \frac{y(t)}{\bar{p}\bar{x}(t)} \right].$$

Здесь рост популяции хищника имеет логистическую форму, но емкость среды не постоянна, а пропорциональна численности жертв.

Таким образом, попытаемся описать систему бактерии - простейшие как систему хищник - жертва следующими уравнениями

$$\begin{cases} \frac{d\bar{x}(t)}{dt} = r\bar{x}(t) \left(1 - \frac{\bar{x}(t)}{K} \right) - \frac{c\bar{x}(t)y(t)}{\bar{x}(t) + D} \\ \frac{dy(t)}{dt} = sy(t) \left[1 - \frac{y(t)}{\bar{p}\bar{x}(t)} \right]. \end{cases} \quad (1)$$

К этой системе уравнений применима теорема Колмогорова (1972), утверждающая, что система имеет или устойчивую точку равновесия, или устойчивый предельный цикл. Из анализа характеристического уравнения этой системы в точке равновесия (x^*, y^*)

$$x^* = \frac{K}{2} \left(1 - \frac{cp}{r} - \frac{D}{K} + R \right),$$

$$y^* = \bar{p}\bar{x}^*,$$

где $R = \left[\left(1 - \frac{cp}{r} - \frac{D}{K} \right)^2 + 4 \frac{D}{K} \right]^{1/2}$

получим, что эта точка устойчива тогда и только тогда, когда

$$s - \bar{x}^* \left(-\frac{r}{K} + \frac{cp\bar{x}^*}{(\bar{x}^* + D)^2} \right) > 0.$$

Значит, критерием существования устойчивого предельного цикла будет наличие неустойчивой точки равновесия, т.е. выполнение условия

$$s - x^* \left(-\frac{r}{K} + \frac{\bar{c} \bar{p} \bar{x}^*}{(\bar{x}^* + D)^2} \right) \leq 0.$$

Как показал Мэй (May, 1973), это неравенство заведомо выполняется, если имеется комбинация относительно неэффективной самолимитации жертв $D \ll K$ и большей скорости их роста по сравнению с хищником $r \gg \bar{s}$. Амплитуда такого предельного цикла зависит от внутренних параметров модели. Теорема Колмогорова дает возможность описывать природные экосистемы, проявляющие устойчивые, умеренно регулярные осцилляции, с помощью устойчивых предельных циклов. Несомненно, это ближе к реальности, чем описание таких систем осцилляциями в нейтрально устойчивой системе Вольтерра, где амплитуда колебаний целиком зависит от начальных условий.

Весь комплекс остальных факторов, влияющих на изменение численности бактерий, учитывает концепция стохастической среды. Стохастическую среду могут моделировать случайно изменяющиеся параметры системы (1) – скорость рождения жертв,

емкость среды K , или их отношение $\frac{r}{K}$, если их считать нормально распределенными случайными величинами с определенным средним и дисперсией. Предположение о нормально распределенной случайной скорости рождения жертв вполне правдоподобно, т.к., как отмечалось выше, на нее оказывает влияние множество факторов, каждый из которых вносит примерно одинаковый вклад в ее вариабельность. Таким образом, предполагается, что реальные колебания численности бактерий, имеющие непостоянные период и значения локальных экстремумов, являются устойчивыми предельными циклами с наложением случайных флуктуаций среды, и детерминированные колебания происходят между определенными пределами, зависящими от взаимодействий между видами и внутри видов.

Моделирование указанным опособом проводилось на ЭВМ ЕС-1020. Прежде всего параметры для системы уравнений выбирались так, чтобы колебания детерминированного предельного цикла происходили между определенными пределами и с определенным периодом. Значения периода выбирались от 4 до 7 суток в зависимости от периодичности взятых за основу опыт-

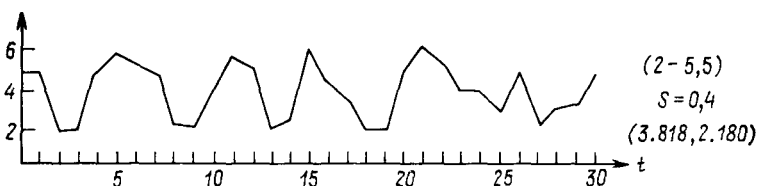
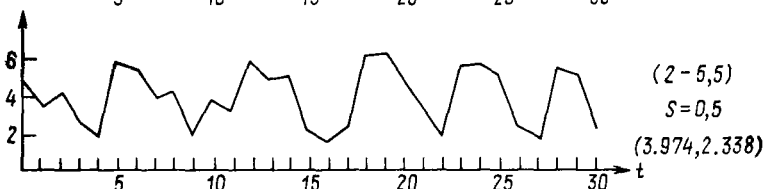
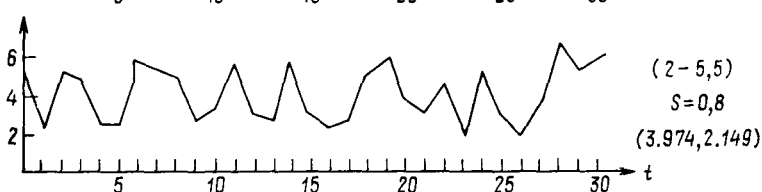
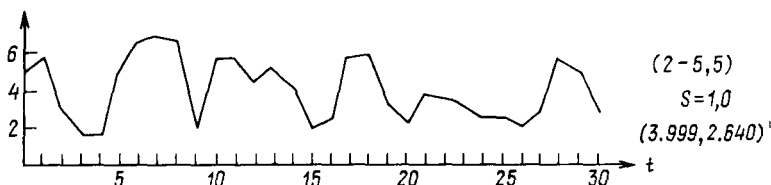
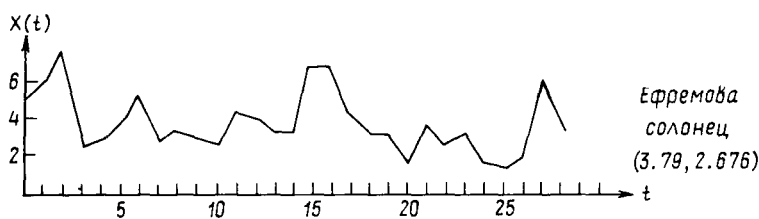
ных данных. Система дифференциальных уравнений решалась методом Рунге-Кутты в интервале (0,30) с шагом 0,25, причем на каждом шаге для γ выбиралось случайное значение из нормального распределения с определенным среднеквадратичным отклонением, которое изменялось в пределах от 0,3 до 1,5 с шагом 0,1. В течение промежутка 0,25 суток условия среды предполагались постоянными, и такое значение шага обеспечивало "внутрисуточные" колебания.

В результате период колебаний становится непостоянным, значения локальных экстремумов также изменяются, т.е. по характеру кривая решения приближается к наблюдаемым в природе траекториям. Подбором параметров можно добиться, чтобы средние и дисперсии в опыте и модели были близки и различие их, проверенное по t -критерию Стьюдента и F -критерию Фишера, было бы статистически незначимо. Для этой модели интервалом значений среднеквадратичного отклонения $\underline{S}$ следует считать (0,4, 1,5), т.к. вне его колебания плохо согласуются с опытом, а также при $\underline{S} \geq 1,5$ из-за параметрической раскачки нарушается устойчивость предельного цикла. Заметим, что в данном случае дисперсия случайного параметра и размах колебаний, определяемый предельным циклом, одного порядка — именно в этом случае достигается адекватность модели экспериментальным кривым. Ясно также, что, отбросив одну из двух концепций — "хищник-жертва" или "стохастическая среда", адекватности добиться не удастся.

Проводилось выявление скрытой периодичности и у модельных траекторий. В результате оказалось, что при значениях среднеквадратичного отклонения параметра γ , больших 0,3, действительно существующая, но скрытая периодичность у этих

Таблица 1

8,71	-7,21	-10,74	-2,88
6.61	12.30	-1,45	5.61
7.45	2.81	-2,58	3.62
-2,05	6.95	-1,91	-4.28
4.25	4.78	1,63	0,16
-19,97	1,36	-2,14	-5,46
10,91	9,14	-1,42	7,17
		-2,75	0,00



траекторий выявляется далеко не всегда, и не всегда значение периода соответствует тому, которое лежало в основе. В среднем по всем экспериментальным и модельным траекториям получено хорошее совпадение их спектров. Очевидно также, что, поскольку модель стохастическая, не следует ожидать поточечного совпадения кривых в опытах и модели.

Для моделирования использовалось более двадцати экспериментальных траекторий, полученных З.П. Багданавичене, Т.Н. Ефремовой, Л.В. Зыкиной, Л.А. Перемужовой, О.М. Паринкиной, Л.Н. Шаповой и др. Для иллюстрации приведены опытные данные ежедневного учета численности бактерий Ефремовой Т.Н.

Таблица 2

S = 0.4		S = 0.5		S = 0.8		S = 1.0	
7.64	-0.94	8.14	3.07	3.06	-1.99	11.08	-12.13
-13.06	2.70	-10.29	-0.86	-7.05	-0.18	-7.66	-4.24
6.63	-4.35	4.10	0.67	0.63	7.15	-2.96	11.80
1.07	-9.28	-7.94	-7.84	-7.04	-5.72	-2.75	-3.04
0.84	1.76	-9.24	-5.73	6.19	-3.97	-1.39	-4.17
4.44	19.01	-17.79	-11.21	-16.81	-8.01	-23.42	8.62
11.38	8.71	16.19	-6.72	13.32	-0.49	6.98	-1.67
-3.28	2.99	-5.87	1.06	6.41	-3.35	-9.61	-5.43
11.39	0.62	0.92	-0.53	0.76	-11.44	3.23	-9.45
-4.66	-4.44	3.79	0.29	5.48	0.51	-3.97	-5.89
7.07	-0.17	-2.31	-4.27	-1.80	-1.29	-3.86	0.86
5.06	-1.48	3.13	4.91	-11.64	-0.23	-0.91	2.89
-0.09	0.25	3.01	3.28	-2.99	-3.56	3.02	5.69
2.27	-2.90	-5.39	-5.09	0.26	1.06	3.26	-5.36
3.06	3.92	-4.53	-3.81	2.53	1.65	-0.89	-1.93
-1.53	0.00	-5.41	-0.00	-11.62	-0.00	0.62	0.00

(верхний график) и некоторые соответствующие им решения модельных уравнений (1) с разными значениями среднеквадратичного отклонения. Указаны средние значения и дисперсии для всех графиков. Кроме того, в таблице 1 приведен линейный спектр по косинусам и синусам тех же опытных данных, а в таблице 2 – спектры соответствующих модельных траекторий. Все эти спектры выявляют одинаковый период, равный пяти суткам.

Таким образом, концептуальная модель для хищника и жертвы в стохастической среде согласуется с экспериментами по среднему и размаху колебаний, по характеру периодичности траекторий и, следовательно, вполне адекватно описывает флуктуации численности бактерий в почве. Автор благодарит микробиологов Тен Хак Ауна, Т.В. Аристовскую, З.П. Багданавичене, О.М. Паринкину за полезные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аристовская Т.В. Численность, биомасса и продуктивность почвенных бактерий. – В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975, вып. 1, с. 241–259.
2. Багданавичене З.П. Кратковременные колебания численности и месячная продукция биомассы бактерий в некоторых почвах Литовской ССР. – Тр. АН Лит. ССР. Серия В, 1973, т. 3(63), с. 3212.
3. Багданавичене З.П. Экологические связи и закономерности развития микрофлоры в некоторых окультуренных почвах Литовской ССР: Автореф. канд. дис. Л., 1974.
4. Ефремова Т.Н. Динамика кратковременных колебаний численности бактерий в некоторых почвах полупустыни. – В кн.: Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1975, с. 77–86.
5. Мавлянова М.И. Кратковременные колебания численности и биомассы почвенных простейших. – В кн.: Биодинамика и плодородие почв. Таллин.: изд. АН ЭССР, 1979, с. 118–120.
6. Cutler D.W. The action of protozoa on bacteria when inoculated into sterile soil. – Ann. Appl. Biol., 1923, v. 10, 1, p. 137–141.
7. Holling C.S. The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. – Mem. Entomol. Soc. Can., 1965, v. 45, p. 1–60.
8. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. – Biometrika, 1948, v. 35, p. 213–245.
9. May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, N.Y., 265 p.

НЕКОТОРЫЕ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

О.В. Сергиенко

Томский государственный университет.

Исследован ряд моделей динамики популяции, полиморфной по одному диаллельному локусу. В качестве переменных используются плотности популяции зигот. Предполагается, что численность популяции ограничена процессами, зависящими от плотности популяции. В качестве таких процессов рассмотрены внутрипопуляционные процессы конкуренции и взаимодействие с популяциями хищника и жертвы.

Найдены достаточные условия устойчивого полиморфизма и необходимые условия вытеснения одного аллеля другим.

Модели могут описывать гетерозиготный полиморфизм и частотнозависимый отбор, вызванный тем, что организмы с разными генотипами используют разные компоненты среды обитания, и поэтому конкуренция между ними менее остра, чем между организмами с одинаковым генотипом.

В терминах параметров моделей найдены характеристики приспособленности генотипов. Оказалось, что эти характеристики зависят от плотности популяции и ее состава.

Исследована динамика полиморфной популяции (без трофических связей) в предположении, что все параметры являются периодическими функциями времени. Обнаружено, что новый аллель может закрепиться в панмиктической популяции только в том случае, если он сообщает гетерозиготам достаточно высокую "среднегодовую" приспособленность. Явлений, ведущих к установлению специфического временного полиморфизма, не обнаружено.

Если параметры, описывающие конкуренцию и взаимодействие с популяцией хищника, не зависят от генотипа, то частоты генотипов изменяются по тем же законам, что и в экспоненциально растущей популяции, у которой все параметры, описывающие процессы, не зависящие от плотности, совпадают с параметрами первой популяции, а процессы, зависящие от плотности, отсутствуют.

Исследовано, как изменяется численность популяции в результате вытеснения одного аллеля другим. Если единственными процессами, зависящими от плотности, являются внутрипопуляционные авторегуляторные процессы, то в результате эволю-

ции плотность популяции обычно увеличивается. Она может возрасти как в результате изменения параметров, описывающих авторегуляторные процессы, так и в результате изменения параметров, процессов, не зависящих от плотности.

Если эволюционирующая популяция взаимодействует с популяцией хищника или жертвы, то ее плотность в результате эволюции может как снижаться, так и повышаться. Эволюция популяции хищника обычно снижает плотность обеих популяций, а эволюция жертвы повышает плотность популяции хищника.

Во всех моделях, в которых брачные партнеры или гаметы для слияния выбираются из всей популяции пропорционально концентрации в ней соответствующих зигот или гамет, на закрепление нового аллеля влияют только параметры гетерозигот и гомозигот по старому аллелю. Если же предположить, что доля F_i организмов с i -м генотипом скрещивается с организмами, обладающими тем же генотипом, а остальные образуют общепопуляционный пул, то существуют комбинации параметров такие, что новый аллель закрепляется в популяции исключительно за счет высокой приспособленности "новых" гомозигот, независимо от приспособленности гетерозигот.

О МОНОСТАБИЛЬНОСТИ НЕКОТОРЫХ СИСТЕМ ПОПУЛЯЦИОННЫХ УРАВНЕНИЙ

Ю.А. Пых (Агрофизический ин-т, г. Ленинград)

1. Введение

В работе исследуется асимптотическое поведение решений систем экологических уравнений Лотки-Вольтерра и генетических уравнений Фишера-Ратнера. Анализ этих моделей посвящено значительное количество работ (соответствующие обзоры даны в [4,8,12,17,19,21,22] и вместе с тем результаты глобального характера получены только для отдельных частных случаев. В настоящей работе проведено практически полное качественное исследование указанных моделей, позволяющее по свойствам матрицы взаимодействий судить об устойчивости или неустойчивости равновесных состояний, а также о существовании периодических решений.

2. Исследование обобщенной системы Лотки-Вольтерра. Рассмотрим обобщенную систему Лотки-Вольтерра:

$$\dot{N}_i = g_i(N_i) \left(b_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} f_j(N) \right) \quad i = 1, \dots, n \quad (1)$$

где N_i — численность (или масса) i -й группы сообщества в момент t , $\dot{N}_i = dN_i/dt$, постоянные b_i и a_{ij} характеризуют скорость роста i -й популяции в отсутствие других, а постоянные a_{ij} при $i \neq j$ характеризуют влияние взаимодействия между популяциями на скорость роста. Матрица $A = (a_{ij})$ называется матрицей взаимодействия и ее структура определяется типом рассматриваемого сообщества. Функции $g_i: R^1 \rightarrow R^1$ и $f_i: R^1 \rightarrow R^1$, $i = 1, \dots, n$ непрерывно дифференцируемы и удовлетворяют следующим условиям:

$$g_i(0) = 0, \quad g_i(N_i) > 0 \text{ при } N_i > 0 \quad i = 1, \dots, n$$

$$f_i(0) = 0, \quad \partial f_i(N_i) / \partial N_i > 0 \text{ при } N_i \geq 0 \quad i = 1, \dots, n.$$

Такое обобщение системы Лотки-Вольтерра было предложено в работе [17]. Оно снимает ограничения, связанные с линейностью "принципа столкновений", и позволяет рассмотреть более широкий круг задач, возникающих в приложениях.

Определение 1. Следуя [2, 18] будем говорить, что система (1) моностабильная в $\text{Int}R_+^n = \{N: N_i > 0 \quad i = 1, \dots, n\}$ если в $\text{Int}R_+^n$ у нее нет неблуждающих точек за исключением изолированной точки покоя.

Произведем в (1) замену переменных по формулам

$$y_i = f_i(N_i) \quad i = 1, \dots, n.$$

В новых переменных система (1) записывается следующим образом:

$$\dot{y}_i = \psi_i(y_i) \left(b_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} y_j \right), \quad (2)$$

где функции $\psi_i: R^1 \rightarrow R^1$ определены формулами

$$\psi_i(y_i) = \left(\frac{\partial f_i(y_i)}{\partial y_i} \right)^{-1} g_i(f_i^{-1}(y_i)) \quad i = 1, \dots, n.$$

Очевидно, что

$$\psi_i(0) = 0, \psi_i(y_i) > 0 \text{ при } y_i > 0 \quad i = 1, \dots, n.$$

Теорема 1. Пусть у системы (2) имеется изолированное положение равновесия $y = \hat{y} \in \text{Int} R_+^n$ и пусть у матрицы $\hat{A} = A\hat{\Psi}$, где, $\hat{\Psi} = \text{diag}(\psi_i(\hat{y}_i))$, нет чисто мнимых характеристических чисел. Тогда система (2) моностабильна в $\text{Int} R_+^n$.

Доказательство. Прежде всего покажем, что система (2) в $\text{Int} R_+^n$ диффеоморфна системе

$$\dot{\bar{x}} = -\Phi(\bar{x}) \hat{A} \Phi^{-1}(\bar{x}) \bar{x} \quad \bar{x} \in M \subset R^n, \quad (3)$$

где $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n) \in M$, M — некоторая открытая область в R^n , $\Phi(x)$ — диагональная матрица с положительными при $x \in M$ элементами. Произведем в (2) замену переменных по формулам

$$y_i = \hat{\psi}_i \varphi_i(\bar{x}_i) \quad i = 1, \dots, n,$$

где функции φ_i являются решениями дифференциальных уравнений:

$$\frac{d\varphi_i(\bar{x}_i)}{d\bar{x}_i} = \frac{\varphi_i(\bar{x}_i) - \hat{\varphi}_i}{\bar{x}_i} a_i(\varphi_i(\bar{x}_i)) \quad i = 1, \dots, n$$

$$a_i(\varphi_i(\bar{x}_i)) = \hat{\psi}_i^{-1} \psi_i(\hat{\psi}_i \varphi_i(\bar{x}_i)), \quad (4)$$

$$\psi_i = \hat{y}_i / \hat{\psi}_i,$$

проходящими через точку $\bar{x}_i = \bar{0}$, $\varphi_i(0) = \hat{\varphi}_i$.

Нетрудно показать, что введенные таким образом функции φ_i $i = 1, \dots, n$ существуют и определяют допустимую замену координат, и при этом $M = \{\bar{x}: \bar{x}_i < \bar{c}_i > \bar{0}\}$, где постоянные $\bar{c}_i$ определяются свойствами уравнений (4). Производя эту замену, получаем (3), где

$$\Phi(\bar{x}) = \text{diag} \left(\frac{\bar{x}_i}{\varphi_i(\bar{x}_i) - \hat{\varphi}_i} \right). \quad (5)$$

Покажем, что у системы (3) нет периодических решений. Предположим, что такое решение существует, т.е. $\bar{x}(t) = \xi(t) =$

$\xi(t+T)$ – периодическое решение системы (3). Рассмотрим наряду с системой (3) неавтономную линейную систему с периодической матрицей

$$\dot{y} = -\Phi(t) \hat{A} \Phi^{-1}(t) y, \quad (6)$$

где

$$\Phi(t) = \Phi(\xi(t)) = \text{diag} \left(\frac{\xi_i(t)}{\varphi_i(\xi_i(t)) - \hat{\varphi}_i} \right). \quad (7)$$

Эта система также имеет периодическое решение $y(t) = \xi(t)$. Используя технику, предложенную в [3], нетрудно показать, что матрица монодромии системы (6) $X(T) = \Phi_0 e^{T \hat{A}} \Phi_0^{-1}$. Так как $\text{Re} \lambda_i(\hat{A}) < 0$, то среди мультипликаторов нет равных единице и, следовательно, система (3) не может иметь периодических решений.

Для завершения доказательства теперь достаточно применить лемму о замыкании Ч.Пью (7), из которой вытекает, что множество неподвижных точек и периодических траекторий всюду плотно в множестве неблуждающих точек. Отсюда сразу следует, что у системы (3) нет неблуждающих точек, кроме точки покоя $x = 0$.

Определение 2. Непрерывно-дифференцируемая функция $E: M \rightarrow \mathbb{R}^1$ называется энергетической для системы (3), если она строго возрастает на множестве блуждающих точек и стационарна на множестве неблуждающих точек [6,20].

Непосредственно из результатов работы [6] получаем:

Следствие 1. Если система (3) моностабильна, то у нее существует энергетическая функция в M .

Основываясь на этом следствии, нетрудно доказать следующую теорему.

Теорема 2. Если характеристические числа матрицы $\hat{A}$ имеют положительные вещественные части, то положение равновесия $y = \hat{y}$ системы (2) асимптотически устойчиво в целом в $\text{Int} \Pi_+^n$, если среди характеристических чисел матрицы $\hat{A}$ есть хотя бы одно с отрицательной вещественной частью, то положение равновесия неустойчиво.

Для доказательства этой теоремы достаточно рассмотреть энергетическую функцию в окрестности точки покоя.

Основываясь на форме уравнений (3), можно получить условия, при выполнении которых в системе (3) (а следовательно –

но и в системах (2) и (1) возникают периодические решения.

Теорема 3. Пусть матрица $\hat{A}$ имеет хотя бы одну пару мнимых характеристических чисел $\pm i\omega$ и им соответствует простой элементарный делитель. Тогда система (3) имеет семейство периодических решений периода $T=2\pi/\omega$.

Доказательство. Матрица $\exp(T\hat{A})$, где $T=2\pi/\omega$, имеет два простых характеристических числа равных единице.

Пусть z - собственный вектор, соответствующий одному из этих характеристических чисел, т.е. $e^{T\hat{A}}z = z$. Пусть он нормирован так, что $z_i + \hat{\varphi}_i > 0, i=1, \dots, n$ и вектор $\xi_0 = (\xi_{10}, \dots, \xi_{n0})$ - решение системы

$$\varphi_i(\xi_{i0}) - \hat{\varphi}_i = z_i \quad i = 1, \dots, n,$$

где φ_i - функции, определенные в теореме 1. Пусть также

$$\Phi_0 = \text{diag} \left(\frac{\xi_{i0}}{\varphi_i(\xi_{i0}) - \hat{\varphi}_i} \right).$$

Очевидно, что $\Phi_0 e^{T\hat{A}} \Phi_0 \xi_0 = \xi_0$. Введем в рассмотрение банахово пространство B_T непрерывнодифференцируемых периодических функций $\eta = (\eta_1, \dots, \eta_n): \mathbb{R}^1 \rightarrow \mathbb{R}^n$ периода T с $\sup$ -нормой. Пусть B_T^0 - подмножество функций B_T таких, что $\eta(0) = \xi_0$. Таким образом, B_T^0 - компактное выпуклое подмножество пространства B_T . Рассмотрим линейное нестационарное уравнение с T -периодической матрицей

$$\dot{x}\eta = \Phi(\eta(t)) \hat{A} \Phi^{-1}(\eta(t)) x \eta \quad \eta \in B_T^0, \quad (8)$$

где матрица $\Phi(\eta(t))$ определена аналогично (7). Матрица $X(T)$ имеет простое характеристическое число (мультипликатор) $\rho = 1$ с собственным вектором ξ_0 . Следовательно [3], для каждой функции $\eta \in B_T^0$ существует единственное нетривиальное решение $\xi^\eta(t)$ системы (8), периода T такое, что $\xi^\eta(0) = \xi_0$. Таким образом, мы определили непрерывный оператор $\Xi: B_T^0 \rightarrow B_T^0$ сопоставляющий каждой функции $\eta \in B_T^0$ решение $\xi^\eta \in B_T^0$ системы (8). Этот оператор отображает в себе компактное выпуклое множество B_T^0 и по теореме А.Н. Тихонова [23] имеет неподвижную точку $\xi(t)$, которая и является периодическим решением системы (3).

Сформулированные теоремы позволяют провести практически

исчерпывающее качественное исследование обобщенной системы Лотки-Вольтерра, так как они сводят задачу исследования к алгебраической: нахождению положений равновесия и определению характеристических чисел матрицы $\hat{A}$.

С точки зрения приложений, представляют интерес явные выражения для определенных выше энергетических функций. В двух частных случаях такие выражения удается получить. Введем по аналогии с D - устойчивостью [14] следующее определение.

Определение 3. Матрица A называется D - определенной, если существует такая невырожденная диагональная матрица D , что матрица $(A^T D + DA)$ - положительно определена.

Теорема 4. Если система (1) имеет изолированное положение равновесия $\hat{N} > 0$, а матрица $A - D$ - определена с матрицей $D = \text{diag}(d_i)$, то вдоль любой траектории системы (1), расположенной в неотрицательном ортанте, функция $v: \text{Int} R_+^n \rightarrow R_1$, определенная соотношением:

$$v(N) = \sum_{i=1}^n \int_{\epsilon_i}^{N_i} d_i \frac{\hat{f}_i - f_i(x_i)}{g_i(x_i)} dx_i + c,$$

где $\epsilon_i > 0$, c - некоторые константы строго возрастает.

Доказательство. Производная функции v по направлению векторного поля системы (1) записывается следующим образом:

$$\dot{v}(N) = (\hat{f} - f(N))^T D A (\hat{f} - f(N)).$$

Здесь $f(N) = (f_1(N_1), \dots, f_n(N_n))$. Так как матрица $A - D$ - определена, то очевидно, что $\dot{v}(N) > 0$ при $N \neq \hat{N}$, $N_i > \epsilon_i$ $i = 1, \dots, n$. Выбирая постоянные ϵ_i достаточно малыми, всегда можно добиться выполнения неравенства $\dot{v}(N) > 0$ вдоль любой траектории расположенной в $\text{Int} R_+^n$. Постоянную c следует выбирать из условия $v(\hat{N}) = 0$.

Заметим, что если $g_i(N_i) = f_i(N_i) = N_i$, то мы получаем в качестве энергетической функции логарифмическую конструкцию, предложенную В. Вольтерра [1].

Простая проверка показывает, что функция v имеет в $\text{Int} R_+^n$ единственный изолированный экстремум в точке $N = \hat{N}$. Если матрицу D можно выбрать с положительными элементами $d_i > 0$, то этот экстремум является глобальным максимумом и положение равновесия $\hat{N}$ асимптотически устойчиво в целом в $\text{Int} R_+^n$. Если матрица D имеет отрицательные элементы, то

функция v знакопеременна или отрицательно определена, и положение равновесия неустойчиво. Если матрица A равна произведению диагональной D^{-1} на кососимметрическую K , $A = D^{-1}K$, то $\dot{v}(N) \equiv 0$ и система (1) консервативна.

Второй случай, в котором удается получить явное выражение для энергетической функции, следующий:

Теорема 5. Пусть матрица A системы (1) допускает следующее представление $A = D_1 B D_2$, где D_1 и D_2 невырожденные диагональные матрицы, такие что матрица $D = D_1 D_2^{-1}$ положительно определена. Тогда функция $v_1: R_+^n \rightarrow R^1$, определенная соотношением

$$v_1(N) = b^T D f(N) - \frac{1}{2} f^T(N) D_2 B D_2 f(N),$$

где $b = (b_1, \dots, b_n)$, строго возрастает вдоль траекторий системы (1) в R_+^n .

Доказательство. Вычисляя производную от функции v_1 по направлению векторного поля системы (1), получаем

$$\dot{v}_1(N) = [b^T D - f^T(N) D_2 B D_2] D(N) [D b - D_2 B D_2 f(N)], \quad (9)$$

где $D(N) = D_1 D_2^{-1} \text{diag}(g_i(N_i) (\partial f_i / \partial N_i))$. Отсюда очевидно, что множество точек покоя системы (1) совпадает с множеством стационарных точек функции v_1 в R_+^n , а в остальных точках, т.е. при $N \in R_+^n \setminus \Omega$ функция v_1 строго возрастает.

3. Исследование обобщенной системы Фишера-Ратнера.

Рассмотрим теперь систему генетических уравнений Фишера-Ратнера [11, 16].

$$\dot{p} = P(Wp - ew(p)), \quad (10)$$

где $p = (p_1, \dots, p_n)$ — вектор частот генов в популяции, $e = (1, \dots, 1)$ — вектор-столбец из единиц, $W = (w_{ij})$ — матрица приспособленностей, $w(p) = p^T W p$ — квадратичная форма. Фазовым пространством системы (10) является стандартный симплекс $\sigma = \{p: e^T p = 1, p \geq 0\}$. Уравнения типа (10) с произвольной матрицей W встречаются также в задачах эволюции биологических макромолекул [15], в теории игр [5], в теории автоматического управления [13].

Предположим, что система (10) имеет изолированное положение равновесия $\bar{p} \in \text{Int} \sigma$. Достаточные условия устойчивости

такого положения равновесия для систем типа (10) на основе прямого метода Ляпунова получены в [9, 10]. Оказывается, что система (10) в Int_σ эквивалентна системе (1) в IntR_+^n . Перейдем в уравнениях (10) от частот p_i к численностям N_i , т.е. произведем замену переменных по формулам

$$N_i = p_i \sum_{j=1}^n N_j. \text{ Получаем} \quad \dot{N} = (e^T N)^{-1} D(N) W N, \quad (11)$$

где $N = (N_1, \dots, N_n)$, $D(N) = \text{diag}(N_i)$. Система (11) имеет сбалансированное решение $\hat{N}(t) = \hat{p} \exp(\hat{w}t)$, где $\hat{w} = w(\hat{p})$. Это решение соответствует положению равновесия $p = \hat{p}$ системы (10). Произведем в (11) замену переменных $N_i(t) = y_i(t) \exp(\hat{w}t)$. Получаем:

$$\dot{y} = (e^T y)^{-1} D(y) (W - e e^T \hat{w}) y. \quad (12)$$

Матрица $(W - e e^T \hat{w})$ имеет одно нулевое характеристическое число и ему соответствует собственный вектор $\hat{p}$. Следовательно любой вектор $y = \beta \hat{p}$ будет равновесным для системы (12) при $-\infty < \beta < +\infty$. Пусть $\hat{q} \in \sigma$ левый собственный вектор матрицы $(W - e e^T \hat{w})$, соответствующий нулевому характеристическому числу, т.е. $\hat{q}^T (W - e e^T \hat{w}) = 0$. Система (12) имеет первый интеграл $u(y) = \sum_{i=1}^n \hat{q}_i \ln y_i$ в IntR_+^n . Действительно, так как $(e^T y) > 0$ в IntR_+^n , то

$$\dot{u}(y) = (e^T y)^{-1} \hat{q}^T (W - e e^T \hat{w}) y \equiv 0.$$

Таким образом, поверхности уровня функции u являются инвариантными многообразиями системы (12). На каждом из этих многообразий система (12) имеет единственную точку покоя и по форме совпадает с системой Лотки-Вольтерра. Следовательно, все полученные выше результаты с очевидными изменениями переносятся на систему (10).

ЛИТЕРАТУРА

1. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование М., "Наука", 1976.
2. Гелиг А.Х., Леонов Г.А., Якубович В.А. Устойчивость нелинейных систем с неединственным состоянием равновесия, М., "Наука", 1978.

3. Демидович Б.П., Лекции по математической теории устойчивости, М., "Наука", 1967.
4. Динамическая теория биологических популяций, под ред. Р.А. Полуэктова, М., "Наука", 1974.
5. Карлин С. Математические методы в теории игр программировании и экономике. М., "Мир", 1964.
6. Ладис Н.Н. Энергетические функции для некоторых динамических систем, Дифференциальные уравнения т. 8, № 5, 790-794, 1972.
7. Пью 4. Лемма о замыкании, Математика, 12, № 6, 80-135, 1968.
8. Пых Ю.А. Устойчивость решений дифференциальных уравнений Лотки-Вольтерра. Прикл. мат. и мех. т.41, № 2, 262-270, 1977.
9. Пых Ю.А. Об устойчивости одного класса систем нелинейных дифференциальных уравнений. Докл. АН СССР т. 203, № 4, 766-763, 1972.
10. Пых Ю.А. Дифференциальные системы с неотрицательными нормированными решениями, Дифференциальные уравнения т. 13, № 6, 1138-1140, 1977.
11. Ратнер В.А. Математические модели в популяционной генетике: частотные детерминированные модели, в сб. "Итоги науки. Математические методы в биологии", изд. ВИНТИ, М., 1969.
12. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ, М., "Наука", 1978.
13. Уткин В.И. Скользящие режимы и их применение в системах с переменной структурой М., "Наука", 1974.
14. Arrow K.J., Mc Manus M. A note on dynamic stability. Econometrica, 26, 448-454, 1958.
15. Eigen M. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules, Springer-Verlag, 1971.
16. Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.
17. Grossberg S. Decisions, Patterns and Oscillations in Nonlinear Competitive Systems with Applications to Volterra-Lotka Systems. J. Theor. Biol., 73, 101-130, 1978.
18. Kalman R.E. Physical and Mathematical mechanisms of instability in nonlinear automatic control systems. Trans. of ASME, 79, № 3, 1957.
19. Li C.C. First Cours in Population Genetics. Boxwood Press 1976.
20. Meyer K.R. Energy functions for morse-smale systems. Amer. J. Math, 20, № 4, 1031-1040, 1968.

21. Takeuchi Y., Adachi N., Tokumaru H. The stability of Generalized Volterra Equations. J. Math. Anal. and Appl. 62, № 3, 453-473, 1978.
22. Takeuchi Y., Adachi N., Tokumaru H. Global stability of ecosystems of the generalized Volterra type. Math. Biosciences, 42, 119-136, 1978.
23. Tichonov A.N. Ein Fixpunktsatz, Math. Ann. 111, 767-776, 1935.

СЛОЖНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Ю.С. Колесов

Ниже дается краткий обзор работ автора, в которых исследованы задачи: роль долгожителей в динамике изменения численности вида, роль неоднородного сопротивления внешней среды и миграций, роль межвидовой конкуренции и причины сосуществования близких видов с наличием ведущего вида, причины повышения стабильности экосистемы при ее уложении.

§ 1. Динамика изменения численности одного вида

Дифференциально-разностное уравнение Хачинсона

$$\dot{N} = r \left[1 - \frac{N(t-h)}{K} \right] N \quad (1.1)$$

достаточно хорошо описывает динамику изменения численности массовых видов животных в природе [1]. В (1.1) r - мальтузианский коэффициент линейного роста, h - возраст производителей вида, K - средняя численность вида. В дикой природе у многих видов животных продолжительность жизни довольно близка к h [2]. Именно по этой причине уравнение (1.1) является достаточно удовлетворительным. Тем не менее представляет интерес учет влияния более старых особей вида на динамику изменения его численности, так как у видов с относительно большим h средняя продолжительность жизни может быть на один-два года больше.

В простейшем случае следует от (1.1) перейти к уравнению

$$\dot{N} = r \left[1 - \frac{a_1 N(t-h) + a_2 N(t-h-1)}{K} \right] N, \quad (1.2)$$

где $a_1, a_2 \geq 0, a_1 + a_2 = 1$ Уравнение (1.2) составлено в предположении, что размножение у вида сезонное. Оказывается, если $h \sim 1$, некоторый процент долгожителей приводит к уменьшению колебаний численности. Если же $h \sim 2$, наличие любого количества долгожителей приводит к увеличению осцилляции численности. Отсюда, в частности, следует объяснение причины более интенсивных колебаний численности зайца-беляка в Якутии по сравнению с ондатрой.

От уравнения (1.2) легко перейти к более общему. Например, можно выписать уравнение для случая, когда размножение у вида непрерывное. На основе анализа различных уравнений такого типа сделан любопытный вывод: сезонное размножение в общем выгоднее непрерывного, т.е. сезонное размножение приводит к меньшей осцилляции численности.

Перейдем к вопросу о влиянии неоднородности среды обитания на динамику изменения численности вида [1, 3-6].

В ограниченной плоской области Ω с достаточно гладкой границей Γ рассмотрим краевую задачу

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \Delta N + r(1 - aN_{t-h})N, \quad \frac{\partial N}{\partial \nu} |_{\Gamma} = 0. \quad (1.3)$$

Здесь $D, r, h > 0, a = a(x_1, x_2)$ — положительная в $\Omega + \Gamma$ достаточно гладкая функция, $N = N(t, x_1, x_2), N_{t-h} = N(t-h, x_1, x_2)$, Δ — оператор Лапласа, ν — направление внешней нормали. Пусть N — ненулевое периодическое по t решение краевой задачи (1.3). Введем величины

$$M(D) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \int_{\Omega} N \, dx \, dt, \quad (1.4)$$

$$m(D) = \inf_t \int_{\Omega} N \, dx. \quad (1.5)$$

Эти функции таковы. При возрастании D функция (1.4) убывает. Поведение функции (1.5) сложнее. Грубо, она сначала возрастает, а затем начинает убывать. При больших значениях D периодическое решение (1.3) практически не отличается от периодического решения уравнения (1.1), в котором

$$\frac{1}{K} = \frac{1}{\max_{\Omega} a} \int_{\Omega} a \, dx.$$

Отсюда следует, что неоднородное сопротивление среды всегда выгодно виду. Остановимся еще на характере зависимости периодического решения краевой задачи (1.3) от пространственных переменных. При небольших значениях D в случае почти разорванного ареала колебания в разных точках области Ω могут быть в противофазе. Такое явление наблюдается в природе. Далее, колебания наиболее интенсивны в тех точках Ω , в которых функция $a(x_1, x_2)$ меньше всего. Они наименее интенсивны в точках максимума этой функции.

§2. Задача хищник-жертва

Моделируется системой уравнений

$$\dot{N}_1 = r_1 \left[1 + a \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) - \frac{N_1(t-h_1)}{K_1} \right] N_1, \quad (2.1)$$

$$\dot{N}_2 = r_2 \left[\frac{N_1}{K_1} - \frac{N_2(t-h_2)}{K_2} \right] N_2. \quad (2.2)$$

Здесь $N_1 = N_1(t)$ — количество жертв, $N_2 = N_2(t)$ — хищников. Основное допущение: будем считать, что сопротивление внешней среды есть внутренняя характеристика вида, т.е. оно не зависит от наличия или отсутствия хищника. Из этой гипотезы сразу следует, что

$$r_1(1+a) = r_1^0, \quad K_1 = \frac{K_1^0}{1+a}. \quad (2.3)$$

В правых частях равенств (2.3) r_1^0 — мальтузианский коэффициент линейного роста жертвы, а K_1^0 — среднее количество жертвы в отсутствии хищника. Второе равенство (2.3) раскрывает биологический смысл параметра a : за счет давления хищника популяция жертвы в среднем уменьшается в $(1+a)$ раз.

В реальных задачах отношение h_2 к h_1 близко к 1 или 2. Это влечет резонансность системы (2.1) — (2.2) [3]. Остановимся на случае основного резонанса. При $h_2 < h_1$ за счет увеличения a хищник может подавить колебания жертвы и, следовательно, свои. Если h_2 совсем мало отличается от h_1 , то при увеличении a колебания устанавливаются на определенном уровне и практически не меняются. При $h_2 > h_1$ и при уве-

личении а колебания жертвы и хищника начинают расти, превращаясь в δ -образные. Попутно происходят различные бифуркации, например, может происходить удвоение периода колебаний и переход периодических колебаний в двухчастотные.

Совсем не исследована задача хищник-жертва (и задачи следующих параграфов) с учетом возрастной структуры популяций и неоднородного сопротивления внешней среды. Напомним, что эти факторы достаточно принципиальны.

§3. Роль миграций за границу ареала обитания

Рассмотрим на примере сообщества песцы-лемминги. Считаем, что для обеих этих популяций среда обитания однородна и что ареалом служит некоторый прямоугольник. Верхнее его основание назовем северным, а нижнее - южным. Предполагаем, что песец может мигрировать только с севера на юг. Кроме этого, не будем учитывать давление песка на лемминга. При этих условиях их численности $N_1(t)$ и $N_2(t, x)$ являются решениями уравнений [3]

$$\dot{N}_1 = r_1 \left[1 - \frac{N_1(t-h_1)}{K_1} \right] N_1, \quad (3.1)$$

$$\dot{N}_2 = DN_2'' + r_2 \left[\frac{N_1}{K_1} - \frac{N_2(t-h_2, x)}{K_1} \right] N_2, \quad (3.2)$$

$$N_2' |_{x=0} = 0, N_2' |_{x=1} + \gamma \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) N_2 |_{x=1} = 0. \quad (3.3)$$

При любых $D, \gamma > 0$

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \int_0^1 N_2(t, x) dx dt > K_2, \quad (3.4)$$

т.е. миграции за ареал обитания всегда полезны для песка, так как позволяют увеличить усредненную численность.

Более детальный анализ системы (3.1) - (3.3) проводится численно [5]. Предполагается, что

$$h_1 = 0,8, h_2 = 1,86, r_1 = 2,4, r_2 = 0,9.$$

Оказывается, при $Y = 0$ пики высокой численности песка в два раза реже пиков высокой численности лемминга. Биологический смысл этого факта таков: после пика происходит такое падение численности песка, что он уже не может среагировать на очередной пик численности лемминга. Тем самым песцу целесообразнее мигрировать за границу ареала обитания при низкой численности лемминга. Подробный численный анализ показывает, что при $D = 0,15$, $\gamma = 2,6$ песок наиболее динамично и регулярно реагирует на увеличение и уменьшение численности лемминга. При этих D, γ колебания численности песка не являются периодическими и время между соседними пиками численности меняется в пределах от 3 до 6 лет. Это соответствует природным наблюдениям. Отметим еще, что при этих D, γ левая часть (3.4) примерно на 20% больше правой.

§4. Конкуренция. Причины сосуществования близких видов

Согласно общей идеологии, развитой в [1], в задаче о конкуренции двух видов имеем систему уравнений

$$\dot{N}_1 = r_1 \left[1 + a_1 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) - \frac{N_1(t-h_1)}{K_1} \right] N_1, \quad (4.1)$$

$$\dot{N}_2 = r_2 \left[1 + a_2 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) - \frac{N_2(t-h_2)}{K_2} \right] N_2. \quad (4.2)$$

Здесь $N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ - численности видов,

$$r_i(1+a_i) = r_i^0, K_i = \frac{K_i^0}{1+a_i}, i = 1, 2, \quad (4.3)$$

где r_i^0 - мальтузианские коэффициенты линейного роста,
 K_i^0 - средние численности видов, которые они имеют в от-
 сутствии конкурента.

Обозначим через M общий объем пищи в ареале. Если каж-
 дый из видов обитает в нем один, то

$$\gamma_i K_i^0 = M, i = 1, 2, \quad (4.4)$$

где γ_i - некоторое среднее количество пищи, необходимое для

существования отдельных особей. В случае совместного обитания двух видов

$$\gamma_1 K_1 + \gamma_2 K_2 = M. \quad (4.5)$$

Имеет смысл рассмотреть два случая

$$\gamma_1 K_1 + \gamma_2 K_2 > M, \gamma_1 K_1 + \gamma_2 K_2 < M. \quad (4.6)$$

В случае первого неравенства (4.6) конкуренция приводит к тому, что виды съедают больше пищи, например, за счет включения в рацион того, чем они пренебрегали при отсутствии конкуренции. Это неравенство следует считать выполненным и в случае, если пищевые рационы видов несколько различаются. Второе неравенство (4.6) означает, что конкуренция действует угнетающе, т.е. виды не съедают даже всю пищу, имеющуюся в ареале. Из (4.4) – (4.5) следует, что в первом случае

$$a_1 a_2 = 1 - \delta, \quad (4.7)$$

а во втором

$$a_1 a_2 = 1 + \delta, \quad (4.8)$$

где $0 < \delta < 1$. Представляется естественным допущение, что

$$\delta \ll 1. \quad (4.9)$$

Перейдем к вопросу о существовании и устойчивости стационарных режимов у системы (4.1) – (4.2). Пусть сначала $\delta = 0$. Тогда система (4.1) – (4.2) имеет семейство состояний равновесия, заполняющих отрезок

$$\frac{N_1}{K_1^0} + \frac{N_2}{K_2^0} = 1, N_1 \geq 0, N_2 \geq 0.$$

При $\delta \neq 0$ из этого континуума состояний равновесия остаются только три

$$(0, K_2^0), (K_1^0, 0), (K_1, K_2). \quad (4.10)$$

Предположим дополнительно, что

$$r_i^0 = \frac{\pi}{2h_i} + \varepsilon_i, \quad i = 1, 2, \quad (4.11)$$

где ε_i по модулю достаточно малы. В этом случае к системе (4.1) - (4.2) может быть применен метод нормальных форм, развитый в [1]. Используя его заключаем, что при (4.8) устойчиво каждое из первых двух состояний равновесия (4.10) или же в их окрестностях имеются устойчивые периодические движения. Если же выполнено (4.7), неустойчиво каждое из первых двух состояний равновесия (4.10) и в окрестностях каждого из них не может быть устойчивых стационарных движений.

Таким образом, при подходящей математической постановке задачи получаем, что в случае (4.7) виды сосуществуют, а в случае (4.8) происходит вытеснение одного из них, причем априори неизвестно какого именно.

Более детально система (4.1) - (4.2) исследовалась численно при параметрах, соответствующих различным конкретным сообществам. Например, рассмотрим популяции копытного и сибирского леммингов, которые являются основной пищей песца в северных районах Якутии [7]. В этом случае [1,5]

$$h_1 = h_2 = 0,8, \quad r_1^0 = 3,2, \quad r_2^0 = 3,6. \quad (4.12)$$

Вторая группа чисел (4.12) получена в предположении, что реализуются максимальные величины пометов и что у сибирского лемминга они несколько больше. Этого можно ожидать, так как сибирский лемминг немного меньше копытного. Кроме этого, наибольший теоретический интерес представляет ситуация, когда мальтузианские коэффициенты значительны и когда у подавляемого вида он больше. Напомним, что копытный лемминг более многочисленный, т.е. является ведущим видом. В связи с этим считаем, что $a_1 \ll a_2$. Далее, так как эти виды реально сосуществуют, должно быть выполнено (4.7). Считаем, что $a_1 a_2 = 0,9$. Положим

$$x_i(t) = \frac{N_i(t)}{K_i}, \quad i = 1, 2. \quad (4.13)$$

Характер изменения нормированных стационарных режимов (4.13) системы (4.1) – (4.2), которые в рассматриваемой ситуации являются периодическими, хорошо отражается числовыми данными, содержащимися в таблице.

a_1	$x_1 \min$	$x_1 \max$	$x_2 \min$	$x_2 \max$	T
0,05	$2,3 \cdot 10^{-3}$	4,48	$2,6 \cdot 10^{-4}$	1,67	4,2
0,1	$1,2 \cdot 10^{-2}$	3,75	$1,8 \cdot 10^{-3}$	2,05	3,8
0,15	$5,5 \cdot 10^{-2}$	3,01	$9,8 \cdot 10^{-3}$	2,21	3,5
0,185	$2 \cdot 10^{-1}$	2,29	$4,5 \cdot 10^{-2}$	2,19	3,3
0,2	1	1	1	1	

Отметим, что при дальнейшем увеличении a_1 колебания снова появляются, но уже совсем другого типа. Во-первых, период колебаний существенно увеличивается. Во-вторых, на периоде функции (4.13) имеют много максимумов и минимумов (для значений a_1 , фигурирующих в таблице, это не так). В-третьих функции (4.13) становятся вполне равноправными. Последнее означает, что при $a_1 > 0,2$ конкурентная борьба резко возрастает.

Вернемся к данным, представленным в таблице. Из этих данных следует, что конкуренция между близкими видами удивительно мощно стабилизирует колебания численности. Этим и объясняется относительно терпимое отношение ведущего вида к подавляемому.

В совокупности все изложенное выше можно рассматривать как уточнение хорошо известной "теоремы Гаузе".

§5. Причины большой стабильности биологических сообществ, состоящих из многих видов

В работе [5] рассматриваются сообщества, которые реально наблюдаются в Канаде и Якутии, состоящие из трех, четырех, пяти, шести и восьми видов. Связь устойчивости со сложностью просматривается очевидным образом. Более того, некоторые из видов просто не могут существовать в слишком прос-

той экосистеме. Здесь под повышением степени устойчивости экосистемы подразумевается следующее: при усложнении экосистемы уменьшаются колебания численности, в частности, увеличиваются минимумы численности и стационарные режимы соответствующих дифференциальных уравнений становятся менее чувствительными к изменению параметров, характеризующих экосистему.

Отметим, что в [5] коэффициенты линейного роста выбираются из достаточно оптимистических соображений. Здесь уместно напомнить, что они не могут быть определены абсолютно точно на основе анализа данных, имеющихся в биологической литературе. Наоборот, коэффициенты, характеризующие хищничество и конкуренцию, в [5] выбираются не слишком большими. Ясно, что эти дополнительные соображения позволяют более полно рассмотреть вопрос о связи устойчивости экосистемы с ее сложностью.

Приведем один конкретный результат из [5]. Рассмотрим систему

$$\dot{N}_1 = r_1 \left[1 + a_1 \left(1 - \frac{N_4}{K_4} \right) - \frac{N_1(t-h_1)}{K_1} \right] N_1, \quad (5.1)$$

$$\dot{N}_2 = r_2 \left[1 + a_2 \left(1 - \frac{N_4}{K_4} \right) - \frac{N_2(t-h_2)}{K_2} \right] N_2, \quad (5.2)$$

$$\dot{N}_3 = r_3 \left[1 + a_3 \left(1 - \frac{N_4}{K_4} \right) - \frac{N_3(t-h_3)}{K_3} \right] N_3, \quad (5.3)$$

$$\dot{N}_4 = r_4 \left[a_1 \frac{N_1}{K_1} + a_2 \frac{N_2}{K_2} + a_3 \frac{N_3}{K_3} - \frac{N_4(t-h_4)}{K_4} \right] N_4, \quad (5.4)$$

где $N_1 = N_1(t)$ - численность популяции мышевидных, $N_2 = N_2(t)$ - зайца-беляка, $N_3 = N_3(t)$ - рябчика, $N_4 = N_4(t)$ - лисы. Параметры a_1, a_2, a_3 в (5.4) положительны и в сумме равны единице. Они характеризуют доли жертв в рационе хищника. Коэффициенты линейного роста и возрасты производителей этих видов определяются из биологических соображений. Параметры a_1, a_2, a_3 и a_1, a_2, a_3 выбираются по-разному. Оказывается, добавление рябчика в рацион лисы приводит к стабилизации колебаний численности остальных видов. При этом колебания чис-

ленности рябчика существенно зависят от числовых характеристик сообщества и носят достаточно разный характер. Это соответствует наблюдаемому в природе [8]. Любопытно отметить, что изолированно живущий рябчик колебаний численности не испытывает, т.е. его колебания полностью определяются колебаниями численности остальных видов. Это подтверждает точку зрения, высказанную по этому поводу в [2]. Далее, колебания численности лисы существенно зависят от доли зайца-беляка в ее рационе. Это и понятно: колебания численности зайца-беляка весьма резкие, что приводит к сильной неустойчивости пищевой базы лисы. Этот вывод полностью совпадает с природными наблюдениями [7]. Отметим еще, что при достаточно разумном сочетании параметров с колебаниями численности лисы происходит удивительный феномен: примерно через каждые 40 - 50 лет наблюдается резкий всплеск ее численности. Это явление связано с тем, что в соответствующие временные промежутки у всех жертв оказывается высокая численность. Отмеченный факт реально наблюдается в природе [7].

Не останавливаясь на остальных выводах работы [5], приведем главный. Совсем небольшие коэффициенты, характеризующие конкуренцию и хищничество, приводят к сильной стабилизации экосистемы. При усложнении экосистемы этих коэффициентов больше, что и приводит к большей ее стабильности. Строго говоря, этот вывод применим лишь к рассмотренным в [5] сообществам, т.е. к некоторым реально наблюдаемым в природе. В самом деле, выше отмечалось, что при увеличении коэффициента, характеризующего хищничество, в задаче хищник-жертва возможно нарастание колебаний.

Сделаем последнее замечание. Из проведенного в [5] анализа вытекает, что внутривидовая борьба в общем сильнее межвидовой и хищничества. Этот вывод основан на следующем факте: хотя в сложном сообществе численности видов осциллируют не по периодическому закону, собственная частота как правило является ведущей. Исходя из общих соображений, близкое утверждение высказывалось рядом экологов.

§ 6. Заключение

В совокупности результаты, полученные автором, позволяют дать теоретическое объяснение "десятилетнему циклу" колебаний численности млекопитающих в Канаде и Якутии [7,8]. Кроме этого, разработанные математические модели могут

быть использованы для прогнозирования численности животных в различных конкретных районах. Трудности, которые здесь возникают, носят чисто технический характер.

В теоретическом отношении математические модели нуждаются в дальнейшем исследовании. Наиболее перспективный путь — это использование асимптотических методов. Однако и на этом пути возникают новые и трудные математические задачи [9]. В связи с этим следует подчеркнуть важность численных методов. Действительно, рассмотренное в [5] биологическое сообщество, состоящее из восьми видов (мышевидных, зайца-беляка, рябчика, ондатры, лисы, рыси, колонка, горностая), моделируется системой дифференциально-разностных уравнений, содержащей пятьдесят шесть существенных параметров. Вполне очевидно, что такую систему нельзя проанализировать средствами классической математики. Однако, если все параметры имеют четкий биологический смысл, можно воспользоваться средствами вычислительной математики.

В заключение отметим, что многие из выводов, приведенные выше, не отличаются категоричностью. Это обстоятельство связано с тем, что в основном рассматривались дифференциальные уравнения, коэффициенты которых были как-то специализированы. Последнее связано с существом дела: даже в относительно простых задачах не представляется возможным дать достаточно полное описание характера поведения решений соответствующих дифференциальных уравнений. Этот факт имеет и биологическое объяснение: жизнь слишком многогранна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Колесов Ю.С. Математические модели экологии. — В сб.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979, с. 3-40.
2. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: ИЛ, 1957.
3. Колесов Ю.С. Резонансы в экологии. — В сб.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1978, с. 26-42.
4. Колесов Ю.С. Неоднородное сопротивление среды — фактор, способствующий выживанию вида. — Всесоюзная конференция по асимптотическим методам в теории сингулярно-возмущенных уравнений. Тезисы докладов. Ч.1, Алма-Ата, 1979, с. 200-211.
5. Захаров А.А., Колесов Ю.С., Спокойнов А.Н., Фе-
90

- дотов Н.Б. Теоретическое объяснение десятилетнего цикла колебаний численности млекопитающих в Канаде и Якутии. - В сб.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1980, с. 82-131.
6. Колесов Ю.С. Динамика изменения численности вида при большом коэффициенте подвижности. - В сб.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1980, с. 66-75.
7. Тавровский В.А. и др. Млекопитающие Якутии. - М.: Наука, 1971.
8. Lloyd B. Keith. Wildlife's ten-year cycle. - The university of Wisconsin press, Madison, 1963.
9. Колесов Ю.С. Динамические эффекты, возникающие при сильном взаимодействии резонансных автоколебательных систем. - В сб.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1980, с. 134-141.

О КАЧЕСТВЕННОМ АНАЛИЗЕ ИМИТАЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ СЛОЖНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Ф.А. Сурков

1. Математическое моделирование, как средство анализа и прогнозирования поведения сложных, в частности экологических, систем уже прочно вошло в арсенал исследователей, занятых решением проблем охраны природы и рационального природопользования. Использование того или иного типа модели при этом определяется как исходной практической задачей и объемом имеющейся информации об объекте моделирования, так и, в немалой степени, вкусами и опытом создателей модели - специалистов по математическому моделированию. Поскольку такими не рождаются, а становятся из физиков, специалистов по дифференциальным уравнениям, математической логике или теории вероятностей, то одна и та же исходная задача может привести к использованию термодинамических принципов, цепочек Боголюбова, уравнений с запаздывающим аргументом, конечных автоматов или случайных флуктуаций в динамических системах. Обреченность слабых попыток формализовать процесс создания математической модели и утопичность, на современном этапе, идеи перепоручить эту задачу непосредственным узким специалистам естественнонаучного про-

фия привели к возникновению понятия "искусство" математического моделирования [1].

Применение к возникшей ситуации тезиса О.Уальда о совершенной бесполезности всякого искусства создает впечатление о том, что математическое моделирование в своем развитии, тем самым, уже значительно оторвалось от породивших его практических задач и достигло, по степени бесполезности, вершин изящества, прочно и давно занятых теорией чисел. Действительно, отдельные результаты о предельном поведении и циклах длины n в дискретных динамических системах $x_{t+1} = F(x_t)$, связанные с числами Фибоначчи и канторовым совершенным множеством [2], безусловно, приблизились к этому идеалу. В то же время имеется другое направление исследований, отличающееся некоторыми характерными чертами, главной из которых является исключительная неуклюжесть алгоритмов, представляющих математическую модель объекта. Единственным оправданием того, что такие "гадки утята" появляются на страницах научных журналов, является их безусловная практическая направленность (и иногда – небесполезность!), это является их второй отличительной чертой. Третий важный признак – полная ориентированность на использование ЭВМ для экспериментирования – в последние годы уже не характерен: ЭВМ применяется для доказательства как простоты чисел-великанов вида $2^p - 1$, так и более практически направленной (для нужд полиграфии) гипотезы 4-х красок.

Модели указанного выше типа, во избежание терминологических недоразумений, в дальнейшем сознательно не будут называться имитационными. Речь пойдет об их качественном анализе. Основной (но не единственной!) моделью, экспериментирование с которой легло в основу настоящей работы является имитационная модель экосистемы Азовского моря (ИМЭСАМ)[3].

2. Будем считать исходной следующую ситуацию: имеется математическая модель $x^{t+1} = F(x^t, S^t)$, где x^t – фазовый вектор размерности n , S^t – вектор внешних факторов и управлений размерности m , F – отображение, $F: R^{n+m} \rightarrow R^n$ представляющие собой алгоритм модели. Имеется программа для ЭВМ, обеспечивающая вычисление x^{t+1} по x^t и S^t , кроме того известно, что если x^0 и $S^0, S^1, S^2, \dots, S^T$ задано определенным образом, то вычисленный по этим величинам набор $\{x^t\}, t = 1, 2, \dots, T$, в каком-то смысле похож на некий известный набор $\{x^t\}$. Последнее свойство называется адекватностью моде-

ли. Пусть также среди множества моделей одинаковой адекватности F отличается важным свойством, которое можно назвать понятностью. Оно означает, что соотношения между переменными в алгоритмах модели являются отражением законов (физики, химии и пр.) или гипотез, выражающих мнение экспертов о возможном виде этих законов. Другими словами, на микроуровне в модели формализованы современные представления о виде взаимодействий, и, в результате, предсказания модели должны быть не менее достоверными, нежели мнение группы экспертов. Для большей наглядности нужно представить себе размерности n и m порядка нескольких десятков.

Задача качественного анализа модели заключается в осуществлении комплекса процедур, позволяющих лучше понять ее структуру и поведение при всевозможных входных воздействиях. Опыт показывает, что создание модели, т.е. построение алгоритма, осуществляющего (правдоподобно) отображение $x^{t+1} = F(x^t, S^t)$ является не завершающим, а начальным этапом процесса моделирования. Неизбежно у создателя модели или у лица, собирающегося эту модель эксплуатировать, возникает желание понять, что же за объект представляет из себя модель F ? Некоторая дополнительная информация об этом может быть получена следующими путями:

а) Статистический анализ. Бывает полезно проделать корреляционный и регрессионный анализ компонент фазовых векторов x^t, x^{t-1} и вектора внешних воздействий S^t . Возможность вариаций S^t позволяет получить больший объем статистического материала, чем исходный набор натуральных наблюдений над системой. Статистический анализ результатов машинных экспериментов с моделью, как и статистический анализ первичной информации об объекте, дает нередко общее представление о взаимосвязи и взаимодействии структурных элементов модели.

б) Установление степени нелинейности модели. В скалярном случае вместо функции $f(x)$ часто приближенно пользуются каким-либо отрезком ее ряда Тейлора. Для отображения F также полезно бывает выписать несколько первых членов разложения F в ряд Тейлора и сравнить работу модели $x^{t+1} = F(x^t, S^t)$ с работой моделей $x^{t+1} = F_1(x^t, S^t)$, $x^{t+1} = F_2(x^t, S^t)$, где F_1, F_2 — линейная и квадратичная вектор-функции. Коэффициенты матриц в F_1 и F_2 представляющие собой частные производные функции F вычисляются приближенно, опять-таки путем экспериментирования с моделью на ЭВМ. Часто сложная на первый взгляд модель является на деле "почти" линейной. Расположение не-

нулевых элементов в матрице первых частных производных дает представление о структуре системы.

в) Исследование стационарных режимов и переходных процессов. Если подавать на вход системы постоянный (или периодически меняющийся) вектор $\tilde{S}^t$, то часто вне зависимости от начального вектора x^0 в модели устанавливается постоянный (соответственно, периодический) режим x^* . Зависимости $x^*(\tilde{S}^t)$, а также $T(\tilde{S}^t)$, где T - характерное время установления режима, дают представление о тенденциях развития системы и скорости их проявления. Может случиться так, что для некоторых специальных входных воздействий процесс не устанавливается вовсе. Как правило, бывают априорные представления о том, при каких $\tilde{S}^t$ это должно происходить. Полезно подробно исследовать именно эти "критические" и "околокритические" режимы.

г) Анализ реакций модели на импульсные изменения внешних факторов. Выходом линейной системы с входным сигналом в виде δ - функции является передаточная функция этой системы. Это обстоятельство определяет важность и полезность исследования реакций модели на импульсные входы, которые иногда могут быть содержательно интерпретированы (например, реакция экосистемы на аварийный выброс загрязняющего вещества).

д) Замораживание переменных. Будем искусственно, после каждого такта работы модели присваивать некоторой переменной определенное фиксированное значение. Иногда в результате этой процедуры после нескольких тактов стабилизируется еще целый ряд переменных. Этот прием позволяет определить структурные связи в модели, некоторые из которых не очевидны a priori.

е) Определение коридоров. Некоторая часть компонент вектора S^t при проведении прогнозных расчетов не может быть задана точно. Полезно уметь отвечать на вопросы: "В каком диапазоне может изменяться переменная x_1^t при заданном диапазоне изменений S^t ?" Для этой цели можно использовать метод статистических испытаний (Монте Карло) и "разыгрывать" S^t как псевдослучайные числа с тем или иным распределением, сосредоточенным в заданном диапазоне. Иногда "псевдослучайный" характер S^t имеет содержательный смысл (вариации климатических факторов).

ж) Анализ чувствительности к изменению структуры. Иногда модель $x^{t+1} = F(x^t, S^t)$ может быть представлена в виде суперпозиции $x^{t+1} = F^1(F^2(F^3 \dots F^k(x^t, S^t), \dots, S^t)S^t)$, причем

каждая преобразует лишь незначительную часть компонент векторов x^t и S^t . В этом случае говорят, что модель имеет блочную структуру и состоит из k - блоков. Полезно бывает испытать модели, которые получаются при изменении порядка следования F^i в суперпозиции, при этом можно ограничиться содержательно интерпретируемыми перестановками.

3. Перечисленные выше процедуры, безусловно, не исчерпывают всех способов экспериментирования с моделью, позволяющих лучше понять ее внутреннее устройство. Один из возможных (и наиболее частых) результатов такого экспериментирования - установление необходимости совершенствования того или иного узла модели, при этом отмеченное выше свойство "понятности" модели позволяет легко локализовать источник неадекватности. Другой, более позитивный результат - выявление избыточной детализации описания процессов - дает возможность осуществить агрегирование без существенного ущерба для точности.

Именно итерационный процесс создания модели, экспериментирования на ней с последующим ее изменением и дальнейшим экспериментированием и создает некое понимание моделируемой системы, являющиеся основным достижением исследования. Сама по себе модель на каждом шаге этого процесса - не более чем этап процесса познания.

Для того, чтобы каким-то образом упорядочить или даже отчасти формализовать процедуры качественного анализа, представляется перспективным использование специального аппарата анализа нечетких утверждений (лучше, хуже, точнее и пр.) типа Заде и процедур анализа общих свойств и структурной устойчивости динамических систем, точнее говоря, некоторого синтеза этих двух подходов.

Известно, что наиболее выдающееся достижение Ньютона, которое он счел нужным засекретить в виде анаграммы, в переводе на современный язык звучит так: "Полезно решать дифференциальные уравнения". Основная идея настоящей работы сводится к следующему: "Полезно заниматься имитационным моделированием".

ЛИТЕРАТУРА

1. Шеннон Р. Имитационное моделирование систем - искусство и наука. М., "Мир", 1978.
2. Smale S., Williams R.F., The Qualitative (Analysis of a Difference Equation of Population Growth, Journ. Math. Biol. 3. 1976.

3. Ворович И.И., Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А. и др. Проблемы управления экосистемой Азовского моря. Опыт имитационного моделирования. – Известия СКНЦВШ. Естественные науки № 2, 1977.

ОБ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ И ИНФОРМАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМАХ ПОДДЕРЖАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ В ЭКОСИСТЕМАХ

Домбровский Ю.А.

В настоящее время нет общепринятого определения устойчивости экосистем, несомненно, однако, что основные механизмы поддержания устойчивости имеют форму отрицательных обратных связей. Материальные основы этих связей, осуществляющихся на популяционном и биогеоценотическом уровнях, разнообразны (мы не рассматриваем здесь компоненту устойчивости, определяемую адаптационными реакциями отдельных организмов). Можно выделить механизмы поддержания устойчивости, основанные на постоянстве и инерции потоков круговорота вещества и энергии в экосистемах, которые находились в центре внимания ученых на начальном этапе развития экологии. Простейшим стабилизирующим механизмом является хищничество, регулирующее плотность жертвы (субстрата).

Избыток углекислоты, возникающий, например, в связи с лесным пожаром, компенсируется усиленным ее потреблением растениями в других областях и превращением в карбонаты (1). Интуитивно ясно, что устойчивость биотического круговорота зависит от его интенсивности и объема потоков. Назовем такого рода механизмы энергетическими.

Отрицательные обратные связи могут осуществляться также с помощью "сигналов", энергетический уровень которых несравним с мощностью процессов круговорота. "Сигналы" имеют либо химическую природу, либо используют другие способы коммуникации между организмами. В качестве примера "сигнального" или как мы будем называть ниже, информационного регулирования, можно привести крауд-эффект – резкое снижение роста популяции или даже массовая смертность особей при достижении некоторой критической плотности еще до того, как это торможение произойдет из-за дефицита пищи. В этом

примере информационный механизм является более чувствительным, чем трофический (энергетический), соответственно, возмущение в системе, сопряженное с уничтожением кормовой базы было бы значительно более сильным. Другим примером не энергетического механизма является территориальное поведение, проявляющееся в расселении особей популяции по индивидуальным участкам, пространственном разобщении особей (групп особей). Территориальность приводит к установлению плотности популяции на уровне более низком, чем уровень насыщения, предотвращает истощение запасов пищи у животных и биогенных веществ, воды и света у растений (1).

Примером сигнального регулирования является экологический метаболизм водных животных и растений (2). Важность "наружноромонального" аппарата поддержания гомеостаза в водных экосистемах отмечал Джулиан Гексли (3). Регуляция роста и активности гидробионтов происходит посредством выделения в водную среду биологически активных веществ, концентрации которых столь ничтожны, что едва поддаются химическому определению. С помощью математических моделей показано, что метаболическое регулирование в сообществе фитопланктона может приводить к поддержанию видового разнообразия и другим стабилизирующим эффектам (4, 5). Вероятным способом сигнального воздействия в этом случае является регулирование проницаемости клеточных мембран фитопланктона.

Таким образом, понимание многочисленных экологических феноменов невозможно без уяснения информационных взаимодействий. Особенно важен их учет при анализе природных систем, подвергающихся воздействию человека.

Антропогенное воздействие приводит к широкому нарушению экологического равновесия. Наиболее вероятным при этом является повреждение информационных механизмов поддержания устойчивости, как более тонких и уязвимых, по сравнению с энергетическими.

Ограниченная адекватность большинства математических моделей экосистем связана с тем, что в них описываются почти исключительно энергетические процессы (круговорот вещества и энергии). Эти модели могут в отдельных случаях отражать реакцию систем на соответствующие воздействия (промышленное изъятие, биогенная нагрузка, эвтрофирование). Однако для построения надежных прогностических моделей экологических систем, подвергающихся антропогенному воздействию, необходим учет информационных механизмов поддержания устойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975, стр. 115, 271
2. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море, Киев, 1970.
3. Huxley J. Biol. Rev. 10, 427, 1935.
4. Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. "Биофизика" XXIV, № 2, 289-292, 1979.
5. Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. "Биофизика", XXIV, № 5 893-896, 1979.

РАЗНООБРАЗИЕ ПОТОКОВ БИОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ И УСТОЙЧИВОСТЬ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

Ильичев В.Г.

НИИ механики и прикладной математики РГУ

Проблема взаимосвязи устойчивости и сложности экологических систем подробно рассматривается в [1]. При исследовании устойчивости весьма плодотворным является представление биоценозов как некоторых многоконтурных систем автоматического регулирования, надежное функционирование которых определяется сбалансированностью больших и малых циклов биогенных веществ. Такой подход позволяет с единых позиций рассматривать влияние структурных особенностей (видовое разнообразие, протяженность трофических цепей, сложность процессов разложения органических веществ) на устойчивость экологических систем.

Модельный анализ устойчивости квазистационарных состояний простейших фитоценозов, содержащих единственную схему циркуляции веществ, показывает, что они, как правило, неустойчивы. Для адекватного описания стабильных природных систем приходится либо усложнять процессы разложения органических веществ, либо учитывать многовидовую структуру биологических сообществ. Формально, оба предлагаемых подхода эквивалентны, так как во всех случаях приводят к увеличению разнообразия потоков биогенных веществ в системе.

Рассматривается следующая модель, описывающая круговорот фосфора в системе "Фитопланктон - органическое вещество - биогенные элементы":

$$\begin{cases} \dot{f} = f(-\alpha + \beta \frac{P}{P+f}) \\ \dot{P} = \alpha Mf(t-\eta) - \beta \frac{Pf}{P+f} \end{cases} \quad (1)$$

где f – биомасса фитопланктона (Φ), выраженная в единицах фосфора;

P – концентрация минерального фосфора (P);

α, β – коэффициенты смертности и роста Φ ;

η – время разложения органического вещества (ОВ) отмершего Φ до биогенных форм; вообще говоря, η – случайная величина [2];

M – символ математического ожидания.

Выражение для удельной скорости роста Φ – $\beta \frac{P}{P+f}$ – пред-

ложено Contois и используется при описании кинетических закономерностей в популяционной микробиологии [3]. Заметим, что правые части системы (1) – однородные функции первой степени относительно переменных f, P , что соответствует гипотезе о нейтральности рассматриваемой популяции [4].

Система (1) имеет невырожденную стационарную точку ($\bar{f} > 0$) только при условии $\beta > \alpha$, устойчивость которой существенно зависит от выбора случайной величины η .

п.1. Пусть η – вырожденная случайная величина с дисперсией $D\eta = 0$ и математическим ожиданием $M\eta = N$.

В этом случае система (1) упрощается:

$$\begin{cases} \dot{f} = f[-\alpha + \beta \frac{P}{P+f}] \\ \dot{P} = \alpha f(t-N) - \beta \frac{Pf}{P+f} \end{cases} \quad (2)$$

Характеристический квазимногочлен линеаризованной системы (2) приводится к виду

$$\mu^2 + \mu + E = E\bar{e}^{\mu T}, \quad (3)$$

где $E = \frac{\alpha}{\beta}$ (очевидно, $0 \leq E < 1$) и $T = N(\beta - \alpha)$.

Область устойчивости уравнения (3) в пространстве параметров T, E определяется соотношением $E < D(T)$, где

а) $D(T)$ – монотонно убывающая функция;

$$б) D\left(\frac{3\pi}{2}\right) = 1 \text{ и } \lim_{T \rightarrow \infty} D(T) = 0,5.$$

В общем случае коэффициенты α, β (а значит и E) являются функциями от параметров $\bar{I}$, например, I_1 — интенсивность солнечной радиации. Пусть всегда выполняется соотношение

$$0 < \beta(\bar{I}) - \alpha(\bar{I}) < 1.$$

Назовем модель (1) сильно устойчивой, если невырожденная стационарная точка модели (зависящая от параметров $\bar{I}$) устойчива при любом допустимом наборе коэффициентов α, β .

Модель (2) сильно устойчива, если и только если

$$M\eta = N < \frac{3\pi}{2}.$$

п. 2. Определим случайную величину η соотношением

$$\eta = \begin{cases} N_1 & \text{с вероятностью } \lambda_1 \\ N_2 & \text{с вероятностью } \lambda_2 = 1 - \lambda_1 \end{cases}$$

$$(D\eta)^2 = \lambda_1 \lambda_2 (N_1 - N_2)^2 \text{ и } M\eta = \lambda_1 N_1 + \lambda_2 N_2.$$

Выпишем уравнения системы (1) для данной величины η :

$$\begin{cases} \dot{f} = f \left[-\alpha + \beta \frac{P}{P+f} \right]; \\ \dot{P} = a [\lambda_1 f(t - N_1) + \lambda_2 f(t - N_2)] - \beta \frac{Pf}{P+f}. \end{cases} \quad (4)$$

Достаточные условия сильной устойчивости модели (4):

$$а) |N_1 - N_2| < 2\sqrt{3}; \quad б) (D\eta)^2 = \lambda_1 \lambda_2 (N_1 - N_2)^2 > 1$$

Отметим, что в данном случае значения $N_1, N_2, M\eta$ могут быть сколько угодно велики (ср. с п.1).

Некоторые возможные интерпретации модели (4):

а) разложение по предложенной в п. 2. схеме соответствует традиционному разделению ОВ на легко и трудноокисляемую фракции, с соответствующими характерными временами разложения N_1 и N_2 , при этом λ_i — доля i -той фракции в исходном ОВ;

б) пусть f — суммарная биомасса двух конкурирующих видов, каждый из которых описывается системой (2) из п. 1., а N_i — время разложения отмершей биомассы i -го вида. Если N_1, N_2 велики, то только совместное сосуществование

видов может быть устойчивым. Иными словами, конкурентное взаимодействие видов при определенных условиях выступает как способ построения устойчивых структур из неустойчивых элементов.

п. 3. Пусть η – распределена по нормальному закону

$$D\eta = \sigma, M\eta = 0 \text{ и } P_{\eta}(S) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-a)^2}{2\sigma^2}}.$$

Система (1) преобразуется к виду

$$\begin{cases} \dot{f} = f[-a + \beta \frac{P}{P+f}], \\ \dot{P} = a \cdot \int_{-\infty}^{\infty} P_{\eta}(S) \cdot f(t-S) - \beta \frac{Pf}{P+f}. \end{cases} \quad (5)$$

Достаточные условия сильной устойчивости модели (5):

$$(D\eta)^2 = \sigma^2 > 2.$$

Интерпретация модели (5):

Флуктуации физико-химических параметров внешней среды (температура и т.д.) приводят к случайным колебаниям скорости разложения ОВ. Высокая дисперсия флуктуаций препятствует возникновению резких колебательных режимов в экосистеме.

Схема разложения п. 3. формально соответствует бесконечному числу путей образования биогенных веществ в системе. Устойчивость гарантируется, если мера разнообразия потоков (в данном случае ее естественно связать с дисперсией) больше некоторой критической величины.

ЛИТЕРАТУРА

1. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ, "Наука", М., 1979 г.
2. Ильичев В.Г. Модель трансформации биогенных веществ и методы ее идентификации. Сб. "Математическое моделирование водных экологических систем", Иркутск, 1978 г.
3. Печуркин Н.С. Популяционная микробиология., "Наука", Новосибирск, 1978 г.
4. Динамическая теория биологических популяций, под ред. Полуэктова Р.А., "Наука", М., 1974 г.

ТЕОРЕТИКО-ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ЗАМКНУТЫХ МИКРОЭКОСИСТЕМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ВЕЩЕСТВОМ И ЭНЕРГИЕЙ

Абросов Н.С., Губанов В.Г., Ковров Б.Г., Фиштейн Г.Н

(Красноярск)

Функционирование природных экосистем (ЭС) заключается в непрерывном циклическом переносе вещества и энергии по трофическим звеньям за счет поглощения внешней энергии. По-видимому, интенсивность круговорота вещества, распределение биогенного вещества по трофическим уровням, устойчивость биологического круговорота и видового состава, а также закономерности сукцессии определяются суммарным количеством пригодного для биосинтеза вещества и интенсивностью энергообеспечения. Поэтому количественный анализ зависимостей между указанными факторами, приводящих к тому или иному характеру лимитирования процессов в ЭС (а значит и к определенному характеру ее функционирования), представляет актуальную задачу теоретической экологии. Решение данной задачи методически удобно начать с рассмотрения минимально возможных (по структуре и функциональным взаимосвязям) сообществ, способных к длительному автономному функционированию, где изучаемые характеристики поддаются контролю и управлению. Удобным объектом исследования в этом смысле являются замкнутые экосистемы (ЗЭС).

Теоретические исследования ЗЭС имеют небольшую историю. Укажем некоторых авторов, обсуждавших те или иные вопросы: (Эман, 1966; Алексеев, 1973, 1976, 1978 и др; Абросов и др., 1976, 1977; Полякова, 1979). Однако данные работы носят, в большей степени, поисковый характер и поэтому достаточно далеки от возможности постановки параллельных экспериментов с конкретными видами, субстратами и пр. Например, не учитываются содержания углерода, кислорода, их вхождение наряду с биогенными элементами в общие субстраты (CO_2 , $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$, $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ и т.д.) и их непосредственное влияние на процессы роста и дыхания организмов.

В данной работе построена математическая модель гомогенной замкнутой микроэкосистемы (ЗМЭС), учитывающая динамику основных лимитирующих биологические процессы химичес-

ких элементов и световую энергию и допускающая параллельную постановку экспериментов с реальными микрокосмами (Ковров и др. 1976; Kovrov, Fishtein, 1978).

Рассматриваемая гомогенная ЗЭС состоит из одного вида продуцентов (X - автотрофы) и одного вида редуцентов (R - гетеротрофы). В процессе фотосинтеза продуценты используют световую энергию (E), углекислый газ (W), воду (V) и биогенные элементы (S_j), производят биомассу и выделяют кислород (Q). При минерализации мертвой биомассы организмов (Z) редуцентами потребляется кислород, образуются биогенные элементы, углекислый газ и вода. Растворенный кислород используется и при дыхании микроорганизмов, в процессе которого образуются углекислота, вода и выделяются биогены.

Удельные скорости роста организмов (μ_X, μ_R) согласно концепции L - систем (Полетаев, 1966; Гильдерман и др., 1970), определяются выражениями:

$$\mu_X = \min \left\{ \hat{\mu}_X, \beta_{Xj} S_j, \beta_{XW} W, \frac{GE(1-e^{-uX})}{X}, \beta_{XV} V \right\}, \quad (1)$$

$$\mu_R = \min \{ \hat{\mu}_R, \beta_{RZ} Z, \beta_{RQ} Q \},$$

где $\hat{\mu}_X, \hat{\mu}_R$ - максимально возможные удельные скорости роста соответственно продуцентов и редуцентов ($\hat{\mu}_X, \hat{\mu}_R = \text{const}$), β_{ab} - коэффициент приспособленности организмов вида "a" к веществу типа "b" ($B=j, W, V, Z, Q$), равный произведению удельной скорости потребления этого вещества (C_{ab}) на экономический коэффициент (коэффициент урожайности) его усвоения (Y_{ab}): $\beta_{ab} = C_{ab} \cdot Y_{ab}$ ($C_{ab}, Y_{ab} = \text{const}$), $j = \overline{1, m}$; m - число учитываемых биогенных элементов, G - характеризует удельную скорость роста продуцентов на единицу поглощенной энергии ($G = \text{const}$), u - коэффициент поглощения света единицей биомассы автотрофов ($u = \text{const}$).

Дыхание автотрофов полагается постоянным ($\gamma_X = \text{const}$). Дыхание редуцентов (γ_R) полагается пропорциональным концентрации растворенного кислорода при ее низких значениях и максимальным ($\hat{\gamma}_R$) - при больших концентрациях O_2 :

$$\gamma_R = \min \{ \hat{\gamma}_R, \beta_{QO} Q \}, \quad (2)$$

где β_Q - характеризует удельную скорость дыхания редуцентов при единичной концентрации O_2 ($\beta_Q = \text{const}, \beta_Q = \beta_{RQ}$).

Динамика концентраций компонентов ЭС описывается системой уравнений:

$$\dot{X} = (\mu_X - 2\chi_X - \gamma_X) X, \dot{R} = (\mu_R - 2\chi_R - \gamma_R) R,$$

$$\dot{Z} = \eta_X X + \eta_R R - \frac{\mu_R}{Y_{RZ}} R, \dot{S}_j = a_j A, \dot{W} = \frac{1}{Y_{XW}} A, \quad (3)$$

$$\dot{Q} = - \frac{1}{Y_{XW} B} A, \dot{V} = \frac{a_H}{a_{HV}} A,$$

где $A = -\mu_X X + \gamma_X X + \gamma_R R + \mu_R \left(\frac{1}{Y_{RZ}} - 1 \right) R$,

η_X, η_R - удельные скорости отмирания организмов ($\eta_X, \eta_R = \text{const}$), a_j - относительное содержание j -го биогенного элемента в организмах ($a_j = \text{const}$), B - концентрационный фотосинтетический коэффициент продуцентов ($B = \text{const}$).

Так как система замкнута, то остается неизменной суммарная концентрация каждого из элементов ЭС (M), находящихся в ней как в свободном (фоновые концентрации биогенов- s_j), так и в связанном виде (биомассы организмов, CO_2, O_2, H_2O), т.е.

$$M_j = a_j (X + R + Z) + S_j = \text{const},$$

$$M_C = a_C (X + R + Z) + a_{CW} W = \text{const},$$

$$M_H = a_H (X + R + Z) + a_{HV} V = \text{const},$$

$$M_O = a_O (X + R + Z) + a_{OW} W + a_{OV} V + 1 \cdot Q = \text{const},$$

где a_C, a_H, a_O - относительные содержания соответственно углерода, водорода и кислорода в биомассе организмов ($a_C, a_H, a_O = \text{const}$) (содержание определенного элемента в биомассе организмов (a_j, a_C, a_H, a_O) полагаем на данном этапе исследования одинаковым для всех видов), a_{CW}, a_{OW} - относительные содержания соответственно C и O в CO_2 ($a_{CW}, a_{OW} = \text{const}$), a_{OV}, a_{HV} - относительные содержания соответственно O и H в H_2O ($a_{OV}, a_{HV} = \text{const}$), причем $a_{OW} + a_{CW} = a_{OV} + a_{HV} = 1$.

Полагается, что $\sum_j a_j + a_O + a_C + a_H = 1$.

Ряд описанных коэффициентов удовлетворяет вытекающим из закона сохранения вещества соотношениям:

$$a_j = \frac{1}{Y_{Xj}}, a_C = \frac{a_{CW}}{Y_{XW}},$$

$$a_0 = \frac{a_{OW}}{Y_{XW}} + a_{OV} \frac{a_H}{a_{HV}} - \frac{1}{Y_{XWB}}. \quad (5)$$

Для системы дифференциальных уравнений (3) фазовое пространство, согласно выражениям (1-2), разбивается на $(3+m) \times 3 \times 2$ областей функционирования ЭС различающихся по характеру лимитирования биологических процессов. (Полагается, что вода, являясь средой обитания организмов, не лимитирует функционирование последних). Однако устойчивые стационарные состояния возможны лишь в $(3+m)$ областях, в которых

$$\begin{aligned} \text{а) } \mu_X &= \beta_{Xj} \bar{S}_j, \mu_R = \beta_{RZ} \bar{Z}, \gamma_R = \hat{\gamma}_R, \\ \text{б) } \mu_X &= \beta_{XW} \bar{W}, \mu_R = \beta_{RZ} \bar{Z}, \gamma_R = \hat{\gamma}_R, \\ \text{в) } \mu_X &= \frac{GE(1-e^{-uX})}{X}, \mu_R = \beta_{RZ} \bar{Z}, \gamma_R = \hat{\gamma}_R, \\ \text{г) } \mu_X &= \frac{GE(1-e^{-uX})}{X}, \mu_R = \beta_{RQ} \bar{Q}, \gamma_R = \hat{\gamma}_R, \end{aligned} \quad (6)$$

где чертой сверху ($\bar{S}_j, \bar{Z}$ и т.д.) помечены стационарные значения соответствующих компонентов системы.

Если функционирование 1-го трофического уровня лимитировано некоторым биогенным элементом (например, первым, $j = 1$), то реализуется только одно устойчивое состояние (6,а), в котором рост редуцентов лимитирован пищей (Z), а дыхание их максимально возможное ($\hat{\gamma}_R$). Это состояние выполняется при условиях:

$$\begin{aligned} M_1 &> M_{1X}, E > E(M_1), M_j > M_j(M_1), j = \overline{2, m}, \\ M_C &> M_C(M_1), M_H >> M_H(M_1), M_0 > M_{01}(M_1, M_C, M_H). \end{aligned} \quad (7)$$

При $M_1 < M_{1X}$ система гибнет. Стационарные значения концентраций организмов (X, R), живой биомассы ($ЖБ = X + R$) и

суммарной биомассы ($СБ = ЖБ + Z$) системы в пределах рассматриваемой области возрастают линейно с увеличением суммарной концентрации лимитирующего рост продуцентов биогенного элемента.

Аналогично для других биогенных элементов и для углерода. Для области лимитирования углеродом (6,б) выпишем лишь условия ее реализации:

$$\begin{aligned} M_C > M_{CX}, E > E(M_C), M_j > M_j(M_C), j = \overline{1, m}, \\ M_H \gg M_H(M_C), M_O > M_{OC}(M_C, M_H). \end{aligned} \quad (8)$$

При $M_C < M_{CX}$ система гибнет.

Если рост автотрофов лимитирован световой энергией, возможна реализация двух устойчивых стационарных состояний (6,в,г).

Первое из них осуществляется при условиях:

$$E > E_X, M_j > M_j(E), M_C > M_C(E), M_H \gg M_H(E), M_O > M_{OE}(M_C, M_H, E). \quad (9)$$

При $E < E_X$ система гибнет. В пределах этой области характер зависимости стационарных концентраций живых компонентов системы, ЖБ и СБ от величины освещенности имеет вид с точностью до констант L_ω L_Z :

$$\frac{\omega}{1 - e^{-u\omega}} = L_\omega E + L_Z, \quad (10)$$

где ω — соответствующая концентрация биомассы.

Второе стационарное состояние реализуется при условиях:

$$\begin{aligned} E > E_X, M_j > M_j(M_O, M_C, M_H), M_H \gg M_H(M_O, M_C), \\ M_C > M_C(M_O, M_H), M_{OE} > M_O > \max\{M_{Oj}, M_{OC}\}. \end{aligned} \quad (11)$$

В этом случае рост автотрофов лимитирован освещенностью, рост редуцентов кислородом. Значения стационарных концентраций живых компонентов в этой области изменяются с освещенностью в пропорции (10), а так как концентрация мертвой биомассы изменяется в противоположном направлении, то СБ остается постоянной.

При увеличении суммарной концентрации кислорода или углерода в системе живые компо-

ненты сохраняют свои значения, а СБ соответственно линейно убывает и возрастает.

Полученные ограничения на параметры управления, приводящие к тому или иному возможному варианту распределения лимитирующих факторов по уровням, опробированы на экспериментах с конкретной микробной экосистемой (МЭС), содержащей один вид микроводорослей (*Chlorella* 21901) и два вида редуцентов (*M. rubrum*, *Pseudomonas* sp.), рассматриваемых с функциональной точки зрения, как один общий вид с некоторыми интегральными характеристиками.

В экспериментах планировалась реализация двух областей лимитирования функционирования системы: углеродом и азотом. Коэффициенты для расчетов брались как из литературных источников, так и из проводимых нами экспериментов: $\hat{\mu}_X = 1.0 \text{ ст}^{-1}$, $\hat{\mu}_R = 25 \text{ ст}^{-1}$, $\eta_R = 0.55 \text{ ст}^{-1}$, $\eta_X = 0.01 \text{ ст}^{-1}$, $\gamma_X = 0.3 \text{ ст}^{-1}$, $\gamma_R = 0.025 \text{ ст}^{-1}$, $C_{Xj} = 1000 \text{ мл мг}^{-1} \text{ ст}^{-1}$, $C_{RZ} = 1 \text{ мл мг}^{-1} \text{ ст}^{-1}$, $C_{XW} = 10000 \text{ мл мг}^{-1} \text{ ст}^{-1}$, $\beta_{XV} = 1000 \text{ мл мг}^{-1} \text{ ст}^{-1}$, $\beta_{RQ} = 5000 \text{ мл мг}^{-1} \text{ ст}^{-1}$, $U = 1.38 \text{ см}^2 \text{ мг}^{-1}$, $G = 5.787 \cdot 10^{-3} \text{ мг Дж}^{-1}$, $B = 1$, $a_C = 0.5$, $a_O = 0.22$, $a_H = 0.09$, $a_N = 0.12$, $a_S = 0.03$, $a_P = 0.01$, $a_i = 0.03$, где N - азот, S - сера, P - фосфор, i - другие элементы.

В качестве минеральной среды выбраны и пересчитаны (так, чтобы S, P и другие элементы находились в экомаксимуме по отношению к C и N) следующие компоненты:

$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} = 0,5 \text{ г/л}$, $\text{KH}_2\text{PO}_4 = 0,07 \text{ г/л}$, микроэлементы = $2,5 \text{ мл/л}$, трилон Б = $0,035 \text{ г/л}$. Источником азота служил NH_4NO_3 в количестве $0,42 \text{ г/л (N1)}$, $0,5 \text{ г/л (N2)}$, $0,21 \text{ г/л (N3)}$ для областей лимита по азоту и $0,6 \text{ г/л}$ для лимита по углероду. В качестве источника углерода в среду добавляли глюкозу в количестве $1,5 \text{ г/л (C1)}$, $1,75 \text{ г/л (C2)}$, 2 г/л (C3) для области лимита по C и 2 г/л для лимита по N. Шесть вариантов питательной среды по 100 мл в колбе инокулировали одним миллилитром образца маточной МЭС (находившейся в устойчивом состоянии в течение 3х лет) с концентрациями микроорганизмов $10^5 - 10^6 \text{ кл/мл}$. Инокулированная среда разливалась по 5 мл в стеклянные пробирки (по 6 шт. каждый вариант) с кюветами для регистрации оптической плотности (СФ - 18) и определения концентрации суммарной биомассы системы (мг/мл) и концентрации хлорофилла (в условных единицах). Пробирки запаивались и устанавливались в люминостат с круглосуточным освещением. Газовая фаза составляла 40 - 45 мл. В течение эксперимента некоторые про-

МЭС	Суммарная биомасса		Концентрация микроорганизмов		pH	NO ₂	NO ₃	NH ₃
	ожидаемая мг/мл	полученная мг/мл	X кл/мл	R кл/мл				
C1	1,2	0,97	$5,2 \cdot 10^5$	$6,9 \cdot 10^5$	5,8-6,6	-	+	+
C2	1,4	0,975	$6,8 \cdot 10^5$	$11,5 \cdot 10^5$	5,2-6,7	-	+	+
C3	1,6	0,98	$5,1 \cdot 10^5$	$5 \cdot 10^5$	5,1-6,1	-	+	+
N1	1,0-1,2	1,15	$4,2 \cdot 10^5$	$5 \cdot 10^5$	6,0-6,9	-	+	-
N2	1,2-1,5	0,98	$3,1 \cdot 10^5$	$2 \cdot 10^5$	5,8-6,6	-	-	-
N3	0,5-0,6	1,2	$58,7 \cdot 10^5$	$14 \cdot 10^5$	6,6-7,3	-	-	-

бирки каждого варианта вскрывались и определялись: концентрации микроорганизмов (методом высева на твердую среду Громова), pH, а также проводились качественные реакции на присутствие нитратов, нитритов и аммиака.

В таблице приведены некоторые усредненные результаты вскрытия пробирок (по 3 на каждый вариант) через 1 год после запайки систем.

Из таблицы видно, что линейного возрастания концентрации биомассы с увеличением лимитирующего субстрата и достоверной разницы в концентрациях микроорганизмов (кроме N3) к сожалению не обнаружено, что, по-видимому, объясняется небольшим разбросом (отличием) лимитирующего ресурса и не удовлетворительной точностью использованных экспериментальных методов. Излишний прирост суммарной биомассы против ожидаемого для системы N3, очевидно, связан с синтезом большего количества жиров на среде богатой углеродом, но с недостаточным содержанием азота (N3 - самая бедная по азоту система).

Качественный анализ на содержание в среде минерального азота дал отрицательный результат для МЭС, стационарное состояние которых должно лимитироваться азотом. В среде систем, стационарное состояние которых лимитировано С, азот в той или иной форме обнаружен.

Хотя предсказанные теоретически более тонкие эффекты внутри каждой области в экспериментах не проявились, качественные экспериментальные результаты дают основание полагать, что области лимитирования азотом, либо углеродом были определены верно, и что экспериментальные точки попали в рассчитанные области.

Таким образом, предложенная модель уже в представленном виде может служить полезным (если не необходимым) инструментом при создании реальных замкнутых микроэкосистем, способных к длительному поддержанию круговорота вещества с тем или иным распределением лимитирующих факторов. Для изучения же более тонких свойств функционирования экосистемы необходима дальнейшая коррекция модели и эксперимента.

ЛИТЕРАТУРА

1. Эман Т.И. 1966. В кн.: Проблемы кибернетики, т. 16, М., "Наука", 191-203.
2. Алексеев В.В. 1973. Ж. Водные ресурсы, № 3, 156-168

3. Алексеев В.В. 1976. В кн.: Человек и биосфера, вып. 1, М., "Изд-во Моск. ун-та".
4. Алексеев В.В. 1978. В кн.: Человек и биосфера, вып. 2, М., "Изд-во Моск. ун-та", 42-102.
5. Абросов Н.С., Губанов В.Г., Ковров Б.Г. 1976. Изв. СО АН СССР, сер. биол., № 15, вып. 3,3 - 9.
6. Абросов Н.С., Губанов В.Г., Ковров Б.Г. 1977. В сб.: IV Всесоюзная конференция по проблемам теоретической кибернетики. Новосибирск, 28-30.
7. Полякова М.С. 1979. ЖОБ, т. 40, № 6, 931-937.
8. Ковров Б.Г., Мамавко Г.А., Фиштейн Г.И. 1976. В сб.: Материалы IX Всесоюзного рабочего совещания по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев.
9. Kovrow B.G., Fishtein G.N. 1978. В сб.: Continuous cultivation of microorganisms 7th International symposium Prague, July 10-14, p. 44.
10. Полетаев И.А. 1966. В кн.: Проблемы кибернетики, т. 16, М., "Наука", 171.
11. Гильдерман Ю.И., Кудрина К.Н., Полетаев И.А. 1970. В кн.: Исследования по кибернетике. М., "Сов. радио", 165-210.

ТЕОРЕМА ФИШЕРА И КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ

А.П. Шапиро., Е.Я. Фрисман

Институт автоматики и процессов управления, Владивосток

До последнего времени не вызывало сомнения утверждение о том, что колебания численности биологических популяций может обуславливаться только сложными взаимодействиями внутри биоценозов, или вызываться периодическими воздействиями внешней среды.

Такое представление сложилось под сильным влиянием фундаментальной работы Вольтерра [1], в которой показано, что циклические изменения численности возникают в системе "хищник-жертва" и не появляются в других системах (конкуренция лимитированная популяция и т.д.). Эти результаты, однако, справедливы только для тех случаев, когда можно считать численность популяций непрерывной величиной и описывать динамику биосистемы дифференциальными уравнениями.

Вместе с тем для многих популяций высших организмов более адекватным аппаратом описания являются дискретные динамические системы (в данном случае, возвратные уравнения). Наиболее естественно применение этого аппарата к популяциям с непрерывающимися поколениями (насекомые, лососевые рыбы, некоторые беспозвоночные). Динамика численности популяций таких видов описывается особенно просто. Если условия среды от поколения к поколению меняются не очень сильно, то численность некоторого поколения будет полностью определяться только численностью предыдущего поколения. Таким образом, обозначив через N_n численность n -го поколения, можно записать следующее детерминистическое уравнение, описывающее динамику численности такой одновозрастной популяции с непрерывающимися поколениями.

$$N_{n+1} = F(N_n). \quad (1)$$

Теоретические и экспериментальные исследования [2,3,4] показали, что для популяций, динамика которых описывается уравнениями вида (1) возможно возникновение сложных периодических режимов изменения численности. Здесь мы остановимся кратко на результате А.П. Шапиро [5] о возникновении бифуркаций для модели (1). Перепишем (1) в виде

$$N_{n+1} = aF(N_n), \quad (2)$$

где $F(N)$ унимодальная дифференцируемая функция, (причем, $F'(0) \neq 0$) и a некоторый мультипликативный параметр. Пусть ненулевые решения уравнения (2) при всех $a < a_1$ сходятся к устойчивой неподвижной точке, и пусть $F(N)$ при достаточно больших N удовлетворяет неравенству $F(N) < kN^{-2-\epsilon}$. Тогда существует такое значение параметра $a = a_2$ ($a_2 > a_1$), при котором среди решений уравнения (2) будет присутствовать цикл длины три. Кроме того, для многих конкретных видов функций $F(n)$ на интервале (a_1, a_2) будет реализована первая серия бифуркаций. Содержательно это означает, что изолированная одновидовая популяция живых организмов может испытывать регулярные или хаотические колебания численности, вызванные сугубо внутривидовыми факторами, а именно, плотностно зависимым лимитированием роста численности.

В связи с вышеизложенным для теоретической популяционной экологии и генетики возникает вполне естественная пробле-

ма объяснения последовательности возникновения и роли различных режимов динамики численности популяции в ходе эволюционного процесса. Для решения этой проблемы необходимо прежде всего выявить и описать количественную взаимосвязь между факторами, влияющими на динамику численности популяции и факторами, влияющими на изменение ее генетической структуры. Другими словами, необходимо проанализировать совместную динамику численности и генетической структуры популяций, находящихся под действием как селективных, так и плотностно зависимых сил.

Рассмотрим ситуацию, когда действие отбора не зависит от численности (плотности населения) популяции. Вместе с тем, будем учитывать влияние плотностно зависимых факторов, лимитирующих рост популяции. Такое рассмотрение эквивалентно обычному представлению об отборе, как дифференциальной переживаемости генотипов при предположении, что эта дифференциальная переживаемость одинакова для любой численности популяции. Подобное представление, по-видимому, вполне соответствует реальному действию отбора на те признаки, природная генотипическая изменчивость по которым никак не коррелирована с изменениями плотности в популяции [6,7]. В этом случае абсолютные приспособленности генотипических групп (W_{ij}) зависят от численности следующим образом:

$$W_{ij}(N(n)) = a_{ij}f(N(n)). \quad (3)$$

Здесь $f(N)$ — функция, характеризующая плотностную регуляцию динамики численности, одинаковую для каждого генотипа и a_{ij} — дифференциальные коэффициенты, эквивалентные относительным генотипическим приспособленностям. Такое действие отбора мы предлагаем называть F — отбором, подчеркивая этим названием постоянство относительных приспособленностей (fitnesses), наличие плотностно зависимых факторов, характеризующихся функцией $f(N)$, а также отдавая дань автору концепции дифференциальных приспособленностей Р.А. Фишеру.

Учитывая (3), получаем следующую систему уравнений, описывающих динамику частот аллелей и численностей изолированной менделеевской однолокусной полиаллельной популяции.

$$P_i(n+1) = P_i(n) \sum_j a_{ij} P_j(n) / \bar{a}(n) \quad (4)$$

$$N(n+1) = \bar{a}(n) f(N(n)) N(n), \quad (5)$$

где $\bar{a}(n) = \sum_{ij} a_{ij} P_i(n) P_j(n)$.

Обратим внимание на то обстоятельство, что решения подсистемы (4), характеризующей изменение генетической структуры популяции, не зависят от динамики численности популяции и могут быть исследованы независимо от (5). Кроме того, эта подсистема совпадает с точностью до обозначений с уравнениями динамики генетической структуры "свободной" нелимитированной популяции [8]. Следовательно, для этой подсистемы справедлив результат теоремы Фишера-Кингмана [9], который в этом случае имеет вид:

$$\bar{a}(n+1) \geq \bar{a}(n), \quad (6)$$

т.е. среднее значение коэффициентов a_{ij} в (3) может лишь возрастать в процессе эволюции независимо от начального состояния популяции и конкретных значений коэффициентов a_{ij} . Понятно, что в общем случае (т.е. в случае многолокусного отбора, наличия мутаций, рекомбинаций и т.д.) это утверждение оказывается несправедливо, и динамика генетической структуры, вообще говоря, может приводить и к убыванию $\bar{a}(n)$. Однако, все адаптивные факторы (в том числе селекция вновь возникших мутаций) могут лишь увеличивать эту величину.

Теперь рассмотрим уравнение (5), описывающее изменение численности популяции. Очевидно, что динамика численности существенно связана с изменением величины $\bar{a}$. По-видимому, в естественных популяциях должно наблюдаться медленное и весьма неравномерное во времени увеличение параметра $\bar{a}(n)$, вызванное селекцией вновь возникших адаптивных мутаций, причем, начальное значение этого параметра в популяциях примитивных организмов должно быть весьма небольшим. Ввиду крайней замедленности скорости роста $\bar{a}(n)$ в некоторые промежутки времени численность популяции должна успевать выходить на устойчивый стационарный уровень $N_{\bar{a}}$. Однако, в дальнейшем с ростом $\bar{a}(n)$ динамика численности может измениться. Вначале это изменение будет носить только количественный характер, заключающийся в росте $N_{\bar{a}}$, затем при переходе $\bar{a}(n)$ через некоторое бифуркационное значение картина динамики меняется качественно: возникают циклические режимы динамики. Если рост $\bar{a}(n)$ продолжается, то циклика становится все более и более сложной. На рисунке приведены графики изменения численности и $\bar{a}(n)$, полученные путем численного решения системы уравнений (4) и (5) для случая двуаллельного локуса ($l=2$) и линейного вида функции $f(N)$ (точнее $f(x)=1-x$,

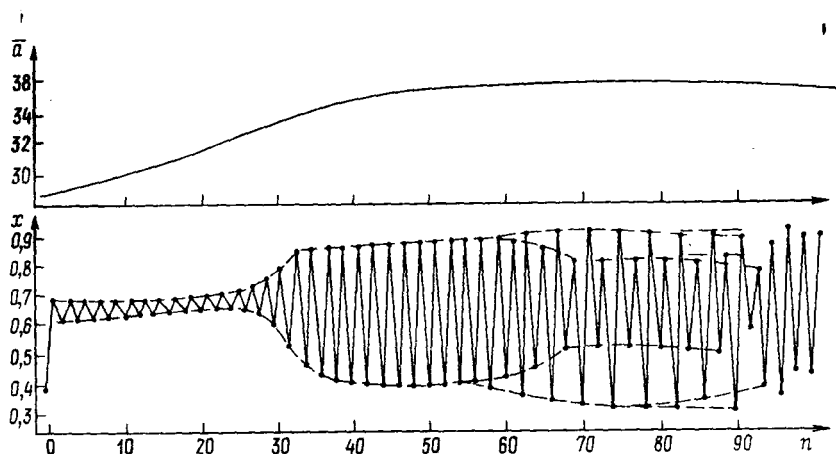
где x относительное, а не абсолютное значение численности популяции), т.е. для случая

$$\begin{aligned} P_1(n+1) &= P_1(n)(a_{11}P_1(n) + a_{12}P_2(n))/\bar{a}(n) \\ P_2(n+1) &= P_2(n)(a_{12}P_1(n) + a_{22}P_2(n))/\bar{a}(n) \\ x(n+1) &= \bar{a}(n)x(n)(1-x(n)), \end{aligned} \quad (7)$$

где $a_{11} = 3.6$, $a_{12} = 3.2$, $a_{22} = 2.8$, $P(0) = 0.05$, $x(0) = 0.4$.

Как видим на этих графиках монотонное изменение величин $P_1(n)$ и $\bar{a}(n)$ сопровождается весьма сложным динамическим поведением численности популяции, которая проходит стадии сходящихся колебаний, монотонного поведения, расходящихся колебаний разного периода и, наконец, просто хаотического поведения.

По-видимому, основное отличие реальной популяционной динамики от полученных модельных динамических картин заключается в существенно более медленном и значительно менее равномерном росте $\bar{a}(n)$, а, соответственно, значительно более медленном и менее регулярном характере изменения типов динамического поведения природных популяций.



Динамика a_n и x_n , полученная при численном решении уравнений (8). После серии регулярных колебаний с периодом два, четыре и восемь поколений динамика численности приобретает хаотический характер без видимых закономерностей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вольтерра В. 1978. Математическая теория борьбы за существование. Наука, М., 244 с.
2. Шапиро А.П. 1974. Математические модели конкуренции. - В кн.: Управление и информация, вып. 10, изд. ДВНЦ, Владивосток, с. 5-75.
3. May R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261, № 5560, p. 459-467.
4. Hassel M.P., Lawton J.H., May R.M. 1976. Patterns of dynamical behavior in single species populations. *J. Anim. Ecol.*, 45, № 2, p. 471-486.
5. Шапиро А.П. 1972. К вопросу о циклах и возвратных последовательностях. - В кн.: Управление и информация, вып. 3, изд. ДВНЦ, Владивосток, с. 96-118.
6. Gaines M.S., McClenaghay L.R. Jr., Rose R.R. 1978. Temporal patterns of allometric variation in fluctuating populations in *Microtus ochrogaster*. "Evolution", 32, № 4, p. 723-739.
7. Gottlieb L.D. 1974. Genetics stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* spp. *coronaria* that fluctuates in population size. *Genetics*, 76, 3, p. 551-556.
8. Ратнер В.А. 1973. Математическая теория эволюции менделевских популяций. - В кн.: Проблемы эволюции, т.3, Наука, Новосибирск, с. 151-213.
9. Kingman J.F.C. 1961. A mathematical problem in population genetics. *Proc. Can. Phil. Soc.*, 57, p. 574-582.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ МИГРАЦИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ С ОТНОШЕНИЯМИ МЕЖДУ ВИДАМИ ТИПА ХИЩНИК-ЖЕРТВА

К.Э. Плохотников

В океанологии хорошо известно явление суточных вертикальных миграций зоопланктона. Эти миграции приводят к тому, что максимум распределения биомассы совершает периодические колебания.

Две основные концепции, объясняющие механизм таких миграций следующие: первая, усматривает такой механизм в периодических колебаниях некоторого абиотического параметра, например, освещенности [1-3], вторая, в динамике отношений между организмами и видами, например, хищник-жертва отношениями [4-6].

В работе наряду с учетом освещенности, в качестве механизма миграций рассмотрена возможность преследования хищником жертвы и убегания жертвы от хищника [7,8]. Биологическое сообщество рассматривается как "газ" живых организмов, погруженных в некоторую среду. Для моделирования такой экосистемы привлекается математический аппарат кинетической теории газов [9], позволяющий получить хорошо известные в экологии уравнения гидродинамического типа [7,8] которые учитывают преследование-убегание.

Далее рассмотрена более общая модель, в которой учитывается известный в биологии энергетический принцип [10], согласно которому биомассу можно измерять в энергетических единицах. В этом случае экосистема представляется в виде некоторой структуры, через которую осуществляется постоянный ток энергии. Это дает возможность фактор освещенности учесть естественным образом в качестве граничного условия в соответствующих уравнениях.

Пусть в трехмерный объем Ω погружено биологическое сообщество, в состав которого входят M различных видов. Каждый организм представим в виде точки с конечной массой. В начале учтем лишь силы преследования - убегания между отдельными организмами. Эффекты, связанные с рождением, смертью особей, а также выедания хищником жертвы будут учтены ниже введением соответствующих феноменологических членов

Каждой особи, входящей в экосистему припишем радиус-вектор $\vec{r}_i^a$ и скорость $\vec{v}_i^a$, где a ($a = 1, \dots, M$) - идентифицирует вид, к которому принадлежит данная особь, а i ($i = 1, \dots, N_a$) - порядковый номер особи в популяции a -го вида, причем N_a - число особей a -го вида. Тогда уравнения движения, описывающие пространственно-временное поведение каждой особи в экосистеме, имеют следующий вид:

$$\frac{d\vec{r}_i^a}{dt} = \vec{v}_i^a, m_a \frac{d\vec{v}_i^a}{dt} = -\mu_a \vec{v}_i^a - \sum_{\substack{\beta=1 \\ \beta \neq a}}^M \sum_{j=1}^{N_\beta} \frac{\partial}{\partial \vec{r}_i^a} U^{a\beta}(\vec{r}_i^a - \vec{r}_j^\beta), \quad (1)$$

где $a = 1, \dots, M$; $i = 1, \dots, N_a$; m_a - масса; μ_a - коэффициент трения при движении каждой особи a -го вида в среде; $U^{a\beta}(a, \beta = 1, \dots, M)$ - матрица потенциалов сил преследования-убегания, причем особи a -го вида преследуют особей β

го вида при $U^{a\beta} < 0$ и, наоборот, особи a -го вида убегают от особей β -го вида, когда $U^{a\beta} > 0$. Будем предполагать, что функции $U^{a\beta}(\xi)$ ($a, \beta = 1, \dots, M$) достаточно быстро стремятся к нулю при $\xi \rightarrow \infty$ так, что существуют радиусы действия сил $dU^{a\beta}/d\xi$, которые обозначим через $a_{a\beta}$.

Перейдем теперь от описания экосистемы в форме (1) к статистическому описанию, используя аппарат построения цепочки кинетических уравнений Боголюбова [9], для многочастичных функций распределения. Обозначим через $f_{a_1 \dots a_s} = f_{a_1 \dots a_s}(t, \vec{x}_1, \dots, \vec{x}_s)$ функцию распределения порядка s , где $\vec{x}_i = (\vec{r}_i, \vec{v}_i)$ ($i = 1, \dots, s$) с нормировкой $\Omega^{-s} \int f_{a_1 \dots a_s} d\Gamma = 1$, где $d\Gamma = d\vec{x}_1 \dots d\vec{x}_s$ и интегрирование распространяется на все пространство Γ . Выражение $\Omega^{-s} f_{a_1 \dots a_s}$ представляет собой плотность вероятности найти группу из s особей, принадлежащих к соответствующим видам $a_1, \dots, a_s$ в окрестности точек $\vec{x}_1, \dots, \vec{x}_s$ соответственно.

В нашем случае цепочка кинетических уравнений имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{a_1 \dots a_s}}{\partial t} + \sum_{k=1}^s \left\{ \vec{v}_k \frac{\partial f_{a_1 \dots a_s}}{\partial \vec{r}_k} - \frac{\mu_{a_k}}{m_{a_k}} \frac{\partial}{\partial \vec{v}_k} (\vec{v}_k f_{a_1 \dots a_s}) \right\} - \\ - \sum_{k=1}^s \left\{ \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq k}}^s \frac{1}{m_{a_k}} \frac{\partial U^{a_k a_l}(|\vec{r}_k - \vec{r}_l|)}{\partial \vec{r}_k} \frac{\partial f_{a_1 \dots a_s}}{\partial \vec{v}_k} + \right. \\ \left. + \sum_{\substack{\beta=1 \\ \beta \neq a_k}}^M \frac{n_\beta}{m_{a_k}} \int d\vec{x}_{s+1} \frac{\partial U^{a_k \beta}(|\vec{r}_k - \vec{r}_{s+1}|)}{\partial \vec{r}_k} \frac{\partial f_{a_1 \dots a_s \beta}}{\partial \vec{v}_k} \right\} = 0, \end{aligned} \quad (2)$$

где n_β ($\beta = 1, \dots, M$) — среднее число особей β -го вида в единице объема, $f_{a_1 \dots a_s \beta} = f_{a_1 \dots a_s \beta}(t, \vec{x}_1, \dots, \vec{x}_{s+1})$.

Введем характерную величину массы m , коэффициента трения μ , радиуса действия сил преследования-убегания a , потенциала U для экосистемы в целом. Тогда, переходя к безразмерным величинам в (2), где за масштаб времени, длины, потенциала возьмем $m/\mu, a, U$ соответственно, перед последним членом в левой части (2) получим малый параметр $\epsilon = mV_0^2/U$, где $U = ag, V_0 = g/\mu$. Величина g представляет собой характерную величину силы, развиваемой особями в экосистеме, а V_0 — средняя скорость движения. Физический смысл малого параметра

состоит в том, что средняя кинетическая энергия отдельной особи много меньше величины характерного потенциала U . Это не удивительно, так как в нашей системе мощное демпфирующее влияние оказывает трение.

Следуя [9], (2) можно решать методом разложения по малому параметру ϵ . В приближении первого порядка по ϵ для одночастичных функций распределения $f_a = f_a(t, \vec{x})$ $a = 1, \dots, M$ имеем:

$$\frac{\partial f_a}{\partial t} + \vec{v} \frac{\partial f_a}{\partial \vec{r}} - \frac{\mu_a}{m_a} \frac{\partial}{\partial \vec{v}} (\vec{v} f_a) - \left[\sum_{\substack{\beta=1 \\ \beta \neq a}}^M \frac{n_\beta}{m_a} \int \frac{\partial U^{a\beta}(|\vec{r} - \vec{r}'|)}{\partial \vec{r}} f_\beta(t, \vec{x}) d\vec{x} \right] \frac{\partial f_a}{\partial \vec{v}} = 0, \quad (3)$$

где $a = 1, \dots, M$. Более подробно вывод (3) разобран в [11].

Введем величины плотностей биомасс ρ_a ($a = 1, \dots, M$) и микроскопической скорости $\vec{u}^a$ ($a = 1, \dots, M$) по формулам:

$$\rho_a = n_a m_a \int f_a d\vec{v}, \quad \rho_a \vec{u}^a = n_a m_a \int \vec{v} f_a d\vec{v}.$$

Решение системы (3) при $f_a = (\rho_a / n_a m_a) \delta(\vec{v} - \vec{u}^a)$, где $\delta(\vec{v})$ — объемная дельта-функция Дирака, сводится к решению системы уравнений (4), (5), причем смысл функций распределения такого вида заключается в том, что температура "газа" особей равна нулю, столкновения между отдельными организмами отсутствуют и движение осуществляется в некотором усредненном самосогласованном поле.

$$\frac{\partial \rho_a}{\partial t} + \text{div}(\rho_a \vec{u}^a) = 0, \quad (4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}(\rho_a u_k^a) + \sum_{i=1}^3 \frac{\partial}{\partial r_i}(\rho_a u_k^a u_i^a) + \frac{\mu_a}{m_a} \rho_a u_k^a + \\ + \sum_{\substack{\beta=1 \\ \beta \neq a}}^M \nu_{a\beta} \rho_a \frac{\partial \rho_\beta}{\partial r_k} = 0, \quad k = 1, 2, 3; \quad (5) \end{aligned}$$

где $a = 1, \dots, M$; $\nu_{a\beta} = (1/m_a m_\beta) \int U^{a\beta}(|\vec{r}|) d\vec{r}$ (при выводе последнего члена в (5) использовано предположение о короткодействии потенциала $U^{a\beta}$). Уравнение (4) есть не что иное, как закон сохранения биомассы, (5) — баланс импульса a -го вида.

Система (4), (5), как нетрудно увидеть, не является консервативной. С одной стороны, процессы трения приводят к диссипации энергии, с другой стороны, каждая особь имеет внутрен-

ние источники энергии, используемые для активного перемещения в среде. Таким образом, через систему осуществляется постоянный ток энергии. Считая далее макроскопические скорости малыми настолько, что их квадратичными нелинейными членами в (5) можно пренебречь, и полагая, что $\tau_a = m_a/\mu_a$ ($a = 1, \dots, M$) $\ll \tau_0$, где τ_0 - характерное время макроскопических изменений в экосистеме, находим искомую систему уравнений [7,8]:

$$\frac{\partial \rho_a}{\partial t} + \operatorname{div} \left(\sum_{\substack{\beta=1 \\ \beta \neq a}}^M \lambda_{a\beta} \rho_a \nabla \rho_\beta \right) \neq \Phi_a(\rho_1, \dots, \rho_M), \quad a = 1, \dots, M; \quad (6)$$

где $\lambda_{a\beta} = \tau_a \nu_{a\beta}$, Φ_a ($a = 1, \dots, M$) описывают рождение, смерть особей, а также трофические связи между ними. При температуре "газа" особей отличной от нуля в правой части системы (6) появляются характерные диффузионные члены $D_a \Delta \rho_a$, где D_a ($a = 1, \dots, M$) - коэффициенты диффузии.

Рассмотрим (6) в простейшем случае, когда $D_a = 0$, $\Phi_a \equiv 0$ ($a = 1, \dots, M$). Пусть все величины зависят от одной пространственной переменной x , которая характеризует изменение плотностей биомасс с глубиной. Тогда, если ограничиться двумя видами, особи одного из которых хищники (ρ_1), а другого жертвы (ρ_2), из (6) имеем

$$\frac{\partial \rho_1}{\partial t} + \lambda_1 \frac{\partial}{\partial x} \left(\rho_1 \frac{\partial \rho_2}{\partial x} \right) = 0, \quad \frac{\partial \rho_2}{\partial t} - \lambda_2 \frac{\partial}{\partial x} \left(\rho_2 \frac{\partial \rho_1}{\partial x} \right) = 0; \quad \lambda_1, \lambda_2 = \text{const} > 0. \quad (7)$$

Система (7) описывает преследование-убегание в чистом виде. Граничные условия отсутствия потоков биомасс в точках $x = 0, L$ имеют следующий вид:

$$\lambda_1 \rho_1 \frac{\partial \rho_2}{\partial x} \bigg|_{x=0, L} = 0, \quad -\lambda_2 \rho_2 \frac{\partial \rho_1}{\partial x} \bigg|_{x=0, L} = 0. \quad (8)$$

Задачу (7), (8) исследуем в линейном приближении. Для этого представим ρ_1, ρ_2 в виде: $\rho_1 = \rho_1^0 + \varphi_1$, $|\varphi_1| \ll \rho_1^0$; $\rho_2 = \rho_2^0 + \varphi_2$, $|\varphi_2| \ll \rho_2^0$, где $\rho_1^0, \rho_2^0 = \text{const} > 0$, тогда, подставляя эти выражения в (7), (8) и отбрасывая квадратичные члены по φ_1, φ_2 , получаем:

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} + \lambda_1^0 \frac{\partial^2 \varphi_2}{\partial x^2} = 0, \quad \frac{\partial \varphi_2}{\partial x} \bigg|_{x=0, L} = 0; \quad \frac{\partial \varphi_2}{\partial t} - \lambda_2^0 \frac{\partial^2 \varphi_1}{\partial x^2} = 0, \quad \frac{\partial \varphi_1}{\partial x} \bigg|_{x=0, L} = 0 \quad (9)$$

где $\lambda_1^{\circ} = \rho_1^{\circ} \lambda_1$, $\lambda_2^{\circ} = \rho_2^{\circ} \lambda_2$.

Интересующие нас решения системы (9) выглядят следующим образом:

$$\rho_1 = \rho_1^{\circ} + \sqrt{\lambda_1^{\circ}} A \sin \left[\left(\frac{\pi k}{L} \right)^2 \sqrt{\lambda_1^{\circ} \lambda_2^{\circ}} t + \theta \right] \cos \frac{\pi k x}{L}, \quad (10)$$

$$\rho_2 = \rho_2^{\circ} + \sqrt{\lambda_2^{\circ}} A \cos \left[\left(\frac{\pi k}{L} \right)^2 \sqrt{\lambda_1^{\circ} \lambda_2^{\circ}} t + \theta \right] \cos \frac{\pi k x}{L},$$

где $|A| \ll \rho_1^{\circ}, \rho_2^{\circ}$; $\theta = \text{const}$; $k = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$.

Решения (10) описывают волны преследования-убегания в линейном приближении, причем период, с каким осуществляются колебания вычисляется по формуле: $T = (2/\pi)(L/k)^2(\lambda_1^{\circ}, \lambda_2^{\circ})^{-1/2}$. Более подробно задача (7), (8) анализируется в [12].

Решения (10) все еще далеки от реальных распределений биомасс, наблюдаемых в натурных условиях при исследовании суточных вертикальных миграций зоопланктона. Основные причины такого несоответствия следующие: не учтен фактор, связанный с периодическим изменением освещенности на поверхности океана; опущены члены, учитывающие рождение, смерть особей и выедание хищником жертвы, наконец, рассмотрены лишь два вида организмов, тогда как их может быть существенно больше.

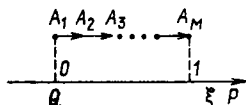


Рис. 1

Рассмотрим далее экосистему, в которую входит M видов $\{A_1, \dots, A_M\}$. Пусть трофический граф, описывающий пищевые связи между видами представляет трофическую цепь (рис. 1), где стрелками показан переход от жертвы к хищнику. В этом случае вид A_1 можно интерпретировать как первичный продуцент, которым питается вид A_2 , им в свою очередь A_3 и т.д. вплоть до A_M . Учитывая энергетический принцип (10), трофическую цепь можно рассматривать также, как некоторую структуру, через которую осуществляется постоянный ток энергии, причем энергия поступает через вид A_1 , распространяясь вплоть до A_M благодаря выеданию хищником своей жертвы. Закодируем трофическую цепь в координатах ξ оси QP . Не ограничивая общности положим, что координата $A_1 - 0, A_2 - 1/(M-1), \dots, A_M - 1$.

Тогда для характеристики экосистемы определим функцию плотности биомассы ρ , но уже в энергетических единицах, которая рассчитана на единицу пространства и единицу числовой оси QR . В этом случае $d\rho = \rho d\vec{r} d\xi$ ($\rho = \rho(t, \vec{r}, \xi)$) означает количество энергии в окрестности $\vec{r}$ в объеме $d\vec{r}$ для видов с номерами от ξ до $\xi + d\xi$.

Введем теперь следующий прием. Пусть число видов M , входящих в трофическую цепь, стремится к ∞ , при этом за видом A_1 оставим координату 0, а за видом A_M -1. Если провести аналогичную процедуру кодирования при $M \rightarrow \infty$, то номера соответствующих видов будут плотно покрывать отрезок $[0,1]$ оси QR . Рассмотрим, наконец, идеальную ситуацию, когда каждой точке отрезка $[0,1]$ соответствует некоторый вид, так как число таких точек имеет мощность континуум, то число видов в трофической цепи будет мощности континуум. В этом случае, естественно, трофическую цепь назвать трофической линией. Изложенную процедуру можно осуществить иначе. Так же как и выше каждому виду $\{A_i\}_{i=1}^M$ поставим в соответствие координату $\{\xi_i\}_{i=1}^M$ отрезка $[0,1]$; для остальных точек отрезка введем некоторые вспомогательные, фиктивные виды, переходя тем самым от дискретной структуры трофической цепи к непрерывной - трофической линии. Для более сложных трофических графов можно провести аналогичную процедуру кодирования и переход к непрерывному случаю.

Введем понятие трофического пространства, которое в нашем примере представляет всю ось QR . Обозначим такое пространство через R^1 , где единица характеризует размерность этого пространства. Отрезок $[0,1]$ назовем трофическим многообразием M . Обобщим введенные понятия. Будем говорить, что структура экосистемы задана, если определено трофическое пространство R^n ($n=1, 2, \dots$), трофическое многообразие $M \subset R^n$, а также некоторое векторное поле, заданное на M и характеризующее поток энергии через экосистему. В одномерном случае (R^1) в качестве величины, характеризующей поток энергии можно выбрать функцию $W = W(\xi)$, определенную на $M \subset R^1$ и такую, что $|W|$ - определяет интенсивность потока энергии, и знак W - направление.

Поток энергии через экосистему можно рассматривать в двух аспектах: с одной стороны, это можно представить как непрерывное движение на множестве $\Omega \times M$, с другой стороны, помня о том, что экосистема представляет собой набор дискретных живых организмов, поток энергии можно рассмат-

ривать, как движение совокупности отдельных энергетических порций, "квантов". Для простоты будем считать, что все кванты одинаковы, кроме того каждый из них будем характеризовать положением в физическом пространстве $\vec{r}_i$ ($i = 1, \dots, N$), скоростью $\vec{v}_i$ ($i = 1, \dots, N$), положением на трофическом многообразии M $\xi_i = (\xi_{i1}, \xi_{i2}, \dots, \xi_{in})$ ($i = 1, \dots, N$), где N - число квантов в системе. Предполагая, что между отдельными энергетическими порциями имеет место преследование-убегание, имеем

$$\frac{d\vec{r}_i}{dt} = \vec{v}_i, \quad \frac{d\vec{v}_i}{dt} = -\vec{v}_i / \tau(\xi_i) - \sum_{j=1, j \neq i}^N \frac{\partial}{\partial \vec{r}_i} U(\xi_i, \xi_j, |\vec{r}_i - \vec{r}_j|), \quad i=1, \dots, N; \quad (11)$$

где $\tau(\xi)$, $\xi \in M$ - функция, характеризующая процессы трения в системе. Заметим, что потенциал сил преследования-убегания $U(\xi_i, \xi_j, |\vec{r}_i - \vec{r}_j|)$ в (11) имеет размерность квадрата скорости. При написании (11) мы неявно предполагали, что число квантов в системе остается постоянным. Такое предположение принято лишь в начале - для вывода основных уравнений; далее оно будет снято введением некоторого феноменологического члена, описывающего траты на обмен и естественную смерть организмов.

Предположим, что выедание хищником жертвы происходит на уровне бинарных столкновений, то есть когда одна особь хищника сближается с одной особью жертвы на расстояние достаточное для активного захвата жертвы хищником. В этом случае

$$\frac{d\xi_i}{dt} = \sum_{j=1, j \neq i}^N \vec{R}(\xi_i, \xi_j, |\vec{r}_i - \vec{r}_j|), \quad i = 1, \dots, N. \quad (12)$$

Уравнение (12) показывает, что скорость с какой i -ый квант распространяется по трофическому многообразию M благодаря выеданию есть векторная сумма отдельных воздействий, которые оказывают на него все остальные кванты. Наиболее интересные для нас U и $\vec{R}$ имеют следующий вид:

$$U(\xi, \eta, |\vec{r}_1 - \vec{r}_2|) = qQ(\xi)\nabla_{\vec{\eta}} \delta(\xi - \eta) \delta(\vec{r}_1 - \vec{r}_2), \quad (13)$$

$$\vec{R}(\xi, \eta, |\vec{r}_1 - \vec{r}_2|) = q\vec{w}(\xi)\delta(\xi - \eta)\delta(\vec{r}_1 - \vec{r}_2),$$

где $q = \text{const} > 0$ имеет размерность энергии, $\nabla_{\vec{\eta}} = (\partial/\partial\eta_1, \dots, \partial/\partial\eta_n)$.

Вид (13) для U и $\vec{R}$ говорит о том, что любое взаимодействие между отдельными квантами происходит при непосредственном сближении в физическом пространстве, то есть при $\vec{r}_1 = \vec{r}_2$, а также при непосредственном совпадении координат на трофическом многообразии ($\vec{\xi} = \vec{\eta}$). Перейдем от представления экосистемы в виде ансамбля энергетических квантов (11), (12) к статистическому описанию. Поступая аналогично тому, как это было проделано выше для одночастичной функции распределения $f = f(t, \vec{A})$, $\vec{A} = (\vec{r}, \vec{v}, \vec{\xi})$, имеем

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial t} + \vec{v} \frac{\partial f}{\partial \vec{r}} - \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial \vec{v}} (\vec{v} f) - n \left[\int \frac{\partial}{\partial \vec{r}} U(\vec{\xi}, \vec{\xi}', |\vec{r} - \vec{r}'|) f(t, \vec{A}) d\vec{A}' \right] \frac{\partial f}{\partial \vec{v}} + \\ + n \frac{\partial}{\partial \vec{\xi}} \left[\int \vec{R}(\vec{\xi}, \vec{\xi}', |\vec{r} - \vec{r}'|) f(t, \vec{A}) d\vec{A}' \right] f = 0, \end{aligned} \quad (14)$$

где $n = N/\Omega$ — средняя плотность количества квантов.

Введем по определению функции плотности энергии $\rho = \rho(t, \vec{r}, \vec{\xi})$ и скорости ее переноса $\vec{u} = \vec{u}(t, \vec{r}, \vec{\xi})$ по формулам: $\rho = qn \int d\vec{v}$, $\rho \vec{u} = qn \int \vec{v} f d\vec{v}$, тогда учитывая (14), получаем:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \text{div}(\rho \vec{u}) + \frac{\partial}{\partial \vec{\xi}} (\vec{w} \rho^2) = -K\rho, \quad (15)$$

$$\frac{\partial}{\partial t} (\rho u_i) + \frac{1}{r} \rho u_i + \frac{1}{r} D \frac{\partial \rho}{\partial r_i} - \rho \frac{\partial}{\partial r_i} \left(Q \frac{\partial \rho}{\partial \xi} \right) + \frac{\partial}{\partial \xi} (\vec{w} \rho^2 u_i) = 0, \quad i = 1, 2, 3;$$

где $D = D(\vec{\xi})$ — функция коэффициентов диффузии; $K = K(\vec{\xi}) \geq 0$ — функция, характеризующая траты на обмен и естественную смерть организмов. В (15) члены, квадратичные по $\vec{u}$, опущены.

Пусть $\tau(\vec{\xi}) \ll \tau_0$, $\vec{\xi} \in M$, где τ_0 — характерное время задачи, тогда $\vec{u} = D \nabla \ln \rho + \nabla \left(\tau Q \frac{\partial \rho}{\partial \xi} \right)$. В этом случае

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \text{div} \left[\rho \nabla \left(\lambda \frac{\partial \rho}{\partial \xi} \right) \right] + \frac{\partial}{\partial \xi} (\vec{w} \rho^2) = -K\rho + D \Delta \rho, \quad \vec{\lambda} = \tau Q. \quad (16)$$

Итак, мы получили одно уравнение (16) относительно величины плотности энергии ρ . Это уравнение содержит четыре члена, первый из которых описывает преследование-убегание, второй — выедание, третий — траты на обмен, четвертый — процессы диффузии. Экосистема в этом случае характеризуется функциями $\vec{\lambda} = \vec{\lambda}(\vec{\xi})$, $\vec{w} = \vec{w}(\vec{\xi})$, $D = D(\vec{\xi})$, $K = K(\vec{\xi})$, $\vec{\xi} \in M$, которые

должны быть известны заранее. Более подробный вывод (16) приведен в [13].

Пусть ρ зависит от одной пространственной переменной $\bar{x}$ ($x \in [0, L]$). В качестве трофического пространства и многообразия выберем R^1 и отрезок $[0, 1]$ соответственно, тогда (16) переписывается в виде:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \lambda \frac{\partial}{\partial x} \left[\rho \frac{\partial^2 \rho}{\partial x \partial \xi} \right] + \frac{\partial}{\partial \xi} (W \rho^2) = -K \rho + D \frac{\partial^2 \rho}{\partial x^2}. \quad (17)$$

Линеаризуя (17) относительно $\rho_0 = \text{const} > 0$ при условии, что $K \equiv 0$, $D \equiv 0$, $\lambda = \lambda_0 = \text{const}$, получаем

$$\frac{\partial \rho'}{\partial t} + \lambda_0 \rho_0 \frac{\partial^3 \rho'}{\partial x^2 \partial \xi} + \frac{\partial}{\partial \xi} [W(\rho_0^2 + 2\rho_0 \rho')] = 0,$$

где $\rho' = \rho - \rho_0$ ($|\rho'| \ll \rho_0$). Определим функцию плотности энергии

$e = (t, x) = \int_0^1 \rho d\xi = \rho_0 + e'$, просуммированную по всем видам, тогда

при условии того, что $w(0) = w(1) = w_0$, имеем

$$\frac{\partial e'}{\partial t} + \frac{\lambda_0}{2w_0} \left(\frac{\partial^2 J_1}{\partial x^2} - \frac{\partial^2 J_0}{\partial x^2} \right) + J_1 - J_0 = 0, \quad (18)$$

где $J_0(t, x)$, $J_1(t, x)$ известные функции потока энергии на границе трофической линии, то есть в точках $\xi = 0, 1$.

Для иллюстрации рассмотрим такие J_0, J_1 , которые на некотором отрезке времени t_0 не приводят к накоплению энергии

$$t_0 \int_0^L dx J_0 = t_0 \int_0^L dx J_1$$

в экосистеме, то есть $\int_0^{t_0} dt \int_0^L dx J_0 = \int_0^{t_0} dt \int_0^L dx J_1$. Возвращаясь к су-

точным миграциям зоопланктона, представим J_0, J_1 в виде:

$J_1 = [1 + \sin(\omega t + \theta)] \varphi(x)$, $J_0 = [1 + \sin(\omega t)] \varphi(x)$, тогда поток энергии J_0 можно интерпретировать как поток, обусловленный усваиванием путем фотосинтеза лучистой энергии первичным продуцентом - фитопланктоном. Частоте ω отвечает суточный период $2\pi/\omega = 1$ сут., с каким меняется освещенность на поверхности океана. Для выбранных таким образом J_0, J_1 имеем

$$e = \rho_0 - \frac{\sin(\theta/2)}{\omega} \sin(\omega t + \theta/2) \left(\frac{\lambda_0}{w_0} \frac{d^2 \varphi}{dx^2} + 2\varphi \right). \quad (19)$$

В качестве $\varphi(x)$ подставим известную формулу для интенсивности фотосинтеза [14] $K_T = K_T^0 \tilde{I}(x) 10^{0.25[1 - \tilde{e}(x)/10] \ln 1}$, где

$\tilde{e}(x) = \tilde{e}_0 10^{-\alpha x}$ - описывает изменение освещенности с глубиной, $\alpha = 10^{-2} \text{ м}^{-1}$; $e_{\text{ОПТ}} = 70 \text{ кал/см}^2$.

На рис. 2 приведены графики распределения e на различные моменты времени в пределах периода в одни сутки, при этом было выбрано: $\rho_0 = 2 \text{ кал/м}$, $\theta = \pi/3$, $\omega = 2\pi$, $\lambda_0/W_0 = 0.5$, $K^0_{T\tilde{e}_0} = 4 \text{ кал/м,сут}$, $\tilde{e}_0 = 175 \text{ кал/см}^2$. Из рис. 2 видно, что максимум распределения энергии e , вычисленной по (19), изменяет положение в пространстве в зависимости от времени, причем изменение носит периодический характер с периодом в одни сутки. Этот довольно грубый модельный пример качественно иллюстрирует наличие миграций в таких экосистемах.

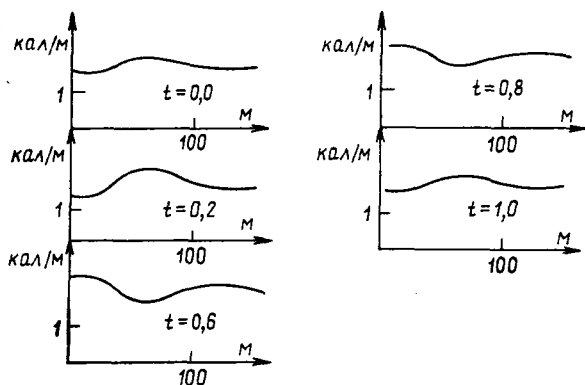


Рис. 2

ЛИТЕРАТУРА

1. М.Е. Виноградов. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., "Наука", 1968.
2. В.Г. Богоров. Планктон мирового океана. М., "Наука", 1974.
3. D.H. Cushing. The vertical migration of planktonic crustacea. "Biol. Rev.", v. 26, p. 158, 1951.
4. И.И. Николаев. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно приспособительное значение. "Зоологич. журнал", т. XXIX, вып. 6, 1950.
5. Б.П. Мантейфель. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. "Вопросы ихтиологии", вып. 13, 1958.

6. И.К. Ривьер. О питании и вертикальных суточных перемещениях каспийских полифемид. В сб. "Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб". Тр. Ин-та биологии внутренних вод, Л, "Наука", вып. 17/20/, 1968.
7. F.N. Kerner. A statistical mechanics of interesting biological species. "Bull. of mathematical biophysics", v. 21, № 1, 1959.
8. В.В. Алексеев. Динамические модели водных биогеоценозов. В сб. "Человек и биосфера", МГУ, вып. 1, 1976.
9. Н.Н. Боголюбов. Проблемы динамической теории в статистической физике. Гостехиздат, М-Л, 1946.
10. Г.Г. Винберг. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. "Зоологич. журнал", т. XLI, вып. 11, 1962.
11. К.Э. Плохотников. Математическая модель пространственных миграций зоопланктона. Препринт ИПМ АН СССР, № 116, 1978.
12. К.Э. Плохотников. Межвидовой эффект преследования-убегания. Препринт ИПМ АН СССР, № 22, 1979.
13. К.Э. Плохотников. Миграции в экосистемах с отношениями между видами типа хищник-жертва. Препринт ИПМ АН СССР, № 41, 1980.
14. М.Е. Виноградов, В.Ф. Крапивин, В.В. Меншуткин, Б.С. Флейшман, Э.А. Шукшина. Математическая модель функционирования экосистемы пелагиали тропических районов океана. "Океанология", т. XIII, вып. 5, 1973.

О НЕУДАЧНОЙ ПОПЫТКЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Виленкин Б.Я., Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б.

(Институт океанологии им. П.П. Ширнова. АН СССР).

Речь идет о статьях К.Э. Плохотникова (1978, наст. сб.), посвященных моделированию суточных вертикальных миграций зоопланктона.

Автор рассматривает биологическое сообщество (наст. сб., стр. 1) "... как "газ" живых организмов, погруженных в некоторую среду" (для планктона, по-видимому, - воду). Поведение животных описывается следующим образом: хищники преследуют

жертв, а последние от них убегают; движение прямолинейное и равномерное; процесс этот протекает непрерывно. Для его описания используется математический аппарат кинетической теории газов.

По мнению автора, примененный им математический аппарат пригоден для описания всех сторон жизни животных - их поведения, трофических отношений, размножения и гибели. Так бы оно и было, если бы животные вели себя так, как это представляется автору. На самом же деле они ведут себя совершенно иначе и никакая, даже самая грубая, схематизация не приводит к рассматриваемой им картине.

Жизнь особи отнюдь не протекает в обстановке непрерывной погони. Пятна или слои максимальной концентрации хищников и их жертв обычно разобщены в пространстве. Подавляющее большинство животных вообще и хищников в частности активны лишь в течение определенного времени суток и имеют суточный ритм питания. Кроме того, результат охоты мало зависит от соотношения скоростей преследования и убегания - наиболее важно своевременное обнаружение жертвы. Преследование, если оно и имеет место, то по времени составляет ничтожно малую часть от продолжительности жизни - в результате нападения либо происходит захват добычи, либо, из-за резкого изменения поведения жертвы, хищник теряет ее и возобновляет свойственное его виду поведение поиска или подстерегания. Отсюда видно, что взаимодействие хищников и жертв происходит лишь эпизодически. Согласно К.Э. Плехотникову, даже размножение происходит во время погони. Для собак и зайцев подобное явление было описано в литературе (Бюргер, 1961), но этот случай уникален, и можно не сомневаться, что в общем процесс размножения организован более разумно.

Большинство планктонных животных имеет отрицательную плавучесть. Гравитационное погружение компенсируется плавательными движениями. Уровень двигательной активности и, следовательно, эффективность этой компенсации имеют суточный ритм, синхронизированный с ритмом внешней освещенности. Идея этого простейшего механизма суточной вертикальной миграции подсказана результатами изучения физиологии и поведения планктонных животных. Судя по списку литературы (Плехотников, 1978), приведенные соображения известны К.Э. Плехотникову и непонятно, в каком отношении они представляются ему недостаточными.

Пищевая цепь - идеализация, удобная для решения некоторых

задач. Разные возрастные стадии одного вида обычно соответствуют разным звеньям пищевой цепи. Звено такой цепи представляет собой смесь разных возрастных стадий различных видов и не имеет таксономического определения. Экосистема с 5-6-ю звеньями пищевой цепи представляет исключительную редкость. Так обстоит дело в действительности.

В постановке задачи, которую К.Э. Плохотников считает реалистичной, оказывается необходимым рассмотрение случая, когда число видов, равное числу звеньев пищевой цепи, стремится к бесконечности. Однако и этого оказалось недостаточно, чтобы с нужным эффектом употребить избранный математический аппарат. Он представляет экосистему в виде ансамбля одинаковых энергетических "квантов", между которыми действуют "силы преследования-убегания" и которые с некоторой скоростью распространяются по "трофическому многообразию". Нам представляется законным желание понять, что именно стоит за понятиями развиваемой автором квантовой гидробиологии.

Сделанные сопоставления ясно характеризуют соотношение модели К.Э. Плохотникова с действительностью. Однако остается открытым вопрос о том, почему автор выбрал для упражнения в моделировании столь экзотический объект. Ведь можно было бы взять животных, значительно лучше знакомых и ему, и большей части читательской аудитории, например, кошек и мышей. Ясно, что их трудно описать как "газ особей". Но, как было показано, в этих терминах нелегко описать и зоопланктон. Дело, по-видимому, в том, что автор искал не математический аппарат, пригодный для анализа интересующего его объекта, а подбирал объект к имеющемуся математическому аппарату. Последнее вовсе не предосудительно, но объект надо уметь выбрать, а для этого его необходимо изучить. К.Э. Плохотников этим не занимался. Но он не только плохо представляет себе моделируемый объект, но и некритично подходит к оценке собственных результатов. Выдающийся пример этому - получение длительности периода суточных миграций, равного 40 мин (Плохотников, 1978). Ошибиться может каждый, но этот пример - нечто большее, чем простая ошибка. Судя по всему, автора абсолютно не интересует смысл получаемых им решений.

ЛИТЕРАТУРА

Бюргер Г., 1961 г. Удивительные приключения барона Мюнхгаузена. Гос. изд-во худ. лит., М.-Л.,

Плохотников К.Э., 1978 г. Математическая модель пространственных миграций зоопланктона. Препринт ИПМ АН СССР, 116.

Плохотников К.Э. (наст. сб.) Математическое моделирование миграций в экосистемах с соотношениями между видами типа хищник-жертва.

ОБ УПРАВЛЕНИИ ВЫВЕДЕНИЕМ ТОКСИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ИЗ ОРГАНИЗМА

В.А. Байдосов, С.Е. Ворошилин, Л.К. Конышева, А.Н. Рогаткин.

В заметке на математических моделях изучаются задача управления выведением токсического металла из организма путем периодических инъекций комплексона и задачи управления уровнем токсического вещества (фтора) в организме путем изменения режима контакта с этим веществом.

1. Управление выведением токсического металла из организма с помощью периодических инъекций комплексона.

При решении задачи предполагалось, что токсическое действие комплексона проявляется снижением уровня некоторого эндогенного металла за счет выведения его под действием комплексона.

Использована следующая упрощенная модель процесса

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -K_{01}x_1 - l_{21}x_1x_2 + v, \\ \dot{x}_2 &= -K_{02}x_2 - l_{12}x_1x_2 + l_{32}x_3x_2 + u, \\ \dot{x}_3 &= -K_{03}x_3 - l_{23}x_3x_2 + K_{03}x_3^0,\end{aligned}\tag{1}$$

где x_1 - содержание токсического металла в организме, x_2 - содержание комплексона, x_3 - содержание эндогенного металла, величина $K_{0i}x_i$ определяет скорость естественного выведения вещества x_i из организма, $l_{21}x_1x_2$ - скорость удаления x_1 из организма за счет соединения с комплексонам, $l_{12}x_1x_2$ - скорость удаления комплексона из организма за счет соединения с x_1 , x_3^0 - содержание эндогенного металла в организме в норме, $v = v(t)$ - скорость поступления

токсического металла, $u = u(t)$ – скорость поступления комплексона. Состояние системы характеризуется точкой 3-мерного пространства (x_1, x_2, x_3) , где $x_1 \geq 0$, $x_2 \geq 0$, $x_3 \geq 0$. Мы будем предполагать, что система находится в норме, если $x_1 \leq x_1^*$, $x_3 \geq x_3^*$, где x_1^* и x_3^* – верхняя и нижняя границы допустимого содержания токсического и эндогенного металла соответственно.

Постановка задачи.

По начальному состоянию системы найти импульсное периодическое управление

$$u(t) = \sum_{i=0}^{\infty} u_0 \delta(t - hi) \quad (2)$$

такое, что при любой измеримой функции поступления токсического металла $v(t)$, удовлетворяющей условию $0 \leq v(t) \leq v^*$ для соответствующего решения $x(t)$ системы (1) выполняются соотношения

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x_1(t) \leq x_1^*$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x_3(t) \geq x_3^*.$$

Здесь u_0 – величина инъекции комплексона, h – промежуток времени соседними инъекциями.

Наряду с системой (1) рассмотрим две вспомогательные системы, зависящие от выбранных начальных условий

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -K_{01}x_1 - l_{21}x_1x_2 + v^*, \\ \dot{x}_2 &= -(K_{02} + l_{12}\max\left(x_1(0), \frac{v^*}{K_{01}}\right) + l_{32}x_3^0)x_2 + u \end{aligned} \quad (3.1)$$

и

$$\begin{aligned} \dot{x}_2 &= -K_{02}x_3 + u, \\ \dot{x}_3 &= -K_{03}x_3 - l_{23}x_2x_3 + k_{03}x_3^0. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Для систем (1), (3.1) и (3.2) справедливо следующее

Предложение 1.

При любых $u_0 > 0, h > 0$, определяющих управление (2), каждая из систем (3.1) и (3.2) имеет единственное периодическое решение периода h (обозначим их соответственно $x_0^1(t)$ и $x_0^2(t)$), причем эти решения устойчивы в целом, то есть для любых решений $x^1(t)$ и $x^2(t)$ систем (3.1) и (3.2) выполняется условие

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x^1(t) - x_0^1(t)\| = 0,$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x^2(t) - x_0^2(t)\| = 0.$$

Предложение 2.

При любых начальных условиях $(x_1(0), x_2(0), x_3(0))$ и любой измеримой функции $v(t), 0 \leq v(t) \leq v^*$ для решения системы (1) $x(t)$ выполняются соотношения

$$x_1(t) \leq x_1^1(t),$$

$$x_3(t) \geq x_3^2(t),$$

где $x_1^1(t)$ и $x_3^2(t)$ есть решения систем (3.1) и (3.2) с начальными условиями $(x_1(0), x_2(0))$ и $(x_2(0), x_3(0))$ соответственно.

Предположим, что существует пара $\{u_0^0, h^0\}$ такая, что для соответствующих периодических решений $x_0^1(t)$ и $x_0^2(t)$ систем (3.1) и (3.2) и для всех $t > 0$ справедливы включения

$$x_0^1(t) \in D_1 = \{(x_1, x_2): x_1 \leq x_1^*\},$$

$$x_0^2(t) \in D_2 = \{(x_2, x_3): x_3 \geq x_3^*\}.$$

По предложению 1 для решений $x^1(t)$ и $x^2(t)$ систем (3.1) и (3.2) с начальными условиями $(x_1(0), x_2(0))$ и $(x_2(0), x_3(0))$ справедливы соотношения

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x^1(t) - x_0^1(t)\| = 0,$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x^2(t) - x_0^2(t)\| = 0.$$

Следовательно

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_1^1(t) \leq x_1^*,$$

$$\underline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_3^2(t) \geq x_3^*.$$

Но по предложению 2 для решения $x(t)$ системы (1) выполнено

$$\overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_1(t) \leq \overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_1^1(t) \leq x_1^*,$$

$$\underline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_3(t) \geq \underline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} x_3^2(t) \geq x_3^*.$$

Это означает, что управление $u(t) = \sum_{i=0}^{\infty} u_0^i \delta(t - h^0 i)$ решает задачу для системы (1).

II. Управление выведением токсического вещества из организма путем изменения режима контакта с этим веществом.

Рассматривается двухкамерная модель транспорта токсического вещества (фтора) в организме:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -(K_{12} + K_{10})x_1 + K_{21}x_2 + W \cdot u(t), \\ \dot{x}_2 &= K_{12}x_1 - K_{21}x_2. \end{aligned} \quad (4)$$

где x_1 — содержание фтора в крови, x_2 — содержание фтора в скелете, K_{ij} — кинетические константы, W — поступление фтора в организм за единицу времени в режиме контакта, u — управляющая функция, принимающая значения 0 или 1 и определяющая режим контакта.

Ставятся и решаются две задачи.

Задача 1. Рассмотрим на $[0, +\infty)$ периодическое управление (режим затравки) $u(t)$ с периодом T , определяемое условиями

$$u(t) = \begin{cases} 1 & 0 \leq t \leq T_1 \\ 0 & T_1 \leq t < T, \end{cases} \quad (5)$$

Легко видеть, что каждое такое управление порождает периодическое решение системы (4), устойчивое в целом, которое мы обозначим через $x^0(t; T_1, T)$. Пусть x_2^* некоторое положительное число. Рассмотрим класс $U(x_2^*)$ управлений $u(t)$ вида (5), удовлетворяющих условию

$$\max_t x_2^0(t; T_1, T) = x_2^*.$$

То есть $U(x_2^*)$ есть множество всех периодических управлений вида (5), для которых максимальное накопление фтора в скелете в режиме периодического решения равно x_2^* . Можно показать, что для непустоты класса управлений $U(x_2^*)$ необходимо и достаточно, чтобы выполнялось условие

$$x_2^* < \frac{K_{12}W}{K_{21}K_{10}}.$$

Ставится вопрос о существовании в классе $U(x_2^*)$ управления $u(t)$, максимизирующего отношение $T_1 \cdot T^{-1}$. Если считать, что во время контакта со фтором производится некоторая полезная работа, то этот вопрос можно интерпретировать как вопрос о максимизации отношения полезного времени ко всему затраченному в периодическом режиме при условии, что максимальное накопление фтора в скелете фтора равно заданной величине x_2^* .

Оказывается, что в классе $U(x_2^*)$ время T_1 контакта со фтором однозначно определяется периодом T , то есть $T_1 = T_1(T)$ и справедливо следующее

Предложение 3

$T_1(T)$ является дифференцируемой функцией и отношение $T_1(T) \cdot T^{-1}$ строго монотонно убывает по T , причем

$$\sup T_1 \cdot T^{-1} = \lim_{T \rightarrow 0} T_1 \cdot T^{-1} = \frac{K_{21} \cdot K_{10}}{K_{12}} \cdot \frac{x_2^*}{W}.$$

Отсюда следует, что управления, максимизирующего величину $T_1 \cdot T^{-1}$ в классе $U(x_2^*)$ не существует.

Задача 2. Рассмотрим класс U_n управлений $u(t)$, определенных на отрезке $[t_0, v]$, для которых множество $M = \{t : u(t) = 0\}$ есть объединение конечного числа попарно непесекающихся стрезков, сумма длин которых равна h ($h < v - t_0$). Обозначим через $x(t, t_0, x^0, u)$ решение системы (4) с уп-

управлением u , удовлетворяющее начальному условию $x(t_0, t_0, x^0, u) = x^0$.

Ставится вопрос о существовании в классе U_h управления u^0 , такого, что

$$x_2(v, t_0, x^0, u^0) = \min_{u \in U_h} x_2(v, t_0, x^0, u),$$

то есть управления, минимизирующего накопление фтора в скелете в момент v .

Справедливо следующее

Предложение 4

Управление $u^0(t)$ существует и единственно. При этом множество M , где $u^0(t)$ обращается в нуль, имеет вид отрезка $[t_*, t_* + h]$, где $t_* + h < v$.

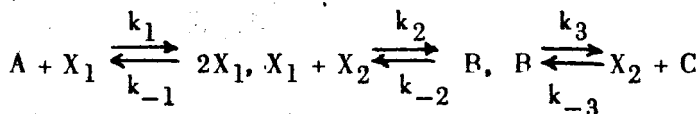
Таким образом, режим контакта со фтором, минимизирующий его накопление в момент v , содержит одно разобшение, которое прекращается до момента v .

СТОХАСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ БИСТАБИЛЬНЫХ СИСТЕМ БИОКИНЕТИКИ.

В.П. Гачок

Институт теоретической физики АН УССР

Изучению нелинейных волн в реакционно-диффузионных системах, находящихся вдали от равновесия, посвящен ряд исследований. Поскольку наличие солитонно-подобных волн отражает кооперативный характер явлений, то исследование их устойчивости в случайной среде представляет интерес. С целью упрощения изложения здесь мы ограничимся рассмотрением относительно простой модели — модели Эдельштейна. Будем предполагать, что заданные концентрации исходного субстрата A и конечного продукта C поддерживаются постоянными во времени и однородными в пространстве. Предполагая заданной полную концентрацию $[E] = [X_2] + [B]$ свободного и связанного ферментов X_2 и B заданной, модель предполагает систему реакции



После обозначений $m_1(x, t) = \frac{[X_1]}{k_{10}}, m_2(x, t) = \frac{[X_2]}{k_{20}},$

$$a = t_0 k_1 [A], c = \frac{k_{-3}}{k_{-2}} [C], e = \frac{k_2^2}{k_{-1} k_2} [E],$$

$$x = \frac{k_2}{k_{-1}}, \lambda = \frac{k_3}{k_{-2}}, k_{10} = \frac{k_{-2}}{k_2}, k_{20} = \frac{k_{-1} k_{-2}}{k_2^2},$$

и дополнительных ограничений $k_3 \gg k_{-2}, k_{-3} > k_{-2}$, выражающих стационарный режим процесса, приходим к кинетическому уравнению для концентрации свободного реагента $[X_1]$ в стационарном режиме

$$D \frac{d^2 m_1(x)}{dx^2} - m_1^3(x) + a m_1^2(x) - \beta m_1(x) + \gamma = 0,$$

где $a = (a - 1 - \lambda - c),$

$$\beta = \lambda e - (1 + \lambda + c)a, \quad \gamma = c e.$$

Поверхность $\{a = \beta, \gamma = 1\}$ является бифуркационной. Это уравнение обладает устойчивыми пространственно распределенными решениями

$$m^{(I, II)}(x) = \frac{a}{3} \mp M_1 = \frac{a}{3} \mp \sqrt{\frac{a^2}{3} - \beta} \operatorname{th} \left[\left(\frac{\frac{a}{3} - \beta}{2D} \right)^{1/2} (x - x_0) \right]$$

с произвольно распределенным значением константы x_0 , заключенными между двумя устойчивыми однородными в пространстве положительными решениями $m_1^{(I)}$ и $m_1^{(II)}$, обеспечивающими абсолютный минимум вариационного функционала

$$\Phi\{m_1\} = \int_{-1}^1 L(x) dx,$$

$$L(x) = \frac{D}{2} \left(\frac{dm_1}{dx} \right)^2 + \frac{1}{4} m_1^4 - \frac{\alpha}{3} m_1^3 + \frac{\beta}{2} m_1^2 - \gamma m_1.$$

Положительность этого функционала позволяет рассмотреть вопрос о флуктуациях концентраций $m_1(x)$ и $m_2(x)$ в случайной среде. Если $M(x) = M_1(x) + \eta(x)$, где $\eta(x)$ — гауссовский случайный процесс, то для системы в стационарном равновесии статистическая сумма допускает представление

$$Z\{m\} = e^{-\phi(m_1)} I\{\eta\},$$

$$I\{\eta\} = \int_{\Omega} D\eta(x) \exp \left\{ \int_{-1}^1 \left[\frac{D}{2} \left(\frac{d\eta(x)}{dx} \right)^2 - \frac{1}{2} \left(\beta + \frac{\alpha^2}{3} \right) \eta^2(x) - \frac{3}{2} M_1^2(x) \eta^2(x) \right] dx \right\},$$

где экспонента выражает вклад от усредненной классической траектории $M_1(x)$, а вклад флуктуаций содержится в функциональном интеграле $I\{\eta\}$. Эта формула позволяет вычислить корреляционную функцию

$$K(x_1 - x_2) = \frac{1}{Z\{m_1\}} \int_{\Omega} Dm(x) e^{-x\phi(m)} m(x_1) m(x_2)$$

поля концентраций $m(x)$. Это позволяет выяснить отклонения за счет случайной среды, что опущено, как это принято в биохимической кинетике, в исходных кинетических уравнениях.

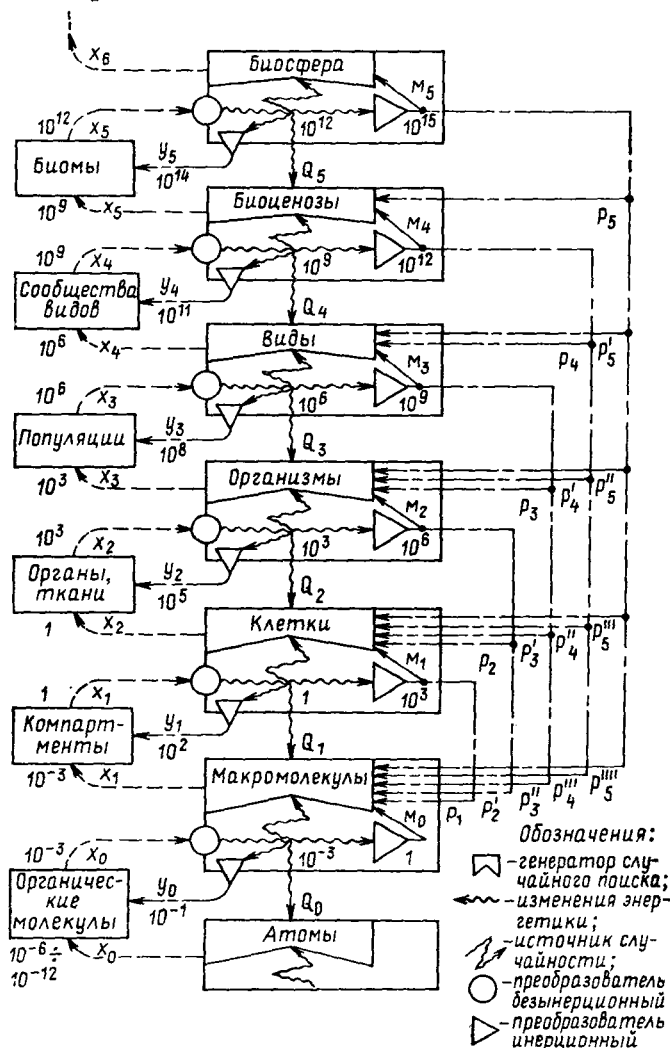
К ВОПРОСУ О МОДЕЛИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ БИОСФЕРЫ НА ОСНОВЕ ИЕРАРХИИ АЛГОРИТМОВ СЛУЧАЙНОГО ПОИСКА

С.Н. Гринченко, С.Л. Загускин

Бионические принципы широко используются в теории случайного поиска (СП) (5). В свою очередь, введение алгорит-

мов СП в модели биосистем существенно повышает адекватность последних, что продемонстрировано на примере моделирования клетки (1). Учет связей "основных уровней биологической интеграции" (ОУБИ) в эволюционном аспекте позволяет предложить схему иерархического оптимизационного (в терминологии Л.А. Растригина) механизма биологической адаптации и эволюции.

Перечислим основные элементы ("постулаты") предлагаемой схемы (см. рисунок).



1). "Иерархический контур оптимизации". Выделим шесть ОУБИ: нулевой (предбиологический) – макромолекулярный (макромолекулы, состоящие из атомов химических элементов, объединенных в "промежуточные подуровни-агрегаты" – органические молекулы); 1-й – клеточный (клетки, состоящие из макромолекул, объединенных в клеточные компартменты); 2-й – организменный (организмы, состоящие из клеток, объединенных в ткани и органы); 3-й – видовой (виды, состоящие из организмов, объединенных в популяции); 4-й – биоценотический (биоценозы, состоящие из видов, объединенных в сообщества); 5-й – биосферный (биосфера Земли, состоящая из биоценозов, объединенных в биомы). В отличие от других известных классификаций уровней биологической организации, мы подразделяем уровни интеграции на основные – энергетически относительно автономные, и промежуточные – которые этим свойством не обладают.

Каждый N -й ОУБИ состоит из множества (Ω_N) однотипных "контуров оптимизации". Назовем "дифференциальными объектами" контура оптимизации наименьшие биосистемы, его составляющие, а "интегральным объектом" – биосистему, ему эквивалентную (например, для клеточного контура дифференциальными объектами являются макромолекулы конкретной клетки, а интегральным – сама эта клетка).

2). "Целевая функция". Энергетический критерий или целевая функция Q_N соответствующего n -го контура оптимизации N -го ОУБИ представляет собой отношение регуляторной $E_N^{(p)}$ и функциональной $E_N^{(\phi)}$ составляющих энергетических затрат в контуре. $E^{(\phi)}$ определяется потоком энергии, затрачиваемой на обеспечение специфической активности (рецепции входных сигналов и выходной реакции) интегрального объекта соответствующего контура, $E^{(p)}$ – дополнительная энергия, затрачиваемая во время переходного процесса на перестройку (оптимизацию) его структуры.

3). "Внутриконтурные поисковые переменные x_{N_n} " – представляют собой характеристики взаимодействия дифференциальных объектов соответствующего n -го контура (специфические функциональные активности), которые агрегируются на n -м промежуточном подуровне-агрегате в "обобщенные поисковые переменные X_{N_n} ". Биологические сведения дают основание приписать им следующие названия: x_0 – химико-физические переменные, X_0 – переменные биополимеризации, x_1 – биохими-

ческие, X_1 – топахимические, x_2 – мембранные, X_2 – нервно-гуморальные, x_3 – фенотипические, X_3 – микроэволюции, x_4 – эколого-трофические, X_4 – макроэволюции, x_5 – сукцессионные, X_5 – биогеоклиматические, x_6 – гипотетические "космические" переменные взаимодействия биосфер Земли и других миров.

Отметим, что все виды внешних абиотических воздействий проявляют свое опосредованное действие на все ОУБИ через их непосредственное влияние на химико-физические переменные x_0 .

4). "Случайный поиск". Механизмы оптимизации – изменения внутриконтурных поисковых переменных – в каждом контуре всех ОУБИ организованы по алгоритму релаксационного адаптивного случайного спуска (с направляющим гиперконусом либо гиперэллипсоидом) (5), целью которого является достижение минимума целевой функции Q_{N_n} .

5). "Адаптация поиска". Механизм адаптации алгоритма СП n -го контура N -го ОУБИ включает:

а) Алгоритм "кратковременной адаптации y_{N_n} " – реализуется с помощью обратимых изменений (модификаций) структуры промежуточного подуровня-агрегата внутри соответствующего контура;

б) Алгоритм "долговременной внутриконтурной адаптации p_{N_n} " – реализуется с помощью необратимых изменений (отбора) структуры спектра дифференциальных объектов соответствующего контура;

в) Алгоритм "долговременной восходящей адаптации m_{N_n} " – реализуется с помощью влияния долговременных результатов СП в n -м контуре N -го ОУБИ (т.е. долговременной внутриконтурной адаптации) на процесс ограничения гиперконуса СП в соответствующем контуре $(N + 1)$ -го ОУБИ. В биологических терминах этот алгоритм эквивалентен выработке соответственно специфичности макромолекул, клеточного, организменного и видового иммунитета, специфичностей биоценозов и биосферы Земли (для последней характерно, например, наличие 1 – аминокислот, d – сахаров и других признаков, общих для всех ОУБИ). Этот алгоритм описывает "восходящие" – от N -го ОУБИ – ограничения взаимодействия между дифференциальными объектами $(N + 1)$ -го ОУБИ в процессе происходящего в нем случайного поиска;

г) Алгоритм "долговременной нисходящей адаптации p'_{N_n} $p''_{N_n} \dots$ " – реализуется с помощью необратимых изменений

структуры спектра дифференциальных объектов соответствующих контуров ($N - 1$)-го, ($N - 2$)-го и др. нижележащих (по иерархии включения в N -й) ОУБИ, что влияет на процесс СП в каждом из таких контуров, ограничивая его гиперконус, т.е. выступает в роли "факторов" (параметров) отбора. Например, в эволюции биосферы на этапах появления многоклеточных организмов и их видов ограничивается разнообразие (потенциально возможное) структуры клеток и их макромолекулярной эволюция не столько направляется, сколько "подправляется" результатами предшествующего отбора, по аналогии с негативным принципом Родена.

Рассмотрим теперь некоторые следствия предлагаемого формализма. Отметим, что влияние контура ($N + 1$)-го уровня на N -й в технической кибернетике принято называть параметрической адаптацией контура СП N -го уровня, а аналогичное влияние контура ($N + 2$)-го уровня — структурной адаптацией контура N -го уровня (связи с уровнями более высокого ранга не рассматривались). Отметим также, что алгоритмы б) и г) не оказывают влияния на макромолекулярный ОУБИ, поскольку разнообразие дифференциальных объектов последнего — атомов — не зависит от эволюции биосферы Земли. Гипотетически можно предположить наличие седьмого (по количеству) или шестого (по номеру) ОУБИ — уровня внеземной жизни — и "посев" ее на Земле, из чего следует наличие влияний со стороны внеземных биотических факторов на дифференциальные объекты всех ОУБИ (кроме нулевого). Однако экстраполяция значений постоянных времени долговременных внутриконтурных адаптаций $p_1, p_2, \dots, p_5$ на величину p_6 показывает, что этим влиянием можно пренебречь, поскольку получающаяся оценка (10^{18} сек.) на порядок превышает продолжительность жизни на Земле.

Указанная экстраполяция является, по нашему мнению, правомерной, поскольку строгая иерархия временных параметров ("инерционностей") соответствующих процессов на различных ОУБИ (типичные их значения в сек. указаны на рисунке) является характерной особенностью оптимизационного механизма биологической адаптации и эволюции. Предлагаемая схема рассматривает биологическую адаптацию и эволюцию на каждом ОУБИ как проявление общего механизма поисковой оптимизации по энергетическим критериям — в рамках всей биосферы. Другими словами, понятия биологической адаптации и эволюции на каждом из ОУБИ отличаются лишь временными харак-

теристиками, а на уровне биосферы эти понятия совпадают. Из иерархии связей ОУБИ и роли указанного энергетического критерия следуют эволюционная преемственность, энергетическая природа и взаимосвязь секундных, минутных, окологосовых, циркадных и других биологических ритмов.

На основании приведенной схемы можно попытаться более строго определить понятие "изменение вероятности мутации в данном направлении" и распространить дарвиновское понятие "отбор" на все ОУБИ, трактуя отбор как сохранение энергетически более оптимальных по критерию Q структур. Отличие предлагаемого нами энергетического критерия оптимальности от других известных критериев состоит в разделении энергетических затрат на функциональную и регуляторную составляющие (3). $E^{(\phi)}$ задается уровнем функционирования, $E^{(p)}$ — избыточные энергозатраты, индуцируемые только в период переходного процесса и зависящие от "привычности" воздействия, иначе говоря, от степени "обученности" или адаптированности системы. Только $E^{(p)}$ минимизируется в результате адаптации, и это соответствует увеличению экономичности биосистемы и ее старению. Вместе с тем средний уровень $E^{(p)}$ и величина ее производной — характеристики адаптационных гомеостатических возможностей биосистем — в ходе прогрессивной эволюции возрастают. Такое увеличение $E^{(p)}$ интегрального объекта достигается с помощью увеличения разнообразия дифференциальных объектов соответствующего контура и рассинхронизации их адаптации и старения. Отметим также, что при рассмотрении энергозатрат биосистемы в целом — как суммы $E^{(\phi)}$ и $E^{(p)}$ — либо каждой из этих энергий в отдельности — обнаружить энергетическую оптимальность в эволюции не удастся.

Биологические факты дают основание трактовать эволюционный прогресс, например, ароморфоз, как уменьшение Q_4 в результате более значительного роста знаменателя этой функции ($E_4^{(\phi)}$) относительно числителя ($E_4^{(p)}$), а специализацию и регресс, например, переход к паразитизму, — как снижение обоих, но $E^{(p)}$ в большей степени, чем $E^{(\phi)}$. Аналогично при прогрессивной эволюции открытых каталитических систем показано (6) увеличение полезной мощности базисной реакции. Следовательно, и полезные энергозатраты в сопряженных реакциях в конституционной (в наших терминах — $E^{(\phi)}$) и кинетической ($E^{(p)}$) сферах возрастают.

Развитие рецепторных структур и увеличение уровня активного взаимодействия дифференциальных объектов повышает не

только $E^{(\phi)}$, но и, как следствие, — $E^{(p)}$, и, тем самым, — буферную емкость саморегуляции (адаптационную мощность). Увеличение же $E^{(p)}$ ведет к росту биотического потенциала, завоеванию новых экологических ниш на всех ОУБИ. Отсюда следует, что критерий биологического совершенства (7) можно по-видимому, рассматривать как следствие предлагаемого нами энергетического критерия.

Схема дает возможность предположить наличие в живой природе, наряду с генетической, иммунологической и нейробиологической памятью — видовой, биоценотической и биосферной памяти. Эти виды памяти, включая в себя память нижележащих по иерархии ОУБИ, возможно, проявляются в феноменах межвидовых преадаптаций, сдвигах фазы колебаний структуры видов и биоценозов относительно колебаний солнечной активности и других климатических и экологических факторов.

Алгоритмы $P_{N_n}, P'_{N_n}, P''_{N_n}, \dots$ выполняют роль долговременной памяти на всех ОУБИ. Они демонстрируют морфологическое закрепление "удачной" по критерию Q структуры спектра дифференциальных объектов, реализующих кинетику поисковых переменных x_{N_n} , а также — с учетом кратковременной памяти y_{N_n} — и кинетику обобщенных поисковых переменных X_{N_n} , т.е., другими словами, для каждого ОУБИ его "нынешняя" структура есть следствие вчерашней кинетики" (4). Таким образом, в эволюции биосферы последовательное "вклинивание" каждого нового ОУБИ сопровождалось появлением и вых ограничительных влияний с характерными постоянными времени на нижележащие ОУБИ.

На основе иерархического механизма биологической адаптации и эволюции могут быть синтезированы алгоритмы СП, которые, с одной стороны, носят характер "тензорных" по отношению к известным алгоритмам векторного и матричного (СП), а с другой — включают новый механизм адаптации, обобщающий понятие структурно-параметрической адаптации. Так алгоритмы СП, отражающие процессы "адаптации адаптаций" могут быть наиболее эффективными при оптимизации особо сложных многопараметрических объектов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гринченко С.Н., Загускин С.Л. В кн.: Вопросы кибернетики, вып. 45. Случайный поиск в задачах оптимизации. М., 1978, с. 124-134.

- Гринченко С.Н., Растригин Л.А. В кн.: Проблемы случайного поиска, вып. 5. Рига, 1976, с. 167-184.
- Загускин С.Л., Гринченко С.Н. В кн.: Переходные процессы в биологических системах. М., 1977, с. 115-119.
- Молчанов А.М. В кн.: Колебательные процессы в биологических и химических системах. М., 1967, с. 274-288.
- Растригин Л.А. Случайный поиск. М., 1979.
- Руденко А.П. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М., 1969.
- Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М., 1979.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие. А.М. Молчанов	3
Арены концентрирования и рассеивания углерода, азота и минеральных элементов в живом и мертвом органическом веществе биосферы и нарушения их человеком Н.И. Базилович (ИГАН СССР)	5
Концентрирующие и рассеивающие структуры биосферы А.Д. Арманд	13
Принципы организации и функционирования лесных плантаций Е.Г. Гладков	21
Роль морских колониальных птиц в становлении флоры и растительности мелких островов Кандалакшского залива Белого моря. И.П. Бреслина	27
Биохимические потоки биогенных элементов (N, P, K, Ca) в модельном бассейне Южного нечерноземья. Г.А. Булаткин	29
Задаче моделирования продукционного процесса в растительном сообществе. В.В. Галицкий	39
Электронномикроскопические исследования морской воды и осадков. И.Е. Мишустина	45
Расширение возможностей "селекционистского" подхода в популяционной генетике при использовании моделей, учитывающих наличие брачных пар. О.З. Каганова, М.Д. Корзухин	46
Динамическая модель начальной стадии поверхностного заболачивания. М.Я. Антоновский, М.Д. Корзухин, В.А. Литвин	54
О динамическом моделировании численности микробных сообществ в почве. В.П. Крысанова	60

Некоторые модели экологической генетики, О.В. Сергиенко	70
О моностабильности некоторых систем популяционных уравнений, Ю.А. Пых	71
Сложность и устойчивость биологических сообществ, Ю.С. Колесов	80
О качественном анализе имитационных моделей сложных экологических систем, Ф.А. Сурков	91
Об энергетических и информационных механизмах поддержания устойчивости в экосистемах, Ю.А. Домбровский	96
Разнообразие потоков биогенных веществ и устойчивость фитопланктонных сообществ, В.Г. Ильичев	98
Теоретико-экспериментальный анализ развития замкнутых микроэкосистем в зависимости от обеспеченности веществом и энергией, Н.С. Абросов, В.Г. Губанов, Б.Г. Ковров, Г.Н. Фиштейн	102
Теорема Фишера и колебания численности, А.П. Шапиро, Е.Я. Фрисман	110
Математическое моделирование миграций в экосистемах с отношениями между видами типа хищник-жертва, К.Э. Плехотников	115
О неудачной попытке моделирования биологических процессов в водных экосистемах, Б.Я. Виленкин, Ю.А. Рудяков, В.Б. Цейтлин	126
Об управлении выведением токсического вещества из организма, В.А. Байдосов, С.Е. Ворошилин, Л.К. Кобышева, А.Н. Рогаткин	129
Стохастическое поведение бистабильных систем биокинетики, В.П. Гачок	134
К вопросу о моделировании биологических процессов биосферы на основе иерархии алгоритмов случайного поиска, С.Н. Гринченко, С.Л. Загускин	136

Технический редактор А.Г. Корнеева

В печать 12.12.80 Т-22243

Формат 60 × 90/16

Печ.л. 9,0

Уч.-изд.л. 8,09

Тираж 500 экз.

Цена 45 коп.

Заказ 510

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский проспект, 403

Цена 45 коп.