

Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Рекомендовано Комитетом по высшей школе Миннауки России в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям “Прикладная математика и информатика” и “Биология” и специальности “Математическое моделирование”

Издательство
Московского университета
1993

ББК 28.071
Р49
УДК 577.3

Рецензенты:
кафедра физики I Медицинского института,
доктор физико-математических наук Д.С. Чернавский

Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.

Р49 Математические модели биологических продукци-
онных процессов: Учебное пособие. — М.: Изд-во
МГУ, 1993. — 302 с.
ISBN 5-211-01755-2

Пособие написано по материалам лекций, читаемых авторами на биологическом факультете Московского университета. В книге изложены основные математические модели биологического продукционного процесса, представляющие собой системы обыкновенных дифференциальных уравнений, уравнения с запаздыванием, уравнения в частных производных, а также матричные и стохастические модели. Описаны модели продукционного процесса в одно-, двух- и многовидовых сообществах. Рассмотрены процессы роста и развития микробных популяций, факторы, определяющие продуктивность водных экосистем. Отдельная глава посвящена моделям продукционного процесса в растительных сообществах и проблемам оптимизации продуктивности посева сельскохозяйственных растений.

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

Р 1901000000(4309000000)-007 142-92
077(02)-93

ББК 28.071

ISBN 5-211-01755-2

© Издательство
Московского университета,
1993

ВВЕДЕНИЕ

На разных уровнях живой материи продукционные процессы проявляют себя по-разному, однако их феноменологическое описание всегда включает рождение, рост, отбор, гибель организмов. Именно это обстоятельство позволяет применять сходный математический аппарат для описания продукционных процессов у таких, казалось бы, удаленных друг от друга на лестнице уровней организации живой материи, как деление клеток организма и взаимодействие популяций в экосистеме.

Возможность описания различных продукционных процессов одинаковыми математическими соотношениями, по-видимому, обусловлена тем, что с динамической точки зрения в реальных условиях рост и отбор организмов происходят по принципу "кинетического совершенства" (Шноль, 1979).

Преимущества математического анализа любых, в том числе и продукционных, процессов очевидны. Математическое моделирование не только помогает строго формализовать знания об объекте, но и в ряде случаев (при хорошей изученности объекта) оно может дать количественное описание процесса и предсказать его ход и эффективность. Это особенно важно для биологических систем, имеющих прикладное и промышленное значение, и в первую очередь для микробиологических систем, агробиоценозов, эксплуатируемых природных экосистем, в особенности водных. Рассмотрению общей методики моделирования продукционных процессов разной природы и изложению конкретных примеров "удачных" моделей и посвящена эта книга.

Авторы выражают глубокую благодарность специалистам в области математического моделирования биологических процессов: В.В. Алексееву, А.Д. Базыкину, Ю.И. Гильдерману, Б.Г. Заславскому, Ю.А. Домбровскому, А.М. Молчанову, В.П. Пасекову, Р.А. Полуэктову, Ю.А. Пыху, Н.Т. Рахимовой, Ю.М. Романовскому, Ю.М. Свирижеву, В.И. Селютину, Н.В. Степановой, Ю.И. Тютюнову, Д.С. Чернавскому, без советов и замечаний которых эта книга не могла бы быть написана. Авторы также признательны Т.Н. Воробьевой за неоценимую помощь в подготовке рукописи к печати.

ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

1.1. КЛАССИФИКАЦИЯ МОДЕЛЕЙ

Продукционным процессом называют процесс изменения биомассы (численности) популяции. В широком смысле слова “продукт” есть живое вещество, производимое популяцией или сообществом живых организмов. В более узком значении “продукт”, или “продукция”, может быть различным в зависимости от потребностей потребителя: биомасса или продукты метаболизма в микробиологической промышленности, репродуктивные органы или клубни сельскохозяйственных растений, молоко, мясо сельскохозяйственных животных, шкуры пушных зверей. Описание каждого из продукционных процессов, построение конкретных оптимизационных моделей требуют учета специфики самих процессов и условий их протекания. Но в основе так или иначе лежит динамика эксплуатируемой популяции живых организмов. Абстрактные модели не могут описать детали ни одного реального продукционного процесса, но они лежат в основе всех без исключения конкретных моделей продукционных процессов различной природы.

Исторически сложилось так, что наиболее общие результаты в математической биологии были получены при постановке и решении задач популяционной динамики. Модели динамики численности популяции и сообществ явились как бы “математическим полигоном” всей математической биологии.

Общие результаты легли в основу математического описания продукционных процессов самой различной природы. Наиболее успешные, “работающие” модели созданы в области микробиологии, экологии водных систем. Разработаны также модели продукционного процесса растений. Краткой классификации математических моделей продукционных процессов и обсуждению их важнейших свойств: устойчивости, идентифицируемости и управляемости посвящена настоящая глава.

При исследовании продукционных процессов в живых системах плодотворными оказались методы общесистемного подхода. Один из них – выделение из системы взаимодействующих составных структурных элементов, таких, как принадлежащие разным

трофическим уровням виды или возрастные и половые внутривидовые группы. Другой важный элемент системного подхода – установление характера процессов, в которых участвует каждый элемент (процессы размножения и роста, взаимодействие между элементами типа конкуренции, хищничества и т.д.). К биологическим системам также применим принцип изоморфизма, позволяющий описывать сходными математическими уравнениями системы, разные по своей природе, но одинаковые по структуре и типу взаимодействия между элементами, их составляющими. В данном случае имеется большое сходство систем уравнений химической кинетики и межпопуляционной динамики.

Само возникновение математической биологии послужило толчком для развития общесистемных исследований. По словам одного из основателей общей теории систем Л. Берталанфи (1969), “работы Вольтерра, Лотки, Гаузе и других по динамике популяций принадлежат к классическим трудам общей теории систем. В них впервые была продемонстрирована возможность развития концептуальных моделей для таких явлений, как борьба за существование, которые могут быть подвергнуты эмпирической проверке”.

В последнее десятилетие системный анализ в виде построения математических моделей и постановки требуемых моделью критических экспериментов существенно используется при планировании государственно значимых мероприятий (оптимизация микробиологического производства, борьба с вредителями сельского хозяйства и рыбный промысел). Вопросам системного анализа и математического моделирования в экологии посвящена книга Дж. Джефферса (1981).

Построение математической модели требует знания некоторого набора параметров системы, которые могут быть определены только из наблюдения или эксперимента. Работа с моделью требует систематизации, а часто и применения новых методик наблюдений и экспериментов с целью установления факторов и взаимосвязей, знание которых может выявить слабые места гипотез и допущений, положенных в основу модели. Весь процесс моделирования – от построения модели до проверки предсказанных с ее помощью явлений и внедрения полученных результатов в практику – должен быть связан с тщательно отработанной стратегией исследования и строгой проверкой используемых в анализе данных.

Это положение, справедливое для математического моделирования вообще, особенно важно для такой сложной науки, как экология, имеющей дело с разнообразными взаимодействиями между огромным множеством организмов. Почти все эти взаимодействия динамические в том смысле, что они зависят от времени и постоянно изменяются, причем, как правило, включают в себя положительные и отрицательные обратные связи. Сложность

экосистем усугубляется изменчивостью самих живых организмов, которая может проявляться и при взаимодействии организмов друг с другом (например, в процессе конкуренции или хищничества), и в реакции организмов на условия окружающей среды. Эта реакция может выражаться в изменении скорости роста и воспроизведения и в различной способности к выживанию в сильно различающихся условиях. К этому добавляются происходящие независимо изменения таких факторов среды, как климат и характер местообитания. Поэтому исследование и регулирование экологических процессов и экологических систем представляют собой исключительно трудную задачу.

Исследование биологических продукционных процессов осложняется их длительностью. Например, исследования в области земледелия и садоводства связаны главным образом с определением урожайности, а урожай собирают раз в год, так что один цикл эксперимента занимает год и более. Чтобы найти оптимальное количество удобрений и провести другие возможные мероприятия по окультуриванию, может понадобиться несколько лет, особенно когда необходимо рассматривать взаимодействия между экспериментальными результатами и погодой. В лесоводстве из-за длительности круговорота урожаев древесины самый непродолжительный эксперимент занимает 25 лет, а долговременные эксперименты могут длиться от 40 до 120 лет. Аналогичные масштабы времени необходимы и для проведения исследований по управлению природными ресурсами. Математические модели, позволяющие быстро проигрывать различные варианты воздействия на систему, могут оказывать здесь неоценимую помощь.

Использование математики для описания отдельных популяций и сообществ взаимодействующих видов уходит своими корнями в глубь веков. Первая дошедшая до нас математическая модель динамики популяции приводится в опубликованном в 1202 г. "Трактате о счете" Леонардо из Пизы, известного по прозвищу Фибоначчи (сын Боначчи). В этой книге, содержащей все арифметические и алгебраические сведения того времени, рассматривается задача о том, сколько пар кроликов рождается каждый месяц от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики со второго месяца после своего рождения. Решением задачи является ряд чисел: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, Два первых числа соответствуют началу размножения, 12 последующих – месячному приросту поголовья кроликов. Каждый последующий член ряда равен сумме предыдущих. Этот ряд вошел в историю под именем ряда Фибоначчи, а его члены – чисел Фибоначчи. Это была первая дошедшая до нас модель биологического процесса.

Модель Фибоначчи – дискретная. Дальнейшее развитие динамических моделей в экологии связано с непрерывным описанием переменных. В последние годы в связи с прогрессом вычисли-

тельной техники получили развитие “игры дискретных автоматов”, имитирующие дискретные процессы размножения и гибели, происходящие в природе.

Первая “непрерывная” модель динамики роста популяции принадлежит Т. Мальтусу (1798), следующей была “логистическая” модель Ферхюльста (1838), описывающая эффект “насыщения”. К настоящему времени существует много самых различных дискретных и непрерывных детерминистических и стохастических популяционных моделей, некоторые из них мы рассмотрим в следующей главе. В начале XX в. появились первые модели взаимодействия видов, наиболее известная из них – модель А. Лотка, приведенная им в книге “Элементы физической биологии” (1925).

Однако основателем современной математической экологии по справедливости считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служили системы дифференциальных и интегродифференциальных уравнений (Volterra, 1931). Русский перевод книги В. Вольтерра “Математическая теория борьбы за существование” вышел в 1976 г. Развитие как экспериментальной, так и теоретической экологии за полвека, прошедшие с момента выхода в свет книги В. Вольтерра, подтвердили глубину и правильность его идей.

Системы, изученные Вольтерра, состоят из нескольких биологических видов и запаса пищи, который используют некоторые из рассматриваемых видов. О компонентах системы формулируются следующие допущения.

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.

2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.

3. Хищные виды поедают жертвы, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.

4. Если имеются пища в неограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемая каждым видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятого с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).

5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида за единицу времени пропорционален численности вида.

6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Перечисленные гипотезы позволяют описывать сложные живые системы при помощи систем обыкновенных дифференциальных уравнений, в правых частях которых имеются суммы линейных и билинейных членов. Как известно, такими уравнениями описываются и системы химических реакций.

Действительно, согласно гипотезам Вольтерра, скорость процесса отмирания каждого вида пропорциональна численности вида. В химической кинетике это соответствует мономолекулярной реакции распада некоторого вещества, а в математической модели – отрицательным линейным членам в правых частях уравнений. Согласно представлениям химической кинетики, скорость бимолекулярной реакции взаимодействия двух веществ пропорциональна вероятности столкновения этих веществ, т.е. произведению их концентрации. Точно так же, согласно гипотезам Вольтерра, скорость размножения хищников (гибели жертв) пропорциональна вероятности встреч особей хищника и жертвы, т.е. произведению их численностей. И в том и в другом случае в модельной системе появляются билинейные члены в правых частях соответствующих уравнений. Наконец, линейные положительные члены в правых частях уравнений Вольтерра, отвечающие росту популяций в неограниченных условиях, соответствуют автокаталитическим членам химических реакций. Такое сходство уравнений в химических и экологических моделях позволяет применить для математического моделирования кинетики популяций те же методы исследований, что и для систем химических реакций. Ниже мы покажем, что вольтерровские уравнения могут быть получены не только из локального “принципа встреч”, ведущего свое происхождение из статистической физики, но и исходя из баланса масс каждого из компонентов ценоза и энергетических потоков между этими компонентами.

Уравнения Вольтерра послужили отправной точкой для создания большинства динамических моделей как в экологии, так и в микробиологии вплоть до сегодняшнего дня. Вольтерра изучал сосуществование видов при более широких гипотезах, в частности при изменении внешних условий и с учетом явления последействия, рассмотрение которого приводит к интегро-дифференциальным уравнениям.

Классы задач и математический аппарат. Современные математические модели биологических продукционных процессов можно разбить на три класса. Первый – описательные модели: регрессионные и другие эмпирически установленные количественные зависимости, не претендующие на раскрытие механизма описываемого процесса. Второй – модели качественные, которые строятся с целью выяснения динамического механизма изучаемого процесса, способные воспроизвести наблюдаемые динамические эффекты в поведении систем, такие, например, как колебательный характер изменения биомассы или образование

неоднородной в пространстве структуры. Обычно эти модели не слишком громоздки, поддающиеся качественному исследованию, аналитическому или на ЭВМ. Третий класс – имитационные модели конкретных сложных живых систем, учитывающие всю имеющуюся информацию об объекте. Цель построения таких моделей – детальное прогнозирование поведения сложных систем или решение оптимизационной задачи их эксплуатации.

Научный, биофизический подход подразумевает изучение физических и биологических механизмов исследуемых явлений. Поэтому в области математической биофизики относятся задачи второго, а в некоторой степени третьего типа. Чем лучше изучен биологический объект, тем более обоснована его кинетическая модель. При условии тесной связи прямого экспериментального исследования и математического моделирования динамическая модель может служить необходимым промежуточным связующим звеном между опытными данными и основанной на них теорией изучаемых процессов.

При решении практических задач можно использовать модели всех трех типов. При этом особенно важны вопросы идентифицируемости и управляемости таких моделей.

Обычно при математическом моделировании задача состоит в том, чтобы получить обоснованный прогноз кинетики компонентов продукционной системы. При этом делаются различные исходные предположения и преследуются соответствующие цели при изучении моделей, которые один из пионеров математической биологии А.А. Ляпунов сформировал следующим образом (Ляпунов, 1968, 1972).

А. Биологические характеристики компонентов неизменны, так же как и взаимоотношения между ними. Система считается однородной в пространстве. Изучаются изменения во времени численности (биомассы) компонентов системы.

Б. При сохранении гипотезы однородности вводится предположение о закономерном изменении системы отношений между компонентами. Это может соответствовать либо закономерному изменению внешних условий (например, сезонному), либо заданному характеру эволюций форм, образующих систему. При этом по-прежнему изучается кинетика численности компонентов.

Аппаратом для изучения этих двух классов задач служат системы обыкновенных дифференциальных и дифференциально-разностных уравнений с постоянными (А) и переменными (Б) коэффициентами.

В. Объекты считаются разнородными по своим свойствам и подверженными действию отбора. Предполагается, что эволюция форм определяется условиями существования системы. В этих условиях изучается, с одной стороны, кинетика численности компонентов, с другой – дрейф характеристик популяций. При решении таких задач используют аппарат теории вероятностей. К ним относятся многие задачи популяционной генетики.

Г. Наконец, возможны отказ от территориальной однородности и учет зависимости усредненных концентраций от координат. Здесь возникают вопросы, связанные с пространственным перераспределением компонентов системы. (Речь может идти как о живых, так и о косных компонентах.) Например, численность (биомасса) видов-гидробионтов может меняться с изменением глубины водоема. Для описания таких систем необходимо привлечение аппарата дифференциальных уравнений в частных производных.

Задачи пространственной организации экологических систем представляет особый интерес. До последнего времени предполагали, что пространственная неоднородность распространения видов связана в основном с ландшафтно-климатическими факторами. В последние годы все более глубоко осознается тот факт, что сама пространственная структурированность экологических биологических систем может быть обусловлена не столько исходно существующей пространственной неоднородностью, сколько спецификой локальных взаимодействий составляющих экосистему популяций между собой и с косными компонентами среды. Возникающие и активно поддерживающиеся таким образом пространственные структуры называют экологическими диссипативными структурами (гл. 2, §6).

Биологические популяции и сообщества заведомо являются энергетически "проточными", т.е. далекими от равновесия системами. Кроме того, колебательные режимы в таких системах давно известны как в лабораторных исследованиях, так и из полевых наблюдений и неплохо исследованы теоретически. В настоящее время активно решаются проблемы связи между колебательными режимами в локальных (точечных) системах и экологическими диссипативными структурами в распределенных системах. Как и в физических и химических системах, здесь решающую роль играет характер нелинейных взаимодействий, определяющих пути массо- и энергообмена в сложной системе.

Без учета пространственной распределенности невозможно оценить влияние подвижности особей на регуляцию численности популяций, нельзя оценить роль перемещений в синхронизации или затухании колебаний численности, которые имели бы место в отсутствие "перемешивания". Современный математический аппарат позволяет выяснить эти вопросы, а также связь локальной динамики популяций с крупномасштабными пространственными структурами и долговременной приспособленностью видов и видовых сообществ (гл. 5, §3).

1.2. ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Всякая сложная система при своем функционировании подчиняется физическим, химическим и биологическим законам. Однако нам известны не все законы. Одна из целей математического

моделирования и заключается в установлении этих законов путем проверки альтернативных гипотез физических (или биологических) механизмов того или иного явления.

Другой, более практической, является уже упоминаемая нами цель оптимального управления производственным процессом. Каждая из этих целей должна быть конкретизирована.

Таким образом, приступая к построению математической модели системы, необходимо взглянуть на эту систему под определенным углом зрения, который в значительной мере определяет вид модели. Необходимо сформулировать основные вопросы о поведении системы, ответы на которые мы хотим получить с помощью модели. Это позволяет из множества законов, управляющих поведением системы, отобрать те, влияние которых существенно при поиске ответов на поставленные вопросы. В дополнение к этим законам, если необходимо, для системы в целом или ее частей формулируются определенные гипотезы о функционировании. Гипотезы, как и законы, формулируются в виде определенных математических соотношений.

Дальнейшая работа состоит в исследовании полученных соотношений применением аналитических или вычислительных методов, приводящих к ответу на поставленные перед моделью вопросы. Если модель хороша, полученные на модели ответы могут быть отнесены к самой моделируемой системе. Более того, с помощью такой модели можно расширить круг представлений о системе, например, выбрав одну из альтернативных гипотез о механизмах ее функционирования и отбросив остальные, неправдоподобные. Если же модель плохая, т.е. недостаточно адекватно описывает систему с точки зрения поставленных перед ней вопросов, ее следует усовершенствовать. Критерием адекватности служит практика, эксперимент, и критерий этот не может быть полностью формализован.

Большинство моделей, рассмотренных в данной книге, строятся и исследуются именно по такому принципу. Однако в последние два десятилетия большое развитие получило имитационное моделирование (*simulation*). По меткому выражению Р. Шеннона (1978) – это нечто промежуточное между искусством и наукой, направление, появление которого целиком обязано бурному росту возможностей вычислительной техники.

Суть имитационного моделирования заключается в исследовании сложной математической модели с помощью вычислительных экспериментов и обработки результатов этих экспериментов. При этом, как правило, создатели имитационной модели пытаются максимально использовать всю имеющуюся информацию об объекте моделирования, как количественную, так и качественную. Особенно привлекательным оказалось применение имитационных моделей для описания экологических систем – необычайно сложных образований, включающих множество биологических, геологических, метеорологических и прочих факторов.

Грубо говоря, процесс построения имитационной модели можно представить следующим образом. Мы записываем в любом доступном для ЭВМ формализованном виде (в виде уравнений, графиков, логических соотношений, вероятностных законов) все, что знаем о системе, сваливаем “в одну кучу” (в ЭВМ), а потом проигрываем на ЭВМ варианты того, что может дать совокупность этих знаний при тех или иных значениях внешних и внутренних параметров системы. Если вопросы, задаваемые нами модели, относятся не к выяснению фундаментальных законов и причин, определяющих динамику реальной системы, а к бихевиористскому (поведенческому) анализу системы, как правило, выполняемому в сугубо практических целях, имитационная модель оказывается исключительно полезной.

Благодаря возможности проигрывать различные “сценарии” поведения и управления имитационная модель может быть успешно использована для выбора оптимальной стратегии эксплуатации природной или оптимального способа создания искусственной экосистемы. Особенно широкое применение нашли имитационные модели водных экосистем (Айзатуллин, Шамардина, 1980; Hutchison, 1980; Горстко и др., 1984). При создании имитационной модели можно позволить себе более высокую степень подробности при выборе переменных и параметров модели. При этом модель может получиться разной у различных авторов, поскольку точные формальные правила ее построения отсутствуют. Результаты машинных экспериментов зависят не только от заложенных в модели соотношений, но и от организации комплекса реализующих в модель программ, и от механизма проведения машинных экспериментов. Поэтому воплощением идеи имитационного моделирования следует считать систему человек – машина, обеспечивающую проведение имитационных экспериментов в режиме диалога между лицом, проводящим эксперимент, и “машиной”, т.е. комплексом программ.

Следуя Горстко и др. (1984), наметим основные этапы построения имитационной модели.

1. Формулируются основные вопросы о поведении сложной системы, ответы на которые мы хотели бы получить. В соответствии с задачами моделирования задается вектор состояния системы. Вводится системное время, моделирующее ход времени в реальной системе. Временной шаг модели также определяется целями моделирования.

2. Производится декомпозиция системы на отдельные блоки, связанные друг с другом, но обладающие относительной независимостью. Для каждого блока определяют, какие компоненты вектора состояния должны преобразовываться в процессе его функционирования.

3. Формулируют законы и гипотезы, определяющие поведение отдельных блоков и связь этих блоков друг с другом. Для каждого блока множество законов функционирования дополняется

множеством логических операторов, формализующих опыт наблюдения за динамикой процессов в системе. При необходимости вводится "внутреннее системное время" данного блока модели, позволяющее моделировать более быстрые процессы. Если в блоке используются случайные параметры, задаются правила отыскания на каждом шаге некоторых их реализаций. Разрабатываются программы, соответствующие отдельным блокам.

4. Каждый блок верифицируется по фактическим данным, и при этом его информационные связи с другими блоками "замораживаются", или линеаризуются. Обычно последовательность действий при верификации блоков такова: часть имеющейся информации используется для оценки параметров модели, а затем по оставшейся части информации сравнением расчетных данных с фактическими проверяется адекватность модели.

5. Производится объединение разработанных блоков имитационной модели на базе стандартного или специально созданного математического обеспечения. Апробируются и отрабатываются различные схемы взаимодействия блоков. На этом этапе всю "большую модель" удобно рассматривать как комплекс автоматов с памятью или без нее, детерминированных или стохастических. Работа с моделью тогда представляет собой изучение с помощью ЭВМ коллективного поведения автоматов в случайной или детерминированной среде.

6. Производятся верификация имитационной модели в целом и проверка ее адекватности. Этот процесс еще менее может быть формализован, чем верификация отдельных блоков. Здесь решающими оказываются знания экспертов - специалистов, хорошо знающих реальную систему.

7. Планируются эксперименты с моделью. При анализе их результатов используются статистическая обработка информации, графические формы выдачи данных и пр. Результаты экспериментов пополняют информационный фонд (банк данных) и используются при дальнейшей работе с моделью.

На каждом из этапов могут возникнуть трудности, для преодоления которых необходимо перестраивать модель, расширять список фазовых переменных, уточнять вид их взаимодействий. По существу, создание имитационной модели включает путь последовательных приближений, в процессе которых получается новая информация об объекте моделирования, усовершенствуется система наблюдений, проверяются гипотезы о механизмах тех или иных процессов в рамках общей имитационной системы.

Ясно, что разработка имитационной модели сложной системы и работа с этой моделью требуют усилий целого коллектива специалистов как в области машинной математики, так и в области экологии, если речь идет о создании имитационной модели экологической системы. Рассмотрение основ имитационного моделирования выходит за рамки нашего пособия. Однако учитывая

важность этого направления математической экологии как для научных, так и для прикладных целей, мы рассмотрим пример одной из таких моделей – имитационную модель Азовского моря (гл. 5, §4).

Для научного прогнозирования в современной науке существуют два подхода. Первый – установление биологических механизмов продукционных процессов, их структуры, устойчивости, типов динамического поведения отдельных компонентов. На этом пути реализуется подход “от простого к сложному” как в экспериментальных, так и в теоретических исследованиях. По словам И.А. Полетаева, такой подход заключается в систематическом построении и изучении свойств относительно простых моделей идеализированных объектов, образующих основу “математической теории” биологических сообществ во взаимодействии со средой. “Последовательное усложнение и наращивание моделей, составленных из уже изученных звеньев, позволит выделить и классифицировать типичные ситуации и даст в итоге прочную опору для суждений и прогнозов в практически важных задачах”.

Второй путь – создание имитационных моделей сложных систем, необходимых для их изучения и использования как целостных объектов.

1.3. УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

С проблемой устойчивости продукционных процессов приходится сталкиваться при решении вопросов промышленного микробиологического производства, эксплуатации сельскохозяйственных растений и животных, а также природных популяций и сообществ, оценке пределов загрязнения среды, учете последствий и принятии решений о возможности осуществления тех или иных природохозяйственных мероприятий. При этом количественные оценки устойчивости или “стабильности” систем могут быть получены лишь путем построения математических моделей и формализации самого термина “устойчивость”.

В 60–70-е гг. основным математическим аппаратом исследования устойчивости моделей служили методы Пуанкаре и Ляпунова. Вопросы устойчивости биологических сообществ освещены в монографии Свирежева, Логофета (1978). Интерес к устойчивости и стабильности систем не упал, и число посвященных этим вопросам работ за последние годы существенно выросло. Расширился класс моделей, свойства которых, в частности связанные с устойчивостью решений, требуют аналитического исследования. В первую очередь это определяется нуждами имитационного моделирования.

В имитационных моделях наряду с обыкновенными дифференциальными уравнениями широко используются разностные,

дифференциально-разностные, интегродифференциальные уравнения, уравнения с запаздыванием, вводятся периодические во времени и случайные внешние воздействия. Ряд последних работ посвящен аналитическому исследованию устойчивости стационарных режимов в таких системах (гл. 2, 3).

Имитационные модели, как правило, включают большое число компонентов. Аналитическое исследование нелинейных многомерных систем представляет значительные математические трудности. Для одного из применяемых к математической экологии классов таких систем – компартментальных систем с лимитированием – разработаны методы исследования и получены общие результаты (Заславский, Полуэктов, 1988).

Не потеряли своей актуальности работы, посвященные исследованию моделей конкретных сообществ с небольшим числом видов и более общих моделей, описывающих экологически важные, но теоретически мало изученные типы взаимодействия видов, например мутуализм (симбиоз). Основными методами исследования таких моделей являются качественная теория дифференциальных уравнений и теория бифуркаций. Исчерпывающий анализ фазовых и параметрических портретов моделей в обыкновенных дифференциальных уравнениях, описывающих динамику одного, двух и отчасти трех взаимодействующих видов, дан в монографии А.Д. Базыкина “Математическая биофизика взаимодействующих популяций” (1985). В работах этого направления решаются не только вопросы устойчивости, но изучается тип динамического поведения переменных в различных областях фазового и параметрического пространства.

Одно из наиболее интересных направлений современной теоретической экологии – попытка установить законы выработки отдельными видами и сообществами эволюционно оптимальных стратегий. Теоретико-игровой подход к проблемам эволюции разрабатывается в монографии Майнерда Смита (1981). В работах последних лет изучается связь между эволюционными стратегиями отдельных видов и устойчивостью биологических сообществ.

Для изучения устойчивости асимптотического поведения систем традиционно используют хорошо разработанный аппарат функций Ляпунова или линейного анализа малых отклонений от стационарного решения. Однако устойчивость по Ляпунову является довольно жестким требованием к экосистемам. Действительно, при некоторых внешних воздействиях кинетика компонент системы может претерпевать изменения (например, становиться колебательной или стохастической), но система как таковая продолжает существовать, т.е. остается стабильной. С этой точки зрения более реальным требованием к траекториям экологической системы служит требование устойчивости по Лагранжу, т.е. ограниченность сверху и снизу всех траекторий, исходящих из некоторой определенной области фазового пространства модели.

С точки зрения математического анализа специфика моделей биологических систем состоит в том, что переменные, задающие состояние системы, знакоопределены. Число особей, объем питательных ресурсов, концентрации биологически активных веществ – все это величины положительные. Поэтому фазовым пространством системы служит положительный конус топологического векторного пространства. В современных работах по математической экологии на это обращают особое внимание (Заславский, Полуэктов, 1988). Недостаточно доказать асимптотическую ограниченность всех решений системы. Тривиальное решение, когда система находится в нулевом состоянии, соответствует случаю полного вырождения и должно быть исключено. Задача состоит в доказательстве существования сграниценного и отстоящего на конечном расстоянии от начала координат множества, в которое со временем попадают все решения рассматриваемой модели, и никогда не покидают его.

В зарубежной литературе совокупность перечисленных свойств – ограниченность и положительность асимптотического поведения решений – получила наименование “persistence”. Это понятие приобрело большую популярность в эколого-математических работах последних лет, где обсуждаются глобальная асимптотическая устойчивость (по Ляпунову), стабильность и их связь для различных типов трофических взаимодействий в многовидовых моделях популяций.

К важному расширению класса устойчивых систем приводит понятие иерархической устойчивости (Логофет, Свирижев, 1985). Речь идет об учете иерархии характерных времен изменений численностей (концентраций) отдельных компонентов в экологической системе. Изучение системы с этой точки зрения сводится к применению в экологических моделях известного в химической кинетике и математической биофизике метода квазистационарных концентраций. Математическое доказательство условий применимости метода дано в теореме Тихонова (1952). В таких системах дифференциальные уравнения для “быстрых” переменных можно заменить алгебраическими. “Быстрая” переменная все время “подстраивается под медленную”, и система сохраняет стабильность в тот период времени, пока медленная переменная “движется” вдоль устойчивой ветви своей траектории. Поскольку каждая экосистема существует конечное, а не бесконечное время, это медленное смещение квазистационарного значения быстрой переменной (вслед за изменением медленной) практически можно рассматривать как стабильное состояние системы.

Учет иерархии времен позволяет также рассматривать “очень медленно” изменяющиеся переменные как параметры, что в ряде случаев также приводит к глобально устойчивым стационарным решениям. Таким образом, введение временной иерархии приводит к иерархии структурной, где поведение высшего уровня

определяет поведение низших, а само определяется причинами, внешними для всей системы. Этот принцип удачно применяется при моделировании озерных экосистем (Селютин, 1983).

Обсуждаются также вопросы **качественной устойчивости** (qualitative stability), которая означает сохранение устойчивости независимо от количественных значений интенсивности внутри- и межвидовых взаимодействий в сообществе.

Понятие **структурной устойчивости** эквивалентно понятию **грубости** системы, т.е. означает такую устойчивость, при которой малые изменения правой части уравнений не меняют геометрическую картину поведения решений.

Структурная устойчивость, являясь гарантией практической реализуемости устойчивых стационарных состояний, в то же время не есть гарантия реализуемости **устойчивых периодических режимов**. Здесь необходимым критерием является устойчивость по Ляпунову. Главная причина исключительности такого вида устойчивости состоит в том, что устойчивые по Ляпунову системы допускают малые возмущения, сохраняя, по крайней мере приближенно, период колебаний.

1.4. ПРОБЛЕМЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ НА ЭВМ

Построение математической модели продукционного процесса, как правило, сводится к определению вида дифференциальных или разностных уравнений и к оценке коэффициентов уравнений.

Когда динамические характеристики системы точно не известны, вид уравнений может быть найден лишь приближенно, а коэффициенты следует оценивать так, чтобы модель определенным образом приближалась к системе.

Таким образом, математическое моделирование включает формулировку уравнений и выбор оптимизационного критерия, характеризующего соответствие модели изучаемому объекту.

Пусть модель сформулирована, а параметры заданы. Вычисление поведения переменных системы во времени при заданных параметрах и начальных условиях представляет собой решение **прямой кинетической задачи**.

Решение сложных систем вызывает некоторые вычислительные трудности, связанные с особенностями функций (например, разрывами). Наиболее типичной трудностью для моделей биологических систем является наличие временной иерархии процессов, характерные времена которых могут отличаться на несколько порядков.

Для преодоления этой трудности есть два пути. Первый – применение метода квазистационарных концентраций, позволяющего заменить дифференциальные уравнения для “быстрых”

переменных алгебраическими. Условия применимости этого метода сформулированы в теореме А.Н. Тихонова (1952). Второй – использование специальных вычислительных процедур, например методов группы Гира (Химмельблау, 1985), позволяющих менять шаг интегрирования в соответствии с характерным временем процесса, одновременно каждый раз проверяя устойчивость метода, что позволяет избежать ошибок в счете.

В случае, когда модель полностью не определена, встает вопрос о **решении обратной кинетической задачи**. Ее решение состоит в построении модели, описывающей имеющийся экспериментальный материал, и извлечении из экспериментальных данных максимально возможной информации о кинетических параметрах исследуемого механизма. Математически выбор такой модели означает формулировку правой части системы дифференциальных уравнений, которая соответствовала бы прямой кинетической задаче. Следовательно, необходимо сформулировать предположения о наборе компонент, участвующих в процессе, и о типе кинетического закона их взаимодействия. Следующий этап построения модели – запись предполагаемого механизма процесса или нескольких альтернативных механизмов.

Для количественной оценки расхождения имеющихся экспериментальных данных и результатов расчетов на основе предлагаемой модели записывается некоторый функционал, включающий параметры модели. В качестве такого функционала (целевой функции) особенно часто используется взвешенная сумма квадратов отклонений теоретических (модельных) значений переменных от экспериментальных:

$$J = \sum W_i (x_T^i - x_E^i)^2.$$

Здесь x_T^i , x_E^i – теоретические и экспериментальные значения переменных в i -й точке, W_i – весовые коэффициенты соответствующих точек измерений.

Путем варьирования параметров предлагаемой модели находят минимум выбранного функционала. Затем с помощью аппарата математической статистики можно с определенной степенью достоверности принять или отвергнуть проверяемую гипотезу, т.е. решить задачу об адекватности модели. Если гипотеза должна быть отвергнута, необходимо построение новой модели. После того как проверена гипотеза об адекватности, необходимо провести исследование единственности найденной модели.

Идентификация параметров моделей. Если структура модели определена, например задана система дифференциальных уравнений, встает вопрос о численных значениях ее параметров. Некоторые параметры могут быть известны из независимых экспериментов, другие предстоит извлечь из экспериментального

материала, положенного в основу модели. В этом заключается задача идентификации параметров.

Решение этой задачи для биологической кинетики имеет свои специфические трудности. Как правило, в таких задачах на переменные и параметры накладываются некоторые ограничения. В первую очередь все переменные, имеющие смысл численностей животных, концентраций веществ или вероятностей состояний, по своему биологическому смыслу – положительные величины. Также положительны некоторые параметры (константы скоростей) отдельных процессов. Если при решении обратной кинетической задачи закладывается сложный механизм, состоящий из большого числа стадий, то иногда удается установить лишь некоторые комбинации неизвестных констант скорости, а не сами эти константы.

Задача поиска минимума заданного функционала решается методом нелинейного программирования. Решение задачи минимизации находят методом последовательного улучшения исходного (или начального) решения. Большинство методов нелинейного программирования осуществляет переход из состояния \vec{a}^k в следующее состояние \vec{a}^{k+1} по итерационной процедуре:

$$\vec{a}^{k+1} = \vec{a}^k + \lambda_k \vec{G}^k,$$

где \vec{G}^k – “направление” движения; λ – вещественная переменная (шаг поиска).

Таким образом, построение каждой итерации разбивается на два этапа: выбор “направления” \vec{G}^k и выбор длины шага λ . В зависимости от способа построения \vec{G}^k методы поиска можно разбить на алгоритмы без участия производных (прямые методы), с участием производных (методы спуска или градиентные методы) и использованием вторых производных (методы второго порядка).

Необходимо отметить, что при решении обратной кинетической задачи поверхности минимизируемых функционалов имеют, как правило, “овражный” характер. Это служит отражением того факта, что результаты решения системы обыкновенных дифференциальных уравнений сильно чувствительны к изменению одних параметров, по которым осуществляется минимизация, и слабо чувствительны к изменению других. “Овражный” характер поверхности минимизируемого функционала затрудняет процесс поиска оптимального набора параметров традиционными методами. На практике для получения функций, входящих в задачу, приходится выполнять сложные и громоздкие преобразования и расчеты. Тем более трудно, а иногда и невозможно найти явные выражения для соответствующих производных.

При решении задачи идентификации параметров моделей биологических процессов хорошо зарекомендовали себя методы **прямого поиска**. В них процедура поиска основана только на информации о значениях целевой функции и функций ограничений.

Однако по своей природе эти методы являются эвристическими и не всегда имеют строгое математическое обоснование.

Достоинство методов прямого поиска в том, что они не накладывают на целевую функцию задачи никаких ограничений, кроме свойства ее непрерывности. Ряд методов при этом не требует непрерывности функций ограничений. Их можно использовать не только для решения задачи, производные функций ограничений в которых трудно вычислить, но и в тех случаях, когда эти производные разрывны. В этих случаях градиентные методы могут оказаться вообще неработоспособными. Методы поиска простейшего типа заключаются в изменении каждый раз одной переменной, тогда как другие остаются постоянными, пока не будет достигнут минимум.

Рассмотрим в качестве примера один из наиболее удобных алгоритмов – метод Хука и Дживса (Химмельблау, 1976; “Современные методы...”, 1988), содержащий логически простую стратегию поиска, использующую априорные сведения и в то же время отвергающую устаревшую информацию относительно характера топологии целевой функции. Этот алгоритм включает два основных этапа: “исследующий поиск” вокруг базисной точки и “поиск по образцу”, т.е. в направлении, выбранном для минимизации.

Рассматриваемый алгоритм прямого поиска состоит из следующих операций. Прежде всего задаются начальные значения всех элементов x , а также начальное приращение Δx . Чтобы начать “последующий поиск”, следует вычислить значение функции $J(x)$ в базисной точке. Затем в циклическом порядке изменяется каждая переменная (каждый раз только одна) на выбранные величины приращений, пока все параметры не будут таким образом изменены. На каждом шаге или сдвиге по независимой переменной значение целевой функции сравнивается с ее значением в предыдущей точке. Если целевая функция улучшается на данном шаге, то ее старое значение заменяется на новое при последующих сравнениях. Однако если произведенное возмущение по x неудачно, то сохраняется прежнее значение $J(x)$.

После проведения одного (или более) шагов исследующего поиска применяется стратегия поиска по образцу. Удачные изменения переменных в исследующем поиске (т.е. изменения переменных, которые уменьшили $J(x)$) определяют вектор в пространстве параметров, указывающий некоторое направление минимизации, которое может привести к успеху. Серия ускоряющих шагов, или поиск по образцу, проводится вдоль этого вектора до тех пор, пока уменьшается шаг при каждом таком поиске. Поиск может быть закончен, если на данном шаге изменение каждой переменной $\Delta x_i^{(k)}$ оказывается меньше, чем некоторое заранее определенное число.

Кроме метода Хука–Дживса к наиболее употребляемым относятся методы Пауэлла и Недлера–Мида (Химмельблау, 1976; Полак и др., 1984).

В заключение отметим, что идентификация динамических параметров на основании измерений возможна только в случае, когда измерения выполнены в период переходного состояния системы. Никакими методами невозможно идентифицировать динамические параметры системы, находящейся в установившемся режиме.

1.5. ЗАДАЧИ УПРАВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИМИ ПРОЦЕССАМИ

Использование биологических систем человеком в определенных целях ставит вопрос об управлении этими биологическими системами. По сути дела, человек занимался выработкой стратегии оптимального управления с незапамятных времен, устанавливая оптимальные сроки сева и сбора урожая в сельском хозяйстве, оптимальные условия брожения в виноделии и производстве уксуса, оптимальные воздействия на пораженный болезнью организм человека при лечении в медицине.

Однако формализованный подход к проблеме оптимального управления получил развитие лишь в последние десятилетия в связи с успехами в области математического моделирования и вычислительной техники. Теория управления, бурно развивающаяся в области техники, оказалась приложимой и к биологическим системам в тех случаях, когда эти системы удается представить в виде более или менее адекватной математической модели.

Центральная идея в теории управления – это идея оптимизации, т.е. нахождения вида управления, обладающего в некотором смысле “лучшим качеством”. В связи с этим в технике появился термин “оптимальные системы”. (Сравним с привычным для биологии термином “оптимальные условия”.) Это довольно расплывчатое понятие, поскольку систему, как правило, нельзя охарактеризовать одним числом – одним критерием. Поэтому даже в технике процесс конструирования оптимальной системы – целая цепочка оптимизационных задач. Это тем более относится к неизмеримо более сложным живым системам.

В настоящее время имеется довольно много работ, особенно в области биотехнологии выращивания микроорганизмов (Станишкис, 1984), в которых сделана попытка применения к биологическим системам методов решения, заимствованных из арсенала теории управления техническими объектами. Однако практика показала, что простой перенос идей из техники в биологию не дает желаемых результатов.

Это связано с несколькими причинами. Первая – сложность объекта и вынужденная абстрактность модели, к которой применялись методы теории оптимального управления. Наличие неучтенных важных черт системы трудно формализовать. Однако некоторые особенности биологических систем поддаются формальному выражению, и их учет накладывает определенные

ограничения при постановке и решении задач оптимального управления.

Важная особенность биологических систем состоит в том, что состояние таких систем обычно задается положительными величинами. Концентрация компонент биохимических реакций, биомассы, численности популяций и сообществ, концентрации биогенных веществ и микроорганизмов в ферментере – все это величины неотрицательные. В технических задачах такие ограничения обычно не возникают.

Управление биологическими системами, как правило, может быть лишь одного знака. Например, при решении проблемы получения максимального урожая от эксплуатируемой популяции управление состоит в изъятии особей из популяции. Механизм добавления не используется. При выращивании сельскохозяйственных растений на поле управление сводится к поливу – увеличению влажности и внесению удобрений – увеличению концентрации питательных веществ. Односторонние управляющие воздействия применяются в микробиологической промышленности и медицинской практике. В технических задачах, напротив, применяются двусторонние воздействия на объект: ускорение и торможение автомобиля, подъем и спуск самолета и т.д.

Еще одна важная особенность – существенная нелинейность моделей биологических систем, которая является математическим следствием удаленности живых систем от состояния термодинамического равновесия. Все эти особенности делают теорию управления биологическими системами специальной областью науки, в настоящее время еще очень слабо разработанной.

Задача управления биологическими системами имеет два взаимосвязанных аспекта. Первый состоит в изучении динамики систем при постоянных значениях параметров управления. Сюда относятся исследование устойчивых стационарных состояний систем, анализ процесса потери устойчивости и рождения автоколебаний, исследование случая крайней неустойчивости – хаотических структур, изучение параметрических границ всех перечисленных режимов. Рассмотрению всех этих вопросов применительно к биологическим продукционным процессам различной природы посвящена большая часть книги. В такой постановке проблемы управления ставятся как бы неявно, в виде ответа на вопрос о поведении системы при разных значениях параметров.

Второй аспект собственно задачи управления состоит в изучении реакций биологических систем на изменения управляющих параметров в процессе движения. Здесь решаются вопросы управляемости биологических систем и проблема разрешимости задач оптимального управления. Для определенного класса моделей биологических систем, а именно компартментальных моделей с лимитированием, рассмотренных подробно Б.Г. Заславским (1988) (§4.8), получен общий результат, состоящий в том, что при

управлении биологическим процессом, где критерий эффективности – затраты на управление, оптимальная стратегия, которая минимизирует эти затраты, существует. Конкретные примеры решения задачи управления микробиологическими процессами рассмотрены в §6.6.

ЛИТЕРАТУРА

- Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., 1985.
- Бейли Н.* Математика в биологии и медицине. М., 1970.
- Берталанфи Л. фон.* Общая теория систем. Критический обзор // Исследования по общей теории систем. М., 1969.
- Болтянский В.Г.* Математические методы оптимального управления. М., 1969.
- Воронов А.А.* Устойчивость, управляемость, наблюдаемость. М., 1979.
- Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А.* Модели управления эколого-экономическими системами. М., 1984.
- Джэксон Дж.* Введение в системный анализ: применение в экологии. М., 1981.
- Заславский Б.Г.* Об управлении неотрицательными воздействиями динамической численности популяций и сообществ // Докл. АН СССР. 1983. Т. 2, № 1. с. 43-46.
- Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А.* Управление экологическими системами. М., 1988.
- Зубов В.И.* Лекции по теории управления. М., 1975.
- Ляпунов А.А.* О кибернетических вопросах биологии // Проблемы кибернетики. М., 1972. Вып. 25. С. 5-41.
- Логофет Д.О., Саврежес Ю.М.* Экологическая стабильность и лагранжева устойчивость. Новый взгляд на проблему // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. VII. С. 253-259.
- Марри Дж.* Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. М., 1983.
- Марчук Г.И.* Математическое моделирование в проблеме окружающей среды. М., 1982.
- Молчанов А.М.* Математическое моделирование в экологии. Роль критических режимов // Математическое моделирование в биологии. М., 1975. с. 133-141.
- Николис Г., Пригожин И.* Самоорганизация в неравновесных системах. От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. М., 1979.
- Петросян Л.А., Захаров В.В.* Введение в математическую экологию. М., 1986.
- Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М., 1986.
- Полак Л.С., Гольденберг М.Я., Левицкий А.А.* Вычислительные методы в химической кинетике. М., 1984.
- Пых Ю.А.* Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М., 1983.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическое моделирование в биофизике. М., 1975.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическая биофизика. М., 1984.
- Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю.* Кинетика биологических процессов. М., 1987.
- Рубин А.Б., Ризниченко Г.Ю.* Математические модели в экологии. Итоги науки и техники. Сер. Математическая биология и медицина. Т. 2. М., 1988. с. 113-172.

Свирижев Ю.М. Математические модели биологических сообществ. Итоги науки и техники. Сер. Математическая биология и медицина. М., 1978. Т. 2. с. 117-165.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М., 1978.

Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., 1987.

Селютин В.В. Моделирование кинетики первичного круговорота биогенных веществ в экосистеме озерного типа. Гидрохим. материалы. Л., 1983. Т. 86, с. 87-97.

Современные методы биофизических исследований, гл. 8. М., 1988.

Ставицкий Ю. Оптимальное управление биотехнологическими процессами. Вильнюс, 1984.

Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. //Изб. труды. Л., 1972, Т. 1.

Форрестер Дж. Мировая динамика. М., 1978.

Хаген Г. Синергетика. М., 1985.

Химмельблау Д. Прикладное нелинейное программирование. М., 1976.

Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М., 1979.

Экологические системы. Адаптивная оценка и управление. / Ред. Э.Холлинг. М., 1981.

Maynard Smith I. Evolution and the theory of games. Cambridge Univ. Press., 1982.

МОДЕЛИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ОТДЕЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Не только для природных, но и для лабораторных или промышленных популяций изолированное развитие представляет собой скорее исключение, чем правило. Однако закономерности роста отдельного вида лежат в основе всех дальнейших построений моделей продукционных процессов. Так же как в физике, где элементарным объектом исследования является материальная точка, в популяционной динамике таким объектом служит изолированная популяция. Отличие заключается в том, что этот объект не только взаимодействует с внешней средой, но и сам имеет подчас чрезвычайно сложную структуру. Поэтому популяции часто либо приписывают определенные свойства (наличие нижней и верхней предельной численности), либо в ней задается некоторая структура (возрастная, половая), которая играет решающую роль в формировании динамики численности (биомассы) всей изучаемой популяции. Такие подходы применяются при описании биологических продукционных процессов различных уровней, от микробиологического до экологического. Остановимся на основных способах описания динамики биологического вида.

Рассмотрим поведение отдельно взятой популяции, не учитывая связи этой популяции с другими видами, будь то хищники, питающиеся особями данной популяции, или виды, находящиеся с ней на одном трофическом уровне и конкурирующие за одну и ту же пищу. Динамику видов, находящихся ниже данной популяции по трофической лестнице, также не будем здесь учитывать, считая, что такие виды представляют собой некий однородный пищевой резервуар, неограниченный или ограниченный в зависимости от условий задачи. Такое абстрактное рассмотрение позволит нам установить некоторые основные принципы построения моделей популяций, которые в дальнейшем будут использованы при моделировании поведения более сложных объектов – биологических сообществ, состоящих из нескольких популяций, находящихся на различных трофических уровнях.

2.1. НЕПРЕРЫВНЫЕ МОДЕЛИ

Первая модель роста популяции, записанная в виде дифференциального уравнения, появилась вскоре после открытия дифференциального и интегрального исчисления (Maltus, 1798). Она и

сейчас лежит в основе непрерывных моделей. В этой модели рассматривается однородная популяция в условиях неограниченных ресурсов питания и пространства обитания. При этом считается, что скорость роста популяции пропорциональна ее численности. Предполагается также, что размножение популяции не носит сезонного характера и не включает запаздывания. Динамика численности (биомассы) такой популяции описывается дифференциальным уравнением

$$dx/dt = \varepsilon x, \quad (2.1.1)$$

где ε – специфическая (врожденная) скорость естественного увеличения популяции. Решением является функция

$$x(t) = x(t_0) \exp[\varepsilon(t - t_0)], \quad (2.1.2)$$

график которой изображен на рис.2.1,а. На рис. 2.1,б представлена зависимость скорости роста популяции от ее численности. Это прямая, угол наклона которой к оси ординат определяется их коэффициентом скорости роста популяции ε .

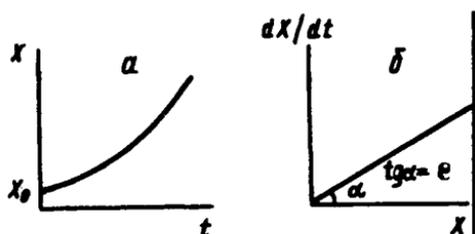


Рис. 2.1. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) в соответствии с экспоненциальным законом роста (2.1.1)

Из формулы (2.1.2) следует, что со временем численность популяции растет неограниченно по экспоненциальному закону. В соответствии с этим законом изолированная популяция развивалась бы в условиях неограниченных ресурсов. В природе такие условия встречаются крайне редко. Примером может служить размножение

видов, завезенных в места, где имеется много пищи и отсутствуют конкурирующие виды и хищники (кролики в Австралии). Уравнение (2.1.1) достаточно точно описывает динамику искусственно созданной и поддерживаемой в условиях избытка пищи и места популяции простейших организмов, например пенициллиновых грибков, выращиваемых в культиваторе, до истощения культуральной среды.

Уравнение (2.1.1) справедливо лишь для ограниченного периода времени, в конечном счете растущая популяция исчерпает наличные ресурсы. Численность популяции может стабилизироваться на некотором устойчивом уровне; она может испытывать регулярные или нерегулярные флуктуации или может сокращаться. Поведение популяции, численность которой стабилизируется на некотором устойчивом уровне, часто описывают с помощью

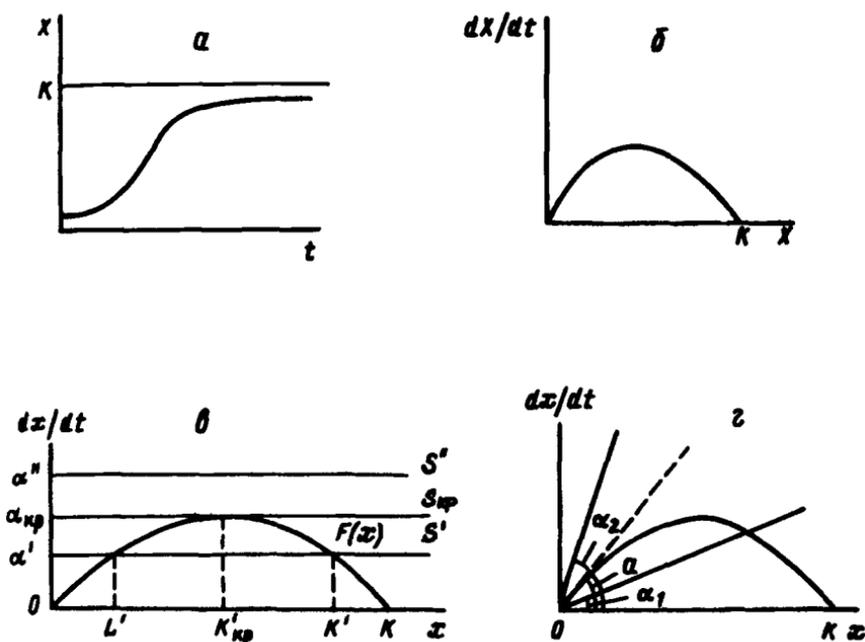


Рис. 2.2. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) в соответствии с логистическим законом роста (2.1.3); в – три возможных варианта расположения графиков функций $f(x)$ и $s(x)$ при постоянном промысле; г – типы расположения графиков $f(x)$ и $s(x)$ в случае, когда интенсивность промысла пропорциональна числу особей. $\alpha_{кр}$ – критический режим промысла, α' – докритический, α'' – закритический (Базыкин, 1985)

логистического уравнения, предложенного Ферхюльстом в 1838 г. (рис. 2.2):

$$dx/dt = \epsilon x - \delta x^2 \quad (2.1.3)$$

или

$$dx/dt = rx(1 - x/K). \quad (2.1.4)$$

Логистическое уравнение является простейшим дифференциальным уравнением, обладающим двумя требуемыми свойствами:

- 1) при малых значениях x уравнение (2.1.3) сводится к уравнению (2.1.1) и рост носит экспоненциальный характер;
- 2) с возрастанием t величина x монотонно приближается к постоянному значению.

Член δx^2 , пропорциональный количеству встреч между особями, учитывает "самоотправление" популяции, объяснимое многими причинами (конкуренция внутри популяции, недостаток места

и пищи, передача инфекции из-за тесноты и т.д.). Коэффициент δ называется коэффициентом внутривидовой конкуренции.

Проинтегрируем уравнение (2.1.4). Разделив переменные, получим

$$Kdx/x(K-x) = rdt, \text{ или } [1/x + 1/(K-x)]dx = rdt.$$

Считая $x < K$, после интегрирования будем иметь

$$\ln x + \ln(K-x) = rt + \ln C,$$

или

$$x/(K-x) = C \exp(rt).$$

Пусть $x(0) = x_0$. Подставив эти начальные условия, найдем значение предэкспоненциального множителя $C = x_0/(K-x_0)$.

$$x/(K-x) = [x_0/(K-x_0)] \exp(rt).$$

Отсюда

$$x(t) = x_0 K \exp(rt) / [K - x_0 + x_0 \exp(rt)]. \quad (2.1.5)$$

График этой функции (рис. 2.2,а) легко исследовать. Воспользовавшись логистическим уравнением (2.1.4), видим, что, так как $K > x$, $x'(t)$ всюду положительна. Дифференцируя (2.1.4), будем иметь

$$x''(t) = [r(K-x)/K - rx/K]x'(t) = r(1 - 2x/K)x'(t).$$

Подставив сюда выражение для x из (2.1.5), получим

$$x''(t) = rx'(t)[K - x_0 - x_0 \exp(rt)]/[K - x_0 + x_0 \exp(rt)].$$

Отсюда видно, что при $K - x_0 - x_0 \exp(rt) > 0$ производная $x''(t) > 0$ и, следовательно, функция $x(t)$ выпукла; при $K - x_0 - x_0 \exp(rt) < 0$ производная $x''(t) < 0$ и, следовательно, функция $x(t)$ вогнута. Из первого неравенства найдем область выпуклости: $K - x_0 - x_0 \exp(rt) > 0$, т.е. $\exp(rt) < (K - x_0)/x_0$. Таким образом, область выпуклости определяется неравенством

$$0 < t < (1/r) \ln [(K - x_0)/x_0].$$

Область вогнутости определяется неравенством

$$(1/r) \ln [(K - x_0)/x_0] < t < +\infty.$$

Точка $M = ((1/r) \ln [(K - x_0)/x_0], K/2)$ является точкой перегиба. Так как производная $x'(t)$ при всех t больше нуля, кривая $x(t)$ не имеет экстремумов. Из решения (2.1.5) видно, что $x(t) \rightarrow K$ снизу

при $t \rightarrow +\infty$, если $x(0) = x_0 < K$. Вид логистической кривой представлен на рис. 2.2. Из графика видно, что если в начальный момент времени популяция была небольшая ($x_0 < K/2$), то развитие ее идет по выпуклой кривой до точки $((1/r) \ln [(K - x_0)/x_0], K/2)$. В этой точке кривая перегибается и асимптотически стремится к прямой $x(t) = K$, никогда не достигая этой прямой. Величину K называют **максимальной численностью популяции**, возможной в данных условиях. График функции напоминает вытянутую букву S (S -образная кривая, рис. 2.2,а).

Аналогично исследуется случай, когда $x_0 = x(t_0) < K$. В этом случае решение $x(t)$ при $t \rightarrow \infty$ стремится к K , монотонно уменьшаясь.

При изучении более сложных систем мы не будем искать решение для $x(t)$ в явном виде, а ограничимся исследованием устойчивости их стационарных состояний. Проведем такое исследование и для логистического уравнения.

Легко видеть, что уравнение стационарных состояний $f(\bar{x}) = 0$ в данном случае имеет два корня:

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = K.$$

Посмотрим, будут ли эти корни устойчивыми? Для этого вначале воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Введем новую переменную ξ , обозначающую отклонение переменной x от ее стационарного значения:

$$\xi = x - \bar{x}.$$

Запишем линеаризованное уравнение для (2.1.4):

$$d\xi/dt = a\xi, \quad \text{где } a = f'(x)|_{x=\bar{x}}.$$

Напомним, что знак величины $a(\bar{x}_i)$ определяет устойчивость соответствующей особой точки \bar{x}_i :

$$f'(x)|_{x=\bar{x}} = r - \frac{2r\bar{x}}{K}. \quad (2.1.6)$$

Подставив в выражение (2.1.6) значение первого корня $\bar{x}_1 = 0$, мы получим $a(\bar{x}_1) = r$. Эта величина всегда положительна, так как по определению коэффициент естественной скорости роста популяции r – величина положительная. Следовательно, $\bar{x}_1 = 0$ – неустойчивая особая точка. Если же мы подставим в выражение (2.1.6) $\bar{x}_2 = K$, то получим $a(\bar{x}_2) = -r$ – отрицательную величину. Это дает нам право утверждать, что стационарное решение уравнения

$$\bar{x}_2 = K$$

устойчиво и соответствует устойчивому стационарному режиму (2.1.4) существования популяции в ограниченной среде.

Проведем теперь исследование устойчивости стационарных решений этого уравнения, исходя из графика функции.

На рисунке 2.2,б видно, что при переходе от отрицательных к положительным значениям x в точке $\bar{x}_1 = 0$ функция $f(x)$ меняет знак с минуса на плюс, т.е. особая точка неустойчива. Наоборот, в точке $\bar{x}_2 = K$ имеет место изменение знака $f(x)$ с ростом x с плюса на минус, следовательно, эта особая точка устойчивая.

Величину K иногда называют "емкостью среды". На примере популяции, динамика численности которой подчиняется логистическому закону, исследуем влияние промысла, т.е. изъятия из популяции определенного числа особей (Базыкин, 1984). Пусть $S(x, \alpha)$ – скорость изъятия особей из популяции. Параметр определяет интенсивность промысла; он может иметь различный смысл в зависимости от вида функции $S(x, \alpha)$.

Исследуем влияние на динамику "логистической" популяции двух видов промысла: 1) изъятие из популяции в единицу времени постоянного числа особей и 2) изъятие постоянной доли особей, т.е. числа особей, пропорционального численности популяции.

В первом случае динамика численности описывается уравнением

$$\dot{x} = rx(1 - x/K) - \alpha,$$

во втором –

$$\dot{x} = rx(1 - x/K) - \alpha x.$$

Здесь α – интенсивность промысла. Для первого уравнения α – число особей, изымаемое в единицу времени, для второго – доля популяции, изымаемая в единицу времени.

Рассмотрим зависимость численности популяции от интенсивности промысла. На рис. 2.2 одновременно представлены графики функций $f(x)$ и $S(x, \alpha)$. Абсциссы точек пересечения этих графиков соответствуют равновесным (устойчивым или неустойчивым) численностям популяций в данном режиме промысла, ординаты – числу особей, изымаемому в единицу времени, – урожаю.

На рис. 2.2,в изображены три возможных варианта взаимного расположения $f(x)$ и $S(x)$ при разных значениях α для первого режима промысла. Видно, что при малой интенсивности промысла ($\alpha < \alpha_{кр} = rK/4$) у популяции существуют два состояния равновесия: $K'(\alpha)$ и $L'(\alpha)$, причем равновесие, отвечающее большей численности популяции K' , устойчиво, а меньшей L' – неустойчиво. Существует нижняя критическая численность популяции, такая, что, если начальная численность меньше критической, популяция обречена на вымирание. Если же интенсивность промысла слишком велика ($\alpha > \alpha_{кр} = rK/4$), то ненулевых равновесных состояний

у популяции не существует вовсе. В случае $\alpha = rK/4$ устойчивое и неустойчивое равновесия популяции сливаются, образуя полуустойчивое $K'_{кр}$.

Пусть популяция не подвергается промыслу и находится в состоянии равновесия $\bar{x} = K$. Рассмотрим зависимость устойчивой равновесной численности популяции от α . По мере нарастания интенсивности промысла устойчивая равновесная численность сначала монотонно уменьшается, затем достигает некоторого критического значения $K'_{кр}$, после чего скачком падает до нуля. Критическое значение урожая $K'_{кр}$, при этом равно максимальной скорости роста популяции, не подвергающейся промыслу.

Предположим, что рассматриваемая популяция становится объектом промысла, интенсивность которого в определенные моменты времени увеличивается на определенную величину, причем каждый раз популяции предоставляется время для установления стационарной численности. Критерий приближения интенсивности промысла к критической следующий. Чем ближе интенсивность нагрузки к критической, тем медленнее будет стремиться численность популяции после очередного увеличения интенсивности промысла к новому равновесию.

Важно отметить, что приближение промысла к максимальному урожаю опасно, этот урожай вовсе не будет оптимальным. Ведь если интенсивность промысла хоть немного превысит величину, при которой урожай максимален, популяция оказывается обреченной на вымирание.

Рассмотрим второй режим промысла, при котором из популяции изымается постоянная доля особей, воспользовавшись графиком на рис. 2.2,г. Видно, что возможны два типа взаимного расположения графиков $f(x)$ и $S(x)$ и соответственно два типа динамики популяции. При малой интенсивности промысла поведение популяции по-прежнему описывается логистическим уравнением, параметры которого принимают другие, зависящие от промысла значения:

$$r' = r - \alpha, \quad K' = K(1 - \alpha/r).$$

При росте интенсивности промысла равновесная численность популяции монотонно уменьшается, и при интенсивности промысла, большей скорости роста популяции: $\alpha > r$, популяция обречена на вымирание при любой начальной численности. Урожай зависит от интенсивности промысла немонотонно. Таким образом, в этом случае превышение интенсивности промысла, отвечающей максимальному урожаю, влечет за собой постоянное уменьшение самого урожая. Это обстоятельство сигнализирует о превышении оптимальной интенсивности промысла.

В рассмотренных моделях прирост численности (биомассы) популяции представлен членом ϵx (2.1.1). Строго говоря, это

соответствует лишь тем популяциям, размножение которых происходит путем самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание, предполагающее встречи между особями разных полов одного и того же вида, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями, а последнее пропорционально второй степени x . Таким образом, для разнополой популяции в условиях неограниченных ресурсов можно записать

$$\frac{dx}{dt} = rx^2. \quad (2.1.7)$$

Уравнение (2.1.7) хорошо описывает тот факт, что при низких плотностях популяций скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается при понижении плотности популяции пропорционально квадрату плотности. Однако при больших плотностях популяций скорость размножения лимитирует уже не число встреч особей противоположного пола, а число самок в популяции, формула, учитывающая эти оба эффекта, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x}. \quad (2.1.8)$$

Графики численности в зависимости от времени (рис. 2.3,а) и скорости размножения как функции численности (рис. 2.3,б) для уравнения (2.1.8) представлены на рис. 2.3.

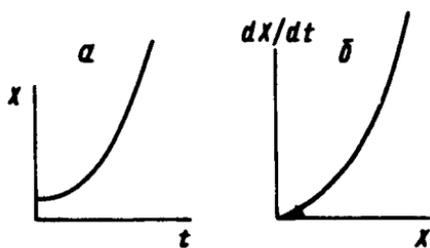


Рис. 2.3. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (2.1.8)

В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи, точнее времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает.

Этот эффект может быть учтен, если в формулу (2.1.8) ввести член, пропорциональный численности и описывающий смертность. Зависимость скорости роста популяции от ее численности при этом примет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx. \quad (2.1.9)$$

Это уравнение имеет два стационарных решения: $\bar{x} = 0$ и $\bar{x} = d\beta/(a\beta - dr) = l$. Соответствующие графики $x(t)$ и $f(x)$ даны на рис. 2.4, а, б. Из графика 2.4, б видно, что решение $\bar{x} = 0$ устойчивое, а $\bar{x} = l$ — неустойчивое. При начальных численностях $x_{нач} < l$ популяция вырождается — $x \rightarrow 0$, причем тем быстрее, чем меньше $x_{нач}$. Кривые $x(t)$ при разных $x_{нач}$ даны на рис. 2.4, а. При $x_{нач} > l$ в соответствии с уравнением (2.1.9) популяция неограниченно размножается.

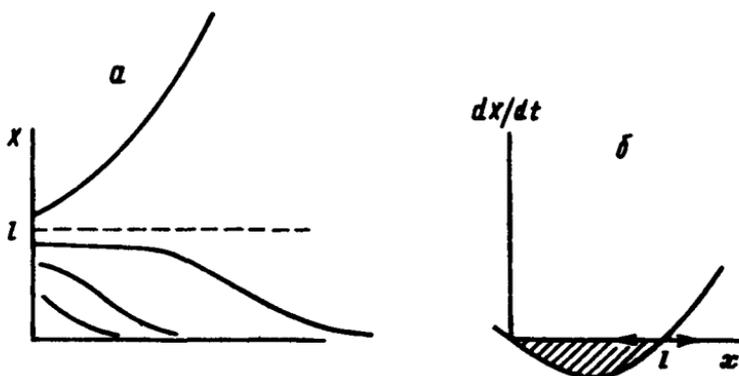


Рис. 2.4. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (2.1.9). Штриховкой обозначена область вырождения популяции

Величина нижней критической плотности l различна для разных видов. Наблюдения биологов показали, что это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатр и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предугадать, что столь многочисленный вид уже перешел через критическую границу своей численности и обречен на вырождение. Однако это произошло, несмотря на все усилия по охране этих птиц.

Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам — сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет.

Наиболее общая формула, учитывающая как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2. \quad (2.1.10)$$

Зависимости численности от времени и скорости прироста от численности представлены на рис. 2.5, а, б. $\bar{x} = 0$ и $\bar{x} = K$ —

устойчивые стационарные состояния, $\bar{x} = l$ — неустойчивое, разделяющее области притяжения устойчивых состояний равновесия. Величины l и K различны для разных популяций и могут быть определены только из наблюдений и экспериментов. Ясно, что их определение представляет огромные трудности. Кривые 1, 2, 3 на рис. 2.5,а соответствуют различным начальным значениям численности популяции.

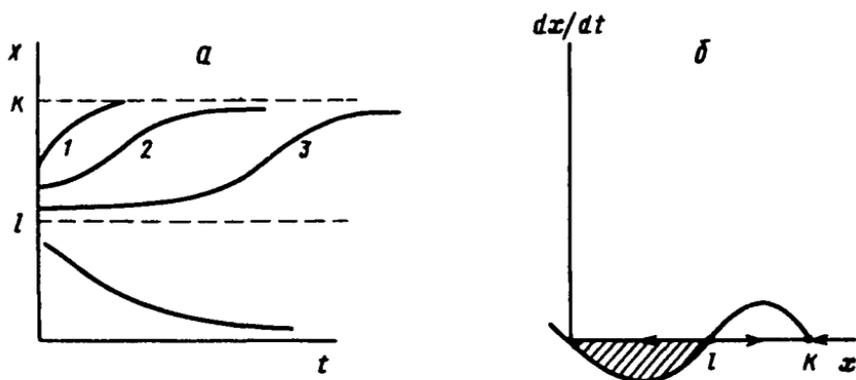


Рис. 2.5. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (2.1.10). Штриховкой обозначена область вырождения популяции

Обозначим плодовитость популяции, т.е. скорость ее прироста на единицу численности через $b(x)$. Из формулы (2.1.10)

$$b(x) = \left[a \frac{\beta x}{\beta + \tau x} - dx \right].$$

Это немонотонная функция x . Если d — смертность популяции — не зависит от численности, точки пересечения кривой $b(x)$ с горизонталью d отвечают неустойчивому ($x = l$ — минимально допустимая численность) и устойчивому ($x = K$ — максимально возможная численность) равновесиям популяции.

Уравнение (2.1.10) представляет собой одну из форм записи эффекта Олли (Одум, 1975), который состоит в том, что плодовитость зависит от численности популяции немонотонно. Этот эффект на качественном уровне может быть описан различными конкретными функциями, например функцией

$$dx/dt = ax(x - L)(K - x).$$

Такой вид зависимости часто используют в приложениях, в особенности при описании пространственных эффектов распространения различного рода "волн" в популяциях.

При любых промыслах особый интерес представляет величина нижней критической границы, при переходе через которую популяция уже не сможет восстановиться. Модель позволяет дать некий методический рецепт определения не самой критической границы, но степени близости к ней численности вида. Обратимся к рис. 2.5,а. Пусть численность вида в начальный момент времени была близка к максимально возможной. При $t = 0$ происходит одноразовое выбивание популяции. Если численность осталась значительно больше критической, восстановление происходит сначала быстро, а затем с монотонным замедлением (кривая 1). Если же оставшаяся популяция близка к критической точке, восстановление происходит сначала очень медленно, численность популяции надолго "застревает" вблизи критической точки, а затем уже, "набрав силы", более быстро приближается к стационарному уровню (кривая 3). Кривая 2 представляет промежуточный случай. Таким образом, наблюдая реакцию системы на возмущение, можно предсказать приближение ее к опасным границам.

2.2. ВЛИЯНИЕ ЗАПАЗДЫВАНИЯ

До сих пор мы считали, что процессы размножения и гибели происходят одновременно и популяция мгновенно реагирует на любое изменение внешних условий. Однако в реальных экосистемах это не так. Всегда имеется некоторое запаздывание в регуляции численности, которое бывает вызвано несколькими причинами.

Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует определенного времени T . Поэтому если какое-либо изменение в окружающей среде, например увеличение ресурсов, вызовет внезапное повышение продуктивности взрослых особей, то соответствующее изменение численности взрослых особей произойдет лишь по прошествии времени T . Это означает, что уравнение

$$dx/dt = f(x),$$

где x - численность взрослых особей, следует заменить уравнением

$$dx/dt = f(x_{t-T}), \quad (2.2.1)$$

где x_{t-T} - численность половозрелых особей в момент времени $t - T$.

Многие виды размножаются лишь в определенное время года. Даже в таких популяциях, где особи способны размножаться несколько лет подряд (млекопитающие и птицы, многолетние растения), наличие сезонов размножения вносит некоторое запаздывание в процессы регуляции численности. Если жизненный

цикл данного вида продолжается несколько лет и его особи ежегодно производят относительно небольшое число детенышей, т.е. запаздывание на один год, обусловленное дискретностью сезонов размножения, нельзя считать долгим по сравнению с характерным временем динамики этого вида, и эффекты, вызванные запаздыванием, будут незначительными. Если же взрослые особи, размножающиеся в данном году, редко или никогда не доживают до того, чтобы размножиться в следующем году, как, например, у однолетних растений, мелких грызунов, многих насекомых, это оказывает существенное влияние на динамику их численности. В этом случае уравнение $dx/dt = f(x)$ следует заменить уравнением

$$x_{n+1} = F(x_n),$$

где x_n - численность популяции в году n .

Наконец, в реальных популяциях интенсивность размножения и гибели различна в разных возрастных группах. Например, у насекомых откладывают яйца взрослые особи, а конкуренция наиболее выражена в личиночной стадии. Такие процессы, как отравление среды продуктами метаболизма, каннибализм и т.п., в наиболее сильной степени воздействуют на ранние возрастные стадии, а их интенсивность зависит от численности взрослых особей, т.е. отрицательное влияние на коэффициент естественного прироста оказывают особи предыдущего поколения. С учетом этих явлений логистическое уравнение (2.1.4) переписывается в виде

$$dx/dt = x(\varepsilon - \delta x_{t-T}). \quad (2.2.2)$$

Наиболее распространенное в математической экологии уравнение Хатчинсона (аналог логистического уравнения) учитывает, что особи могут размножаться лишь при достижении определенного возраста, и имеет вид

$$dx/dt = r(1 - x(t-h)/K)x.$$

Здесь x - численность популяции, r - коэффициент экспоненциального роста, K - равновесная численность вида, h - возраст производителей. Смысл этой модели заключается в том, что уровень лимитирования системы зависит не только от общей численности популяции в данный момент времени t , определяемый емкостью среды, но и от количества половозрелых особей в момент времени $t - h$.

Решение уравнений с запаздыванием демонстрирует замечательное разнообразие динамических режимов, в том числе колебательных и квазистохастических.

В технике хорошо известно, что запаздывание в регуляции системы может привести к возникновению колебаний переменных.

Если система регулируется петлей обратной связи, в которой происходит существенная задержка, то весьма вероятно возникновение колебаний. В экономике бумы и спады в числе прочих причин возникают в результате задержки между тем моментом, когда спрос на какой-либо товар превышает предложение, и моментом, когда производитель этого товара может обеспечить производственные мощности для удовлетворения этого спроса. Примеры можно продолжить. Вообще, если продолжительность задержки в петле обратной связи превышает собственное характерное время системы, то возникают колебания с большей амплитудой, нарушаются их период и фаза. Например, в системе, описываемой уравнением (2.2.2) при значительном превышении времени запаздывания T над собственным временем системы $1/\epsilon$, могут возникнуть нарастающие колебания, хотя уравнение без запаздывания (2.1.4) дает устойчивое неколебательное состояние равновесия.

Принято считать, что запаздывание мало сказывается на системах, если его время много меньше характерного времени системы, и оказывает сильное дестабилизирующее влияние, если его время сравнимо или больше характерного времени системы. Однако в работах последних лет показано, что интуитивное представление о том, что чем больше запаздывание, тем больше его дестабилизирующий эффект, не всегда правильно. В некоторых системах при учете запаздывания в размножении взаимодействующих видов оказалось, что самые короткие времена запаздывания как раз наиболее опасны для стабильности системы. Этот вопрос мы рассмотрим подробнее в гл. 3, §6.

Здесь же в качестве примера рассмотрим влияние запаздывания, обусловленного временем развития, на численность лабораторной популяции зеленой мухи *Lucilia cuprina* (Никольсон, 1954; Смит, 1976).

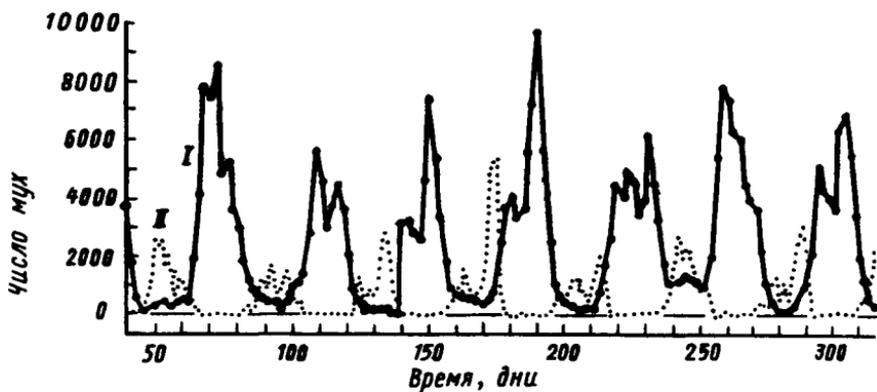


Рис. 2.6. Численность мух *Zucilia C.* в популяционном ящике (Nicholson, 1954). I — взрослые особи, II — яйца, откладываемые за один день

Экспериментальная кривая численности мух и личинок в популяционном ящике приведена на рис. 2.6. Личинки снабжали кормом в неограниченном количестве, а взрослым особям давали одинаковое, но ограниченное количество корма. Построим простейшую динамическую модель численности популяции.

Пусть X – численность взрослых особей в момент времени t , $\omega\Delta t$ – корм, выдаваемый этим особям за время Δt , ω – постоянная величина. В интервале Δt количество корма, приходящегося на одну особь, равно $\omega\Delta t/X$. Допустим, что на поддержание жизни каждая особь тратит в единицу времени количество корма m . При избытке корма половозрелые самки откладывают яйца с постоянной эффективностью k . Число отложенных яиц, приходящихся на одну самку, составит $k(\omega/X - m)\Delta t$, а общее число яиц, отложенных в популяции (при условии, что число самцов и самок одинаково), может быть описано выражением

$$1/2 \cdot kX(\omega/X - m)\Delta t = 1/2 \cdot k(\omega - mX)\Delta t. \quad (2.2.3)$$

Пусть смертность взрослых особей составляет постоянную величину c . Повышение смертности при увеличении численности и сокращении количества корма на одну взрослую особь для простоты учитывать не будем. Тогда число взрослых особей, погибающих в единицу времени,

$$cX\Delta t.$$

Допустим, что с постоянной вероятностью s каждое яйцо выживает и из него получится взрослая особь. При наличии неограниченного корма для личинок такое допущение вполне оправдано. Пусть время, необходимое для того чтобы из яйца получилась взрослая особь, равно τ .

Тогда для изменения численности, переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получим дифференциально-разностное уравнение

$$dX/dt = 1/2 \cdot ksw - cX - 1/2 \cdot mksX_{t-\tau}.$$

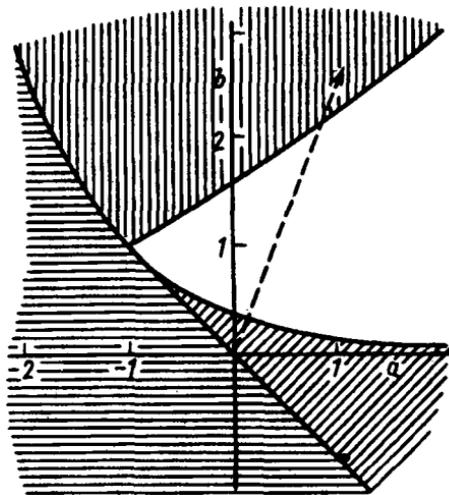
Пусть \bar{X} – стационарное значение численности. Эту величину можно получить, приравнявая нулю правую часть уравнения (2.2.3), полагая что в стационаре $X_t = X_{t-\tau} = \bar{X}$, тогда

$$\bar{X} = \frac{1/2 \cdot ksw}{c + 1/2 \cdot mks}.$$

Пусть x – отклонение численности X от стационарного значения \bar{X} :

$$x = X - \bar{X}.$$

Рис. 2.7. Границы устойчивости для уравнения (2.2.6). Горизонтальная штриховка - экспоненциальное удаление от равновесия. Косая штриховка - экспоненциальное приближение к равновесию. Незаштрихованная область - затухающие колебания. Вертикальная штриховка - нарастающие колебания



Переходя к этой новой переменной, получим уравнение

$$dx/dt = -cx - 1/2 \cdot mksx_{t-\tau}. \quad (2.2.4)$$

Если при этом положить $m = 0$, т.е. пренебречь количеством пищи, необходимой для поддержания жизни взрослой особи, то приходим к обычному уравнению для затухающей экспоненты:

$$dx/dt = -cx.$$

Следовательно, любое отклонение от равновесия затухает. Учет величины m приводит к более сложному уравнению (2.2.4). В этом уравнении c - смертность за единицу времени, m - количестве пищи, необходимое для поддержания жизни в единицу времени. Поэтому если принять за единицу времени время развития особи из яйца τ , то уравнение (2.2.4) можно переписать в виде

$$dx/dt = -ctx - 1/2 \cdot mks\tau x_{t-1}. \quad (2.2.5)$$

Если ввести обозначения: $a = c\tau$, $b = 1/2mks\tau$, уравнение (2.2.5) примет вид

$$dx/dt = -ax - bx_{t-1}, \quad (2.2.6)$$

где a, b - положительные постоянные. Аналитическое исследование уравнения (2.2.6) дано в книге Смит (1976). Характер решения как функция параметров a и b показан на рис. 2.7. Напомним, что, поскольку a и b положительны, реальности соответствует лишь положительный квадрант. Увеличение запаздывания влечет за собой пропорциональное увеличение a и b , так что оно эквивалентно удалению от начала координат. Таким образом, при увеличении τ поведение системы изменяется, переходя от экспоненциального затухания возмущений к затухающим колебаниям, а затем к нарастающим колебаниям. Итак, условиями нарастающих колебаний являются

1. Потребление значительного количества пищи взрослыми особями для поддержания их жизни, при этом по мере увеличения числа особей общая интенсивность откладки яиц снижается.

2. Запаздывание, связанное с конечным временем развития от яйца до взрослой особи.

При этом неустойчивость возникает лишь в том случае, когда $a = \sigma\tau > \pi/2$ или, грубо говоря, если $\tau > 1/c$. Это служит иллюстрацией сделанного нами выше утверждения о том, что нарастающие колебания в системе возникают тогда, когда время запаздывания в петле обратной связи больше, чем характерное время системы.

Учет фактора запаздывания в логистическом уравнении, подробно проведенный в книге (Свирижев, Логофет, 1978), дает аналогичные результаты и показывает, что факторы, приводящие к возникновению запаздывания в системе, уменьшают "запас устойчивости" нетривиального равновесия, ограничивая область устойчивости в пространстве параметров.

При этом степень "расшатывания" системы зависит от времени задержки T . При $\epsilon T \leq e^{-1}$ поведение системы с запаздыванием мало отличается от поведения системы без запаздывания. Колебания численности популяции в этом случае могут возникнуть, но их период не превосходит длительности одного-двух поколений. При $e^{-1} < \epsilon T < 37/24$ в популяции всегда существуют затухающие колебания. Если $37/24 < \epsilon T \leq \pi/2$, то при случайных отклонениях система может либо вернуться к устойчивому состоянию, либо нет. Наконец, при $\epsilon T \leq \pi/2$ в популяции не существует устойчивого равновесия и динамика $x(t)$ напоминает картину случайных колебаний, однако численность популяции не обращается в нуль ни при каких t – имеет место экологическая стабильность популяции.

2.3. ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ

До сих пор мы рассматривали развитие популяции в непрерывном времени, при этом численность популяции являлась непрерывной функцией – решением дифференциального уравнения. Это правомерно, когда численность популяции можно аппроксимировать непрерывной кривой, что возможно лишь для достаточно многочисленной популяции.

Реально численность представляет собой дискретную величину, которая принимает некоторые значения в фиксированные моменты времени. Формализм, учитывающий дискретность численности популяции, больше соответствует экспериментальным данным по переписи реальных популяций (лабораторных или естественных), которая осуществляется в дискретные моменты времени. Если при этом предположить, что численность N зависит от

численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применять аппарат разностных уравнений.

Если внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, остаются со временем неизменными, то численность популяции в момент времени t может быть описана при помощи разностного уравнения в виде

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}).$$

Здесь функция F зависит от численности популяции в k предшествующие моменты времени.

Особенно просто выглядит разностное уравнение в случае, когда численность каждого следующего поколения в популяции N_{t+1} зависит лишь от предыдущего поколения N_t . Это справедливо для многих видов насекомых. Их взрослые особи живут непродолжительное время, достаточное для откладывания яиц, и к моменту появления на свет нового поколения (на стадии взрослой особи) предшествующее поколение прекращает свое существование. То же имеет место для некоторых видов рыб, зоопланктона, птиц. Для таких популяций справедливо положение о неперекрывании поколений, и уравнение (2.2.1) может быть записано в виде

$$N_{t+1} = F(N_t). \quad (2.3.1)$$

Опыт показывает, что в таких системах при малых численностях N растет от одной генерации к другой, а при высоких — падает. Это свойство — резко расти при малых N и падать при больших — в экономике проявляется как закон "бумов" и "спадов". В таких случаях функция F — одноэкстремальная, вид ее изображен на рис. 2.8. В зависимости от крутизны графика функции $F(N_t)$ (кривые a, b, c, d) в системе могут возникать самые

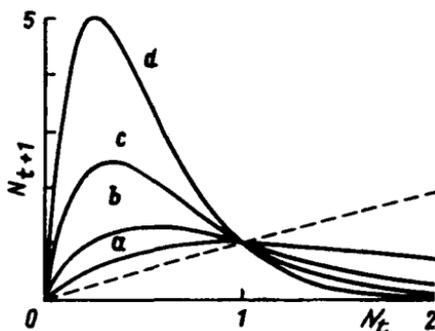


Рис. 2.8. Вид одноэкстремальной функции $N_{t+1} = F(N_t)$

разнообразные режимы: монотонное и колебательное приближение к состоянию равновесия, удаление от него, устойчивые колебания, квазистохастическое поведение (хаос). Модели вида (2.3.1) являются простейшими детерминированными объектами, демонстрирующими хаотическое поведение.

В гл. 4 мы увидим, что таким поведением могут обладать переменные и в непрерывных автономных нелинейных системах

трех и более дифференциальных уравнений. Таким образом, стохастичность может быть свойством, присущим самим природным системам, и не зависит от того, каким математическим аппаратом, непрерывным или дискретным, мы пользуемся.

Если поколения популяции в значительной мере перекрываются, допущение о зависимости N_{t+1} лишь от N_t уже несправедливо. В этом случае популяцию можно подразделить на дискретные возрастные классы (или стадии развития), численности которых зависят от численностей предшествующих (а в отдельных случаях и всех остальных) возрастных классов. Задача описания динамики возрастных классов таких популяций приводит к матричным (также дискретным) моделям, на которых мы остановимся ниже. Здесь мы рассмотрим пример модели популяции с непрерывающимися поколениями – разностный аналог логистического уравнения

$$dN/dt = rN(1 - N/K).$$

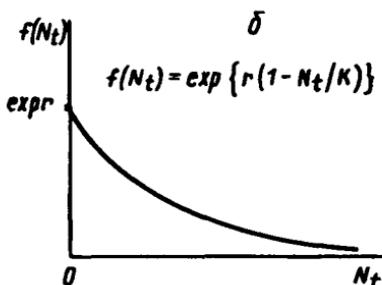
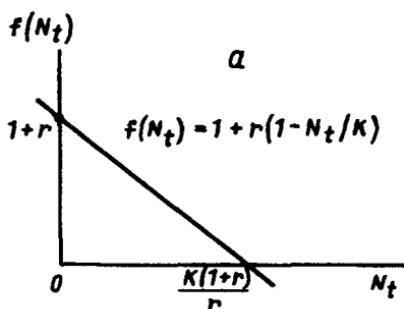


Рис. 2.9. Вид функции $f(N_t)$ для дискретного аналога логистического уравнения: а – $f(N_t) = 1 + r(1 - N_t/K)$, б – $f(N_t) = \exp\{r(1 - N_t/K)\}$

Заменим dN/dt на $\Delta N/\Delta t$, где $\Delta N = N_{t+1} - N_t$ – разность численностей в последовательные моменты времени, $\Delta t = 1$. Получим

$$N_{t+1} = N_t[1 + r(1 - N_t/K)], \quad (2.3.2)$$

где параметры r и K имеют тот же смысл. Однако если в какой-то момент времени значение численности становится больше определенной величины

$$N_t > K(1 + r)/r,$$

уравнение (2.3.2) дает отрицательное значение N_{t+1} . Это связано с видом функции $f(N_t) = 1 + r(1 - N_t/K)$, изображенной на рис. 2.9, а. Таким образом, уравнение (2.3.2) биологически не корректно. Отметим, что непрерывный аналог логистического уравнения свободен

от этого недостатка, так как в нем при стремлении функции $f(N) = r(1 - N/K)$ к нулю стремится к нулю и скорость возрастания N : dN/dt .

Для того чтобы исправить недостаток уравнения (2.3.2), следует взять в качестве $f(N_t)$ функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при $N_t \rightarrow \infty$. В частности, может быть выбрана функция $\exp\{r(1 - N_t/K)\}$, изображенная на рис. 2.9, б. Уравнение

$$N_{t+1} = N_t \exp\{r(1 - N_t/K)\} \quad (2.3.3)$$

может быть рассмотрено в виде разностного аналога логистического уравнения. Такая экспоненциальная форма была предложена Мораном (1950) для численности насекомых и Рикером (1952) для рыбных популяций.

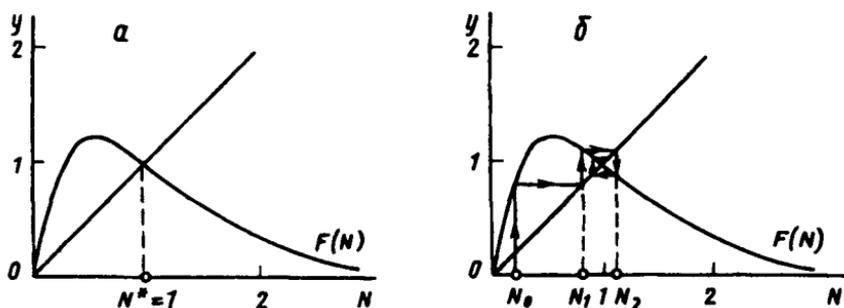


Рис. 2.10. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями. Диаграмма и лестница Ламерея. Пояснения в тексте

Ход решения может быть наглядно продемонстрирован графически при помощи так называемой диаграммы и лестницы Ламерея (рис. 2.10). Если изобразить на одном графике зависимость правой и левой частей уравнения (2.3.3) от N , будем иметь картину, приведенную на рисунке: прямая N - биссектриса координатного угла и функция $F(N) = N \exp\{r(1 - N/K)\}$, имеющая максимум. Точка их пересечения представляет собой равновесное состояние системы, аналогичное стационарному состоянию дифференциального уравнения (рис. 2.10,а).

На рис. 2.10,б проиллюстрирован способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени $N = N_0$. Значение $F(N_0)$ задает величину N_1 в последующий момент времени $t = 1$. N_1 в свою очередь определяет $F(N_1)$ и, следовательно, N_2 и т.д.

На рис. 2.11,а изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания, на рис. 2.11,б - монотонное стремление численности N_t к равновесному состоянию.

К разностному уравнению применимы понятия, употребляемые при работе с дифференциальными уравнениями. Решением,

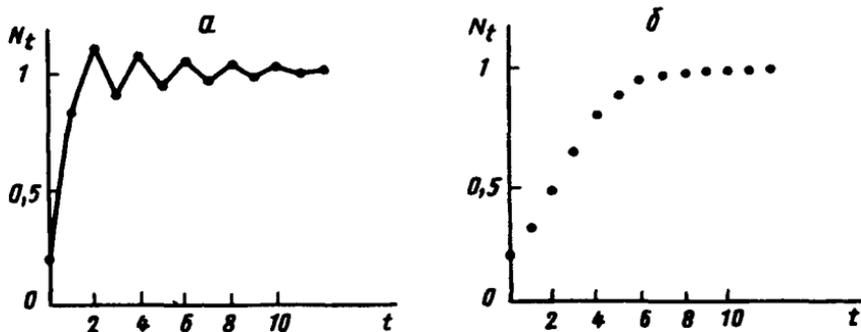


Рис. 2.11. Типы стремления численности к равновесному состоянию в модели (2.2.3)

или траекторией, уравнения (2.3.1) является любая последовательность значений $\{N_t\}$, ($t = 0, 1, \dots$), удовлетворяющая данному разностному соотношению при каждом t . Различным начальным значениям N_0 соответствуют разные решения. Устойчивость решений можно определить так же, как устойчивость по Ляпунову решений дифференциальных уравнений: при достаточно малых отклонениях начального значения новое решение мало отличается от исходного.

Равновесием называется решение вида $N_t = \text{const} = N^*$, удовлетворяющее соотношению

$$N^* = F(N^*). \quad (2.3.4)$$

Если решение (2.3.4) устойчиво, его называют **устойчивой точкой**. В общем случае равновесие возможно, если уравнение (2.3.4) имеет хотя бы один положительный корень N^* .

Как и в случае дифференциального уравнения для исследования устойчивости равновесия применим линейный анализ. Положим $N_t = N^* + x_t$ и линеаризуем уравнение (2.3.2), разлагая F в ряд по степеням $N_t - N^* = x_t$ и отбрасывая члены порядка x_t^2 и выше. Получим

$$x_{t+1} = \left(\frac{dF}{dN} \right)_{N^*} x_t + O(x_t^2).$$

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что $x_t \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, если $|dF/dN|_{N^*} < 1$, и $x_t \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$, если $|dF/dN|_{N^*} > 1$. Эти условия и определяют устойчивость равновесия N^* системы. Случаи $|dF/dN| = 1$ и $dF/dN = 0$ требуют дополнительного исследования членов более высокого порядка в разложении.

Можно сделать также некоторые заключения о характере приближения (или удаления) решений от равновесия. А именно, в случае устойчивого равновесия, при

$$0 < (dF/dN)_{N^*} < 1 \quad (2.3.5)$$

отклонения от равновесия исчезают монотонно. Если

$$-1 < (dF/dN)_{N^*} < 0, \quad (2.3.6)$$

то имеют место затухающие колебания вокруг N^* .

Если равновесие неустойчивое, при

$$(dF/dN)_{N^*} > 1 \quad (2.3.7)$$

отклонение от равновесия монотонно растет, а при

$$(dF/dN)_{N^*} < -1 \quad (2.3.8)$$

удаление от равновесия происходит в виде нарастающих колебаний.

Для изучаемого нами уравнения (2.3.3) равновесие находится из выражения

$$\exp\{r(1 - N^*/K)\} = 1.$$

Очевидно, что единственное равновесное значение $N^* = K > 0$ существует при любом r . Условия (2.3.5), (2.3.6) показывают, что устойчивая точка имеет место, если $0 < r < 2$, при этом $N_t \rightarrow N^*$ монотонно при $0 < r < 1$ и колебательным образом при $1 < r < 2$.

Если $r < 0$ или $r > 2$, из условий (2.3.7), (2.3.8) следует, что равновесие неустойчиво.

Построив функцию Ляпунова $V_t = (N_t - K)^2$, можно показать, что при $0 < r < 2$ равновесие $N^* = K$ глобально асимптотически устойчиво (Свирижев, Логофет, 1978. С. 47).

Разностные уравнения могут иметь и более сложные решения, например в них возможны **циклы** (рис. 2.12), являющиеся аналогами предельных циклов для систем дифференциальных уравнений. Решение $\{N_t^*\}$ уравнения (2.3.1), состоящее из конечного набора T значений, повторяющихся в строгой последовательности (т.е. $N_t^* = N_{t+T}^*$, $t = 0, 1, 2, \dots$; $N_{t+j}^* \neq N_t^*$, $j = 1, 2, T-1$), называется циклом длины T (T - точечный цикл). Изучаемое нами уравнение (2.3.3) демонстрирует двухточечные циклы при $2 < r < r_2 = 2,526$, а при дальнейшем возрастании значений параметра r встречаются устойчивые циклы периода 4, 8, 16, \dots , 2^k . Циклическое поведение численности N_t показано на рис. 2.12, а, б.

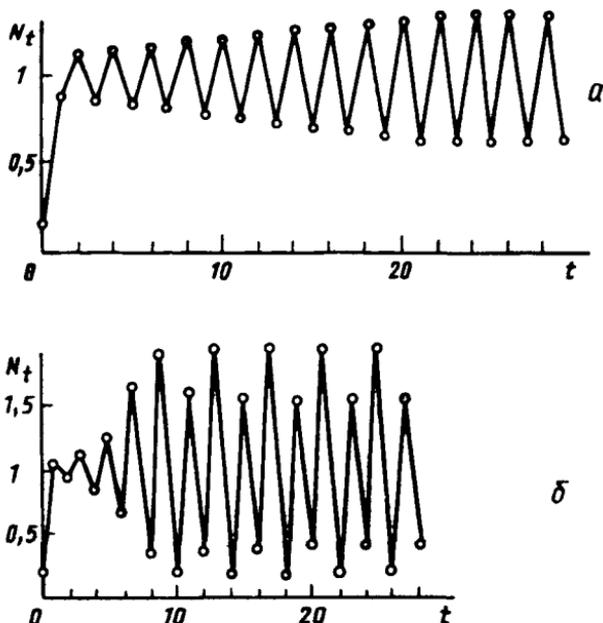


Рис. 2.12. Циклическое поведение решения уравнения (2.2.3): а - двухточечный цикл, б - четырехточечный цикл

Разностное уравнение (2.3.3) наряду с равновесием и циклами может иметь хаотические решения, не стремящиеся ни к какому притягивающему решению. При этом существует связь между существованием циклов периода три и хаотических режимов. Можно показать, что, если уравнение обладает трехточечным циклом, оно также имеет решения любого периода, и существует несчетное множество начальных значений N_0 , при которых решение не стремится ни к одному из этих циклов, т.е. хаотично. Поведение решения разностного уравнения (2.3.3) в этом случае принципиально зависит от начального значения N_0 . Графический анализ показывает, что при $r > r_c = 3,102$ существуют два различных трехточечных цикла, а при $r < r_c$ трехточечных циклов нет. Следовательно, решения находятся в хаотическом режиме, когда $r > r_c$ (рис. 2.13, а, б).

Таким образом, задавая различные значения параметра естественной скорости роста r и начальной численности популяции N_0 , можно получить качественно различные типы поведения переменной N_t , удовлетворяющие разностному уравнению (2.3.3). Строгое аналитическое исследование областей существования этих режимов проведено в (Свирижев, Логофет, 1978). Богатый спектр поведения траекторий содержит устойчивое равновесие, устойчивые циклы любой длины и хаотический режим, тип которого зависит от начальных условий (см. рис. 2.11-2.13).

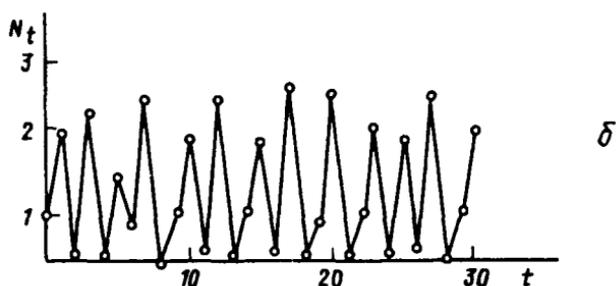
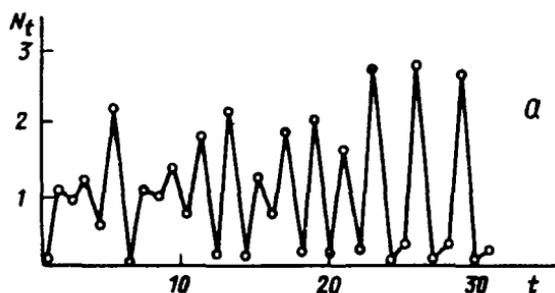


Рис. 2.13. Примеры хаотических решений для уравнения (2.2.3): а – колебания вокруг неустойчивого равновесия $N^* = 1$ попадают, начиная с $t = 23$, в окрестность 3-точечного цикла. Цикл также неустойчив, б – хаотическая траектория

Помимо (2.3.2) для описания динамики численности популяций с неперекрывающимися поколениями используют и другие уравнения.

Часто в качестве дискретного аналога логистического уравнения используется более простая форма:

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t). \quad (2.3.9)$$

Здесь плотность популяции выражена в безразмерном виде, правая часть принимается равной нулю при $t > 1$. Параметр a определяет наклон графика функции правой части. На рис. 2.14 показаны диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра a в уравнении (2.3.9). В случае не очень сильной нелинейности ($a < 3$) численность популяции стремится к устойчивому состоянию равновесия (рис. 2.14. а, б). Когда график $F(N_t)$ становится более крутым, устойчивое равновесие переходит в устойчивые циклы (рис. 2.11. в, г). По мере увеличения максимума длина цикла растет, и значения численности повторяются через каждые 2, 4, 8, ..., 2^n поколений. При значениях параметра $a > 3,570$ происходит хаотизация решений (рис. 2.14. д, е).

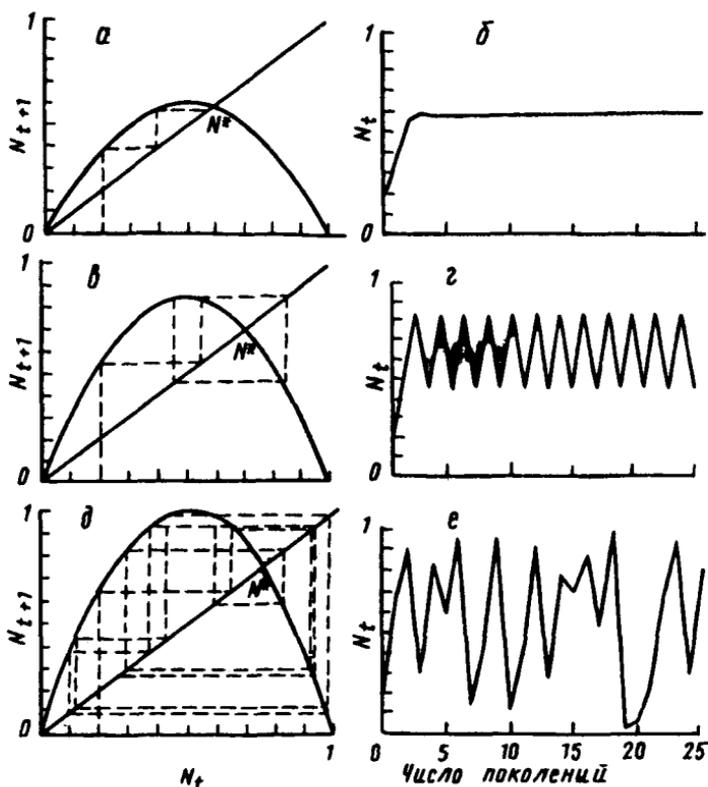


Рис. 2.14. Вид функции $F(N_t)$ для разных значений параметра уравнения (2.3.9) и соответствующие зависимости численности от времени: а, б – монотонное приближение к равновесию; в, г – цикл; д, е – хаос

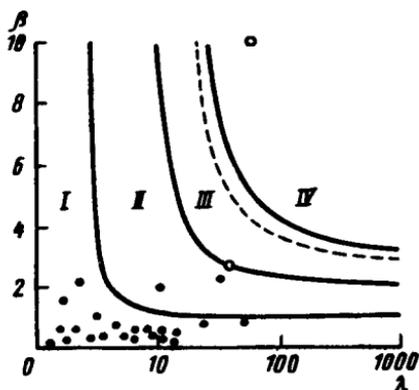
Аналогичными свойствами обладает уравнение

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t (1 + a N_t)^{-\beta}, \quad (2.3.10)$$

которое хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями (Hassel, 1976). На рис. 2.15 показаны области параметров β , λ , где реализуются различные типы поведения.

Интересно, что некоторые достаточно просто измеряемые характеристики популяций, демонстрирующих хаотическое поведение, имеют регулярный характер. В этом смысле чем хаотичнее поведение популяции, тем оно более предсказуемо. В работе (Vandermeer, 1982) показано, что если функция $F(N_t)$ в уравнении (2.3.1) имеет один экстремум и падающая часть ее графика имеет точку перегиба, то чем больше амплитуда вспышки численности, тем длительнее интервал малых численностей популяции. Для

Рис. 2.15. Области значений параметров β , λ для уравнения (2.3.10) с различным характером поведения: I – монотонное стремление к равновесию, II – затухающие колебания, III – устойчивый цикл, IV – хаос. Пунктиром отделена область циклов с периодом 2 и периодом 2^n , $n > 1$. Заштрихованные кружки – значения параметров для естественных, пустые – для лабораторных популяций



случая линейного роста при малых N :

$$N_{t+1} = aN_t \quad (2.3.11)$$

и экспоненциального спада при больших N :

$$N_{t+1} = e^{-bN_t} \quad (2.3.12)$$

амплитуда вспышки прямо пропорциональна времени между вспышками. Зависимости размера вспышки от продолжительности периодов малой численности имеют вид прямых (рис. 2.16).

Отметим, что решение разностных уравнений лежит в основе моделирования любых реальных биологических процессов, в особенности экологических. Богатство динамического поведения модельных траекторий разностных уравнений является основой их успешного применения для описания сложных природных явлений. При этом ограниченность параметрических областей существования определенного типа решений может служить дополнительным основанием для оценки адекватности предлагаемой модели.

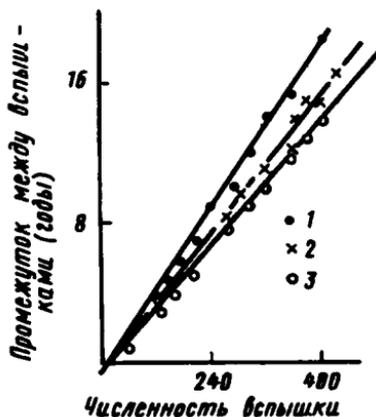


Рис. 2.16. Зависимость продолжительности периодов малой численности от размера последней вспышки для различных параметров модели (2.3.11), (2.3.12): 1 – $ab = 125$; 2 – $ab = 250$; 3 – $ab = 500$

2.4. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Детализация возрастной структуры популяции приводит к матричным моделям, впервые предложенным Лесли (1945, 1948) и

широко применяемым для построения математических моделей самых разных популяций с учетом их структуры по возрастам, размерам или стадиям жизненного цикла. Матричные модели применяются также для анализа круговорота питательных веществ и потока энергии в экосистемах; предпосылкой для такого моделирования служит естественная подразделенность экосистем на компартменты – входящие в ее состав виды или трофические уровни. В настоящее время теория компартментальных систем интенсивно разрабатывается.

Рассмотрим простейшую матричную модель. Пусть ресурсы питания и место обитания популяции неограничены. Однако размножение в популяции носит сезонный характер и изменение численности происходит в определенные моменты времени t_1, t_2, \dots, t_n . Разобьем популяцию на возрастные группы от только что родившихся особей до самых старых, включив в каждую группу особей определенного возраста. Пусть популяция содержит n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, в момент t_0) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$X(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \vdots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}, \quad (2.4.1)$$

где $x_1(t_0)$ – численность первой возрастной группы, $x_2(t_0)$ – численность второй возрастной группы и т.д.

Вектор $X_1(t)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени, например через год, будет связан с вектором $X_0(t)$ с помощью некоторой матрицы перехода L : $X_1(t) = LX_0(t)$. Установим вид этой матрицы.

Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут $k, k+1, \dots, k+p$. Предположим, что за промежуток времени от t_0 до t_1 особи i -й группы переходят в группу $i+1$, от группы $k, k+1, \dots, k+p$ появляется потомство, а часть особей (вообще говоря, от всех групп) погибает.

Составим вектор $X_1(t_1)$. Его первая компонента $x_1(t_1)$ есть численность особей, родившихся в промежуток от t_0 до t_1 . Эта численность равна сумме потомств от всех репродуктивных возрастных групп. Будем считать, что численность потомства от отдельной группы пропорциональна численности этой группы. Тогда потомство от i -й группы равно $\alpha_i x_i(t_0)$, где α_i – коэффициент пропорциональности. Все потомство, появившееся в промежуток от t_0 до t_1 , равно сумме $\sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0)$. Итак,

$$\begin{aligned} x_1(t_1) &= \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) = \alpha_k x_k(t_0) + \\ &+ \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0). \end{aligned}$$

Вторая компонента получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находящихся в момент времени t_0 в первой группе, во вторую. Вторая – возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента $x_2(t_1)$ равна не всей численности $x_1(t_0)$, а только некоторой ее части $\beta_1 x_1(t_0)$, где $0 < \beta_1 < 1$.

Аналогично получается третья компонента (она равна $\beta_2 x_2(t_0)$) и все остальные. Для простоты предположим, что все особи, находящиеся в момент t_0 в последней возрастной группе, к моменту t_1 погибнут. Поэтому последняя компонента вектора $X(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые к моменту t_1 перешли из предыдущей возрастной группы и еще не погибли:

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0), \text{ где } 0 < \beta_n < 1.$$

Коэффициенты α_i и β_i отражают внутренние особенности популяции. Первые из них – коэффициенты рождаемости, вторые – коэффициенты выживания.

Таким образом, вектор $X(t_1)$ равен

$$X(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}. \quad (2.4.2)$$

Легко видеть, что вектор $X(t_1)$ получается умножением вектора $X(t_0)$ на матрицу

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & \dots & \alpha_{k+p} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & \dots & & & & & & & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & & & & & & & & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

По диагонали матрицы стоят нули; под диагональными элементами стоят соответственно $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_{n-1}$; в первой строке на месте элементов с номерами $k, k+1, \dots, k+p$ стоят соответственно $\alpha_k, \alpha_{k+1}, \dots, \alpha_{k+p}$. Все остальные элементы этой матрицы равны нулю. Если разбиение на возрастные группы проведено так, что к воспроизводству потомства способны все группы, включая первую и последнюю, то в соответствующей матрице L все элементы первой строки будут отличны от нуля. Таким образом,

$$X(t_1) = LX(t_0).$$

Рассматривая следующий момент t_2 , мы применим к вектору $X(t_1)$ те же рассуждения и получим

$$X(t_2) = LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2X(t_0).$$

Аналогично

$$X(t_k) = LX(t_{k-1}) = \underbrace{LL \dots L}_{k \text{ раз}} X(t_0) = L^k X(t_0). \quad (2.4.3)$$

Из последней формулы видно, что, зная структуру матрицы и начальное состояние популяции (вектор-столбец $X(t_0)$), можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени.

Матрица L – квадратная с $n+1$ строками и столбцами, поэтому она имеет $n+1$ собственных чисел и собственных векторов. Элементы L суть положительные числа либо нули, так как ни α_i , ни β_i не могут принимать отрицательных значений. Можно показать, что в этом случае наибольшее собственное число и все координаты соответствующего ему собственного вектора также положительны и имеют определенный экологический смысл. А именно главное собственное число дает скорость, с которой возрастает размер популяции, когда ее возрастная структура стабилизировалась.

Для того чтобы матрица Лесли была неразложима, т.е. никакой перестановкой строк и соответствующих столбцов не могла быть приведена к виду

$$L = \begin{vmatrix} A & 0 \\ C & B \end{vmatrix},$$

где A и B – квадратные подматрицы, необходимо и достаточно, чтобы $\alpha_n \neq 0$. Биологически это условие означает, что в качестве n -й возрастной группы выступает не максимально возможный, а наиболее репродуктивный возраст особей. Характеристическое уравнение системы (2.4.3) имеет вид

$$\begin{aligned} P(\lambda) = \|L - \lambda E\| &= \lambda^n - \alpha_1 \lambda^{n-1} - \alpha_2 \beta_1 \lambda^{n-1} - \\ &- \alpha_3 \beta_1 \beta_2 \lambda^{n-3} - \dots - \alpha_n \prod_{i=1}^{n-1} \beta_i = 0, \end{aligned} \quad (2.4.4)$$

где E – единичная матрица.

Матрица Лесли неотрицательна и неразложима, и потому характеристическое уравнение (2.4.4) имеет действительное положительное характеристическое число, максимальное среди всех характеристических чисел и являющееся простым корнем этого

уравнения (Маркус, Минк, 1972). Это число и есть главное собственное число матрицы. Кроме того, так как $\alpha_n \neq 0$, уравнение (2.4.4) не имеет нулевых корней. Из этих условий следует, что асимптотическое решение системы (2.4.3) для достаточно больших k будет определяться собственным числом λ_1 (максимальным из всех) и соответствующим ему собственным вектором b_1 матрицы Лесли

$$X(k) = c_1 b_1 \lambda_1^k,$$

где c_1 – некоторая постоянная, зависящая от координат начального распределения вектора $X(0)$.

Если $\lambda_1 > 1$, то популяция растет ($X(k)$ увеличивается с ростом k); если $\lambda_1 < 1$, то популяция гибнет (стареет); наконец, если $\lambda_1 = 1$, то общая численность популяции асимптотически стремится к постоянной величине. Можно показать, что $p_1(1) < 0$ эквивалентно выражению $\lambda_1 > 1$, т.е. условию роста популяции, аналогично $p(1) > 0$ соответствует гибели, а $p(1) = 0$ – стационарной численности популяции. Таким образом, по виду матрицы L без определения максимального собственного значения λ_1 можно делать качественные выводы о характере моделируемой популяции во времени.

Для иллюстрации применения матричных моделей популяций рассмотрим простейший пример, предложенный Уильямсом (1967). Рассматривается модель

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста, что отражено в вектор-столбце в правой части уравнения. Каждое животное старшего возраста, прежде чем умереть, успевает произвести в среднем 12 потомков; каждое животное среднего возраста, прежде чем умереть или перейти в следующий возрастной класс (вероятности этих событий одинаковы), производит в среднем 9 потомков. Молодые животные не производят потомства и с вероятностью $1/3$ попадают в среднюю возрастную группу.

По прошествии одного временного интервала в популяции будет уже 12 самок младшего возраста:

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Повторное применение модели, когда вектор для предшествующей популяции умножается на коэффициенты размножения и выжива-

ния, дает следующие результаты:

$$\begin{bmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix};$$

$$\begin{bmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix};$$

$$\begin{bmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{bmatrix}.$$

и т.д.

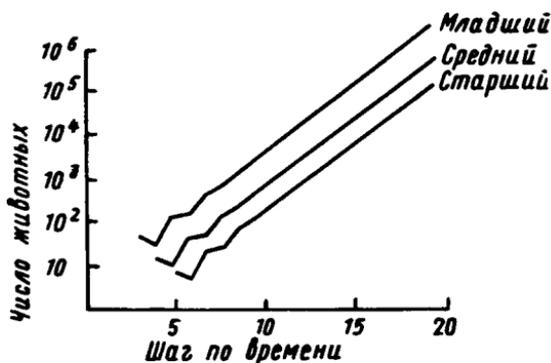


Рис. 2.17. Численность самок младшего, среднего и старшего возраста от времени (Джефферс, 1981)

На рис. 2.17 в логарифмическом масштабе нанесены численности каждой из возрастных групп для первых 20 временных интервалов. Начиная с некоторого момента времени (t_{10}), до которого наблюдаются колебания численностей, предсказанные численности экспоненциально возрастают, причем соотношение между численностями животных младшего, среднего и старшего возрастов остается постоянным. Главное собственное число в нашем случае равно 2, т.е. за каждый временной интервал размер популяции удваивается. Главное собственное число λ_1 и собственный вектор матрицы b_1 можно найти из графика зависимости логарифма размера популяции от времени — наклон этого графика после достижения устойчивой структуры популяции равен $\ln \lambda_1$ — собственной скорости естественного прироста. Соответствующий главному собственному числу собственный вектор отражает устойчивую возрастную структуру популяции и

в нашем случае равен

$$b_1 = \begin{bmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Главное собственное число позволяет оценить максимальную интенсивность промысла, который допустим в данной популяции и не приводит к уменьшению ее численности. Если H – доля особей в процентах, изымаемых из популяции, то число особей, которых необходимо изъять из популяции, чтобы ее размер стал равен исходному, составляет

$$H = 100 \left(\frac{\lambda_1 - 1}{\lambda_1} \right).$$

Приведенный пример страдает таким же недостатком, что и детерминистическая экспоненциальная модель роста популяции (2.1.1): мы допускаем, что популяция может неограниченно расти. Более реалистическая модель должна учитывать, что все элементы матрицы L являются некоторыми функциями размера популяции.

Примеры матричных моделей, служащих для изучения структуры популяций различных растительных и животных организмов, а также круговорота питательных веществ в экосистемах, можно найти в книге Джефферса (1981). В последние годы разработано большее число матричных моделей различных биоценозов. Это обусловлено преимуществами матричной алгебры – одного из мощных и действенных инструментов современной математики. Аппарат матричной алгебры позволяет компактно записывать уравнения и выражения, облегчает запоминание этих выражений, существенно упрощает процедуру нахождения решений сложных задач. Кроме того, машинные языки высокого уровня имеют удобные инструкции для выполнения матричных вычислений. Несмотря на громоздкость матричных вычислений, их обычно легче запрограммировать, чем расчеты по динамическим моделям.

Выше мы остановились на биологической интерпретации главного собственного числа и соответствующего ему собственного вектора матриц. Остальные собственные числа и собственные векторы могут характеризовать устойчивость и колебательные тенденции в моделях. Обстоятельный разбор этих вопросов можно найти в книге Свирежева и Логофета (1978). В частности, показано, что достаточным условием для существования периодических изменений общей численности служат выражения

$$\lambda_1 > \max\{\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_{n-1}\}.$$

или

$$\lambda_1 < \min\{\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_{n-1}\},$$

(2.4.5)

где β_i – элементы матрицы L , стоящие под главной диагональю (см.(2.4.2)).

Таким образом, существование периодичности зависит от временного шага модели. Если в популяции не наблюдается колебаний, следует рассматривать достаточно крупные возрастные группы с ненулевой рождаемостью. В то же время для популяций, жизненный цикл которых заканчивается единственным репродуктивным актом ($\alpha_1 = \alpha_2 = \dots = \alpha_{n-1} = 0$, $\alpha_n \neq 0$), модель Лесли может дать только асимптотически циклические траектории, соответствующие колебаниям общей численности.

Примеры применения модели Лесли для описания популяций растений приведены в монографии (Розенбург, 1984). Один из них – описание возрастной структуры популяции овсеца Шелли – мелкодерновинного злака северных луговых степей. Модель построена на основании данных наблюдений А.Н. Чебураевой (1977) на 200 площадках $0,5 \times 0,5$ м в Попереченской степи Пензенской обл. Г.С. Розенберг выделяет три группы особей: 1) проростки, прегенеративные и генеративные особи; 2) субсенильные и 3) сенильные.

При построении матрицы L были использованы некоторые общие представления о возрастных особенностях растений. Так, коэффициенты рождаемости α_i при переходе от первой группы (включающей все генеративные состояния) к более "пожилым" и старым растениям должны уменьшаться. В сенильном состоянии при возобновлении вегетации реализуется некоторое очень незначительное число почек. Коэффициенты выживаемости β_i взяты примерно равными (из первой группы во вторую переходит половина особей, из второй в последующую – несколько меньше). Матрица Лесли имеет вид

$$L = \begin{vmatrix} 0,6 & 0,3 & 0,1 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 \end{vmatrix}.$$

Характеристическое уравнение для модели представляет собой полином третьей степени

$$P(\lambda) = \lambda^3 - 0,6\lambda^2 - 0,15\lambda - 0,02 = 0.$$

$P(1) = 0,23 > 0$, что указывает на "старение" данной популяции на наблюдаемом интервале времени. Собственные значения характеристического уравнения равны: $\lambda_1 = 0,814$; $\lambda_2 = -0,107 \pm 0,112i$; где i – мнимая единица. Таким образом, характеристическое уравнение имеет один действительный и два комплексно-сопряженных корня; λ_1 является максимальным корнем этого уравнения, а так как $\lambda_1 < 1$, вывод об "увядании" данной популяции остается без

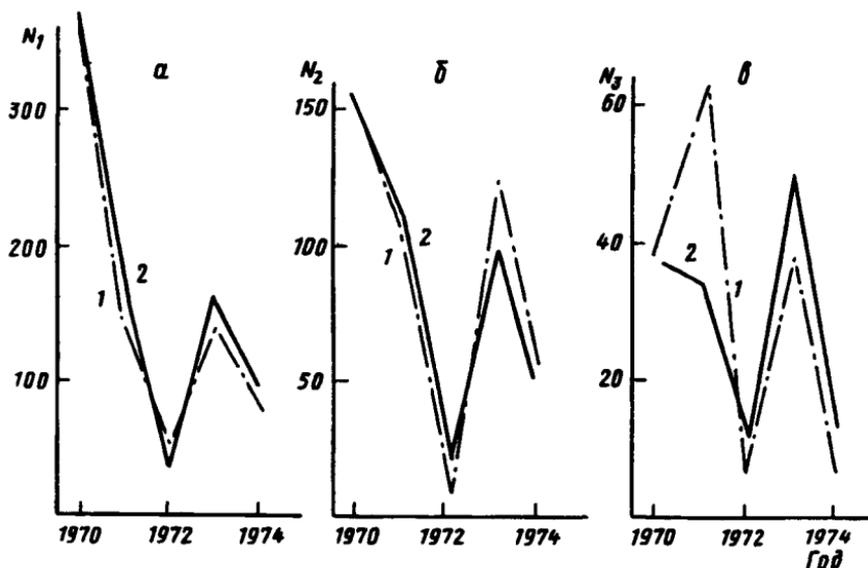


Рис. 2.18. Динамика абсолютной численности ценопопуляции овсеца *Helictotrichon S.* для различных возрастных групп: а – проростки, прегенеративные и генеративные особи, б – субсенильные особи, в – сенильные особи. 1 – эмпирические данные, 2 – прогноз по модели Лесли (Розенберг, 1984)

изменений. Кроме того, в соответствии с условиями (2.4.5) следует ожидать существование колебаний численности овсеца, так как $\lambda_1 > \max(0, 5; 0, 4)$.

Таким образом, модель Г.С. Розенберга объясняет наблюдавшиеся в природе явления – старение популяции овсеца Шелли и наличие колебаний в распределении особей по возрастному спектру в течение ряда лет. На рис. 2.18 показана динамика численности особей для каждой из выделенных возрастных групп. Более удовлетворительный прогноз получается, если учесть зависимость коэффициентов матрицы Лесли от погодных условий.

В рамках модели Лесли была исследована возрастная структура сосны в Шотландии (Usher, 1972). Использование этой модели позволило объяснить периодичность "клеверных годов" (Работнов, 1973) на пойменных лугах р. Оки. Клевер красный (*Trifolium pratense*) и розовый (*Trifolium hybridus*) доминируют здесь в травостое с периодичностью в 5-6 лет. В благоприятные для этих бобовых годы большая часть особей хорошо развита, образует многочисленные генеративные побеги, в течение одного-двух лет завершает свой жизненный цикл и отмирает (т.е. имеет место ситуация: все $\alpha_i = 0$, кроме α_n).

Учет зависимости коэффициентов рождаемости и выживаемости от численности позволяет описать моделями типа Лесли еще

более тонкие эффекты в развитии популяции. Эти вопросы подробно обсуждаются в монографиях (Свирижев, Логофет, 1978; Полуэктов и др., 1980).

2.5. СТОХАСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Рассмотренные нами выше модели популяций были детерминистическими. Однако существуют два аспекта, по которым детерминистическая модель не может служить точным отражением реальных экологических систем. Во-первых, она не учитывает вероятностный характер процессов размножения и гибели; во-вторых, не учитывает случайных колебаний, происходящих в среде во времени и приводящих к случайным флуктуациям параметров моделей. Учет этих факторов приводит к существенному усложнению математического аппарата. Поэтому обычно исследователи стараются строить детерминистические модели, ограничиваясь упоминанием о возможных последствиях учета стохастики. Если детерминистическая модель свидетельствует об устойчивом равновесии, стохастическая модель предскажет длительное выживание. Если детерминистическая модель предсказывает периодические снижения численности одного или нескольких видов, стохастическая модель предскажет некоторую положительную вероятность вымирания этих видов. Наконец, если детерминистическая модель не выявляет равновесия или равновесие неустойчивое, стохастическая модель предскажет высокую вероятность вымирания.

Вероятностное описание процессов размножения и гибели. В качестве простейшего примера рассмотрим вероятностное описание процесса роста популяции с учетом только размножения. При детерминистическом подходе мы считали, что существует определенная скорость размножения ϵ такая, что численность популяции n за время dt увеличивается на $dn = \epsilon n dt$. Это приводит к экспоненциальному закону

$$n = ae^{\epsilon t}.$$

Здесь a – численность популяции в начальный момент времени. Подойдем к процессу размножения с вероятностной точки зрения. Пусть вероятность появления одного потомка у данной особи в интервале времени dt равна ϵdt . Тогда вероятность появления одной новой особи в целой популяции за время dt равна $\epsilon n dt$. Обозначим через $p_n(t)$ вероятность того, что в момент t в популяции имеется ровно n особей. Предположим, что в каждый момент времени может произойти только одно событие, а именно за время dt численность популяции может либо увеличиться на 1, либо остаться неизменной. Размер популяции в момент t можно связать с

размером популяции в момент $t + dt$ с помощью следующих рассуждений. Если число особей в момент $t + dt$ равно n , это означает, что либо в момент t их было $n - 1$ и за время dt появилась еще одна, либо в момент t было n особей и за время dt это число не изменилось. Складывая вероятности, получим соотношение

$$p_n(t + dt) = p_{n-1}(t)\varepsilon(n-1)dt + p_n(t)(1 - \varepsilon ndt). \quad (2.5.1)$$

Отсюда путем перестановки членов и деления на dt получим

$$[p_n(t + dt) - p_n(t)]/dt = p_{n-1}(t)\varepsilon(n-1) - p_n(t)\varepsilon n$$

или

$$\frac{dp_n}{dt} = \varepsilon(n-1)p_{n-1} - \varepsilon np_n. \quad (2.5.2)$$

Это уравнение справедливо при $n > a$ (a - начальная численность популяции). Соответствующее уравнение для $n = a$ имеет вид

$$\frac{dp_a}{dt} = -\varepsilon ap_a, \quad (2.5.3)$$

так как в случае, когда процесс начинается при значении $n = a$, отсутствует член, содержащий p_{n-1} .

Системы дифференциально-разностных уравнений, аналогичных уравнениям (2.5.2), которые можно рассматривать как динамические уравнения для случайного процесса, обычно бывает трудно разрешить в общем виде. Однако в нашем примере это довольно просто. Проинтегрируем уравнение (2.5.3) с учетом того обстоятельства, что $p_a(0) = 1$. Это дает

$$p_a(t) = e^{-\varepsilon at},$$

Затем подставляем $\exp(-\varepsilon at)$ в уравнение для $n = a + 1$, интегрируем, используя начальное условие $p_{a+1}(0) = 0$, и находим

$$p_{a+1}(t) = \varepsilon e^{-(a+1)\varepsilon t}(e^{\varepsilon t} - 1).$$

В свою очередь этот результат подставляем в последующее уравнение, и весь процесс повторяется. После вычисления нескольких последовательных членов можно записать результат в общем виде:

$$p_n(t) = C_{n-1}^{a-1} e^{-n\varepsilon t} (e^{\varepsilon t} - 1)^{n-a}. \quad (2.5.4)$$

Выражение (2.5.4) определяет распределение вероятностей для любого момента времени, заменяющее при вероятностном описании то единственное значение

$$n = \varepsilon e^{\varepsilon t},$$

которое рассматривалось в детерминистической модели.

Выражение (2.5.4) является частным случаем биномиального распределения. Его математическое ожидание и дисперсия записываются следующим образом:

$$m(t) = ae^{ct}, \quad (2.5.5)$$

$$\sigma^2(t) = ae^{2ct}(1 - e^{-ct}). \quad (2.5.6)$$

Легко заметить, что математическое ожидание (2.5.5) совпадает с детерминистическим средним (2.1.2). Таким образом, при большом числе особей детерминистическое описание будет удовлетворительно заменять любую стохастическую модель, в которой основное внимание уделяется нахождению средних значений. Когда же число особей мало, например когда начальный размер популяции составляет всего лишь несколько единиц, дисперсия, т.е. среднее квадратичное отклонение численности отдельно взятой популяции от математического ожидания (2.5.6), может быть довольно значительной. При этом при $t \rightarrow \infty$ коэффициент вариации величины n , равный σ/m , стремится к $1/\sqrt{a}$.

При рассмотрении какой-либо определенной популяции наблюдаем только одно численное значение. График роста обнаружит значительные колебания. Возникает вопрос: каким образом эти колебания связаны с распределением вероятностей? Смысл выражения (2.5.4) состоит в том, что если имеется некоторое большое число популяций и в начальный момент времени $t = 0$ численность каждой из них равна a , то доля этих популяций, имеющих в момент t численность a , теоретически равна $p_n(t)$ с математическим ожиданием $m(t)$ и дисперсией $\sigma^2(t)$. Кривая роста любой отдельно взятой популяции может значительно отклоняться от соответствующей кривой математического ожидания, так что последняя вместе с дисперсией служит показателем случайной флуктуационной изменчивости, характерной для данного процесса.

Рассмотрим теперь более сложный процесс – размножение и гибель особей в популяции. Как и ранее, полагаем, что вероятность появления одного потомка у одной особи в интервале времени Δt равна $\epsilon \Delta t$, поэтому для всей популяции вероятность увеличения ее численности на единицу равна $\epsilon n \Delta t$. Допустим также, что вероятность гибели одной особи составляет $\mu \Delta t$. Вероятность того, что размер популяции в момент $t + \Delta t$ составляет n особей, будет в таком случае представлять собой сумму вероятностей трех событий:

1) в момент времени t было n особей, и за время dt это число не изменилось;

2) в момент t было $n - 1$ особей, за время dt их количество увеличилось на единицу;

3) в момент времени t было $n + 1$ особей, за время dt их количество уменьшилось на единицу. Выражение для $p_n(t + dt)$

принимает вид

$$\begin{aligned}
 p_n(t + dt) &= p_{n-1}(t)\varepsilon(n-1)dt + \\
 &+ p_n(t)(1 - \varepsilon ndt - \mu ndt) + p_{n+1}(t)\varepsilon(n+1)dt, \\
 n &= 1, 2, \dots
 \end{aligned}$$

Эта система уже не решается простым интегрированием, однако применение метода производящей функции (Бейли, 1970) позволяет найти общее решение:

$$p_n(t) = \sum_{j=0}^{\min(a,n)} C_a^j C_{a+n-j-1}^{a-1} g^{a-j} h^{n-j} (1-g-h)^j, \quad (2.5.7)$$

$$n \geq 1$$

где

$$g = \frac{\mu[\exp(\varepsilon - \mu)t - 1]}{\varepsilon(\exp(\varepsilon - \mu)t - \mu)}, \quad h = \frac{\varepsilon g}{\mu}.$$

Таким образом, даже в случае простейшего стохастического процесса размножения и гибели общее выражение для $p_n(t)$ оказывается довольно сложным, и выразить его в явном виде, как правило, не удастся.

Математическое ожидание и дисперсия распределения (2.5.7) имеют вид

$$\begin{aligned}
 m(t) &= ae^{(\varepsilon - \mu)t}, \\
 \sigma^2(t) &= \frac{a(\varepsilon + \mu)}{\varepsilon - \mu} e^{(\varepsilon - \mu)t} [e^{(\varepsilon - \mu)t} - 1]. \quad (2.5.8)
 \end{aligned}$$

Заметим, что, как и в случае простого процесса размножения, математическое ожидание совпадает со значением численности в детерминистической модели, а выражение для дисперсии свидетельствует о том, что имеет место значительная флуктуационная изменчивость.

Рассмотрим случай, когда размножение и гибель уравниваются друг друга, т.е. когда $\varepsilon = \mu$. Математическое ожидание и дисперсию находим из формул (2.5.8), полагая, что $\mu \rightarrow \varepsilon$, и используя во втором выражении правило Лопиталю для раскрытия неопределенности вида $0/0$, получаем

$$\begin{aligned}
 m(t) &= a, \\
 \sigma(t) &= 2at.
 \end{aligned}$$

Первое выражение представляет собой очевидный результат, а именно средний размер популяции сохраняет свое начальное

значение. Второе выражение показывает, что дисперсия размера популяции возрастает пропорционально длительности интервала времени, в течение которого протекает процесс.

Как видно из формулы (2.2.1), детерминистическая модель в тех случаях, когда скорость размножения превышает скорость гибели, предсказывает устойчивое экспоненциальное увеличение размера популяции. Однако в вероятностной модели учитывается, что всегда существует определенная вероятность такого большого числа случаев гибели, при котором популяция полностью вымирает. Таким образом, вероятность вымирания является важной характеристикой вероятностной модели. Обозначим через $p_0(t)$ вероятность того, что в момент времени t не останется ни одной живой особи. Приравняв n нулю, из уравнений (2.5.7) можно найти выражения для этой вероятности в явном виде:

$$p_0(t) = \left\{ \frac{\varepsilon[e^{(\varepsilon-\mu)t} - 1]}{\varepsilon(e^{(\varepsilon-\mu)t} - \mu)} \right\}^a, \quad \varepsilon \neq \mu. \quad (2.5.9)$$

В частном случае, когда $\varepsilon = \mu$, это выражение принимает вид

$$p_0(t) = \left(\frac{\varepsilon t}{\varepsilon t + 1} \right)^a, \quad \varepsilon = \mu. \quad (2.5.10)$$

Вероятность того, что рано или поздно произойдет вымирание популяции, можно найти, полагая $t \rightarrow \infty$. В пределе при $t \rightarrow \infty$ выражения (2.5.9) и (2.5.10) для случаев $\varepsilon < \mu$, $\varepsilon = \mu$, $\varepsilon > \mu$ можно записать следующим образом:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = 1, \quad \varepsilon \leq \mu,$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = \left(\frac{\mu}{\varepsilon} \right)^a, \quad \varepsilon > \mu.$$

Следовательно, если скорость размножения не превышает скорости гибели, вымирание рано или поздно обязательно произойдет. Если же скорость размножения выше скорости гибели, то вероятность вымирания составляет $(\mu/\varepsilon)^a$.

Интересно, что в том случае, когда $\varepsilon = \mu$ и математическое ожидание численности имеет постоянную величину, вероятность полного вымирания все же равна единице. На самом деле в природе происходит следующее. Несколько популяций увеличиваются до очень больших размеров, тогда как большинство популяций вымирают, и в результате сохраняется некоторое постоянное среднее. Изучая эти наиболее многочисленные в ценозе популяции, часто можно ограничиться их детерминистической моделью.

Флуктуации условий среды могут приводить и к изменению характера взаимодействий между отдельными особями, т.е. случайному изменению параметров модели. Для модели экспоненциального роста — это случайные изменения коэффициента естественного прироста, учет которых приводит к уравнению

$$dx/dt = (\varepsilon + y(t))x,$$

где $y(t)$ – случайная величина со средним значением, равным нулю. Будем считать, что $y(t)$ – это "белый шум", т.е. при каждом t случайные величины $y(t)$ имеют одно и то же распределение и между флуктуациями в последовательные моменты нет корреляции. Допущение отсутствия корреляции означает, что флуктуации коррелируют между собой только на протяжении периодов, которые невелики по сравнению с характерным временем системы (в нашей модели $1/\epsilon$). Вероятностное распределение величины имеет среднее значение:

$$m(t) = ae^{\epsilon t},$$

равное соответствующему значению в отсутствие флуктуации факторов среды. Дисперсия \sum задается выражением

$$\sum(x) = a^2 e^{2\epsilon t} (e^{\sigma^2 t} - 1),$$

где σ^2 – дисперсия $y(t)$. Отсюда

$$\sigma/m = (e^{\sigma^2 t} - 1)^{1/2}.$$

Таким образом, с течением времени колебания численности популяции становятся более резкими; это значит, что детерминистическая система (3.2.1) не имеет стационарного состояния. Можно показать (Свирижев, Логофет, 1978), что при $\epsilon < \sigma^2$ вероятность вырождения со временем увеличивается, стремясь в пределе к единице – популяция вероятностно неустойчива, т.е. достаточно длительное воздействие возмущений с большой вероятностью может привести к ее гибели. При $\epsilon > \sigma^2$ вероятность вырождения уменьшается, и при $t \rightarrow \infty$ стремится к нулю – популяция в этом смысле устойчива.

Из полученного результата следуют более жесткие ограничения на коэффициент естественного прироста, чем из детерминистической модели. В самом деле, в последней для невырождения популяции достаточно, чтобы среднее значение коэффициента ϵ было положительным, в то время как в стохастической модели этого недостаточно – нужно, чтобы $\epsilon > \sigma^2 > 0$.

Учет влияния случайных возмущений на логистический рост популяции (Свирижев, Логофет, 1978), а также рассмотрение более общих случаев (Левин, 1970; Мэй, 1971) показывают, что следствием учета случайных факторов в математических моделях теории популяций (и в теории биологических сообществ тоже) являются более жесткие требования к параметрам системы, которые обеспечивают ее устойчивость. Область устойчивости, полученная по какому-либо критерию на основании стохастической модели, как правило, бывает уже аналогичной области для детерминированной модели.

В целом видно, что детерминированная модель гораздо более проста и наглядна, но не дает сведений о том, насколько кривая роста той или иной популяции под действием случайных величин может на самом деле отклоняться от теоретической кривой, задаваемой этой моделью. Детерминистическая модель также не позволяет оценить вероятность случайного вырождения популяции. Однако, поскольку при возрастании численности случайные величины, характеризующие численности популяций, сходятся по вероятности к своим средним значениям, то поведение популяций с достаточно большой численностью удовлетворительно описываются динамикой средних величин. Поэтому для сообществ, численность которых велика, применимо детерминистическое описание.

2.6. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДА

Одна из важных задач – временное поведение численности вида в пространстве, может быть решена в терминах распространения концентрационной волны в системах с диффузией. В популяционной генетике к такой задаче приводит распространение области занятой особями – носителями доминантного гена. Подобные задачи возникают и в экологии при изучении распространения вида.

Пусть c – концентрация особей определенного вида в точке пространства r в момент времени t .

Рассмотрим дифференциальное уравнение

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} + f(c), \quad (2.6.1)$$

с начальным условием

$$c(0, r) = g(r) = \begin{cases} 1, & r < 0, \\ 0, & r > 0. \end{cases} \quad (2.6.2)$$

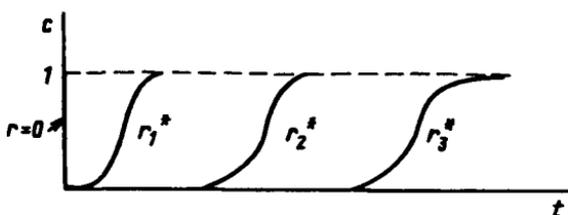


Рис. 2.19. Профиль плотности $c(r)$ в зависимости от координаты r в последовательные моменты времени

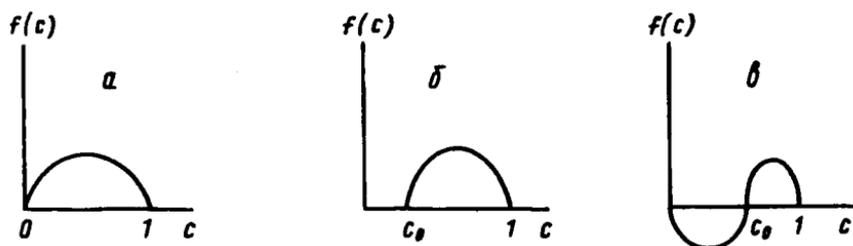


Рис. 2.20. Различные типы функций $f(c)$ в уравнении (2.6.1).
Пояснения в тексте

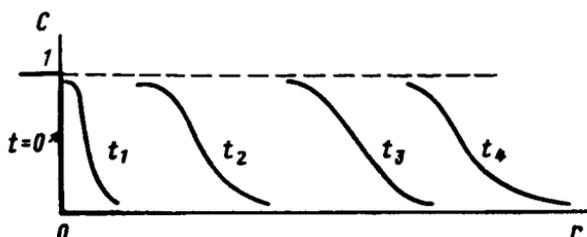


Рис. 2.21. Вид функции $c(t)$ в зависимости от времени в фиксированных точках пространства

Начальное условие такого вида означает, например, что обширная территория (в одномерном случае – полупрямая $r < 0$) занята доминантным геном (или видом), концентрация которого близка к единице. В начальный момент времени область, где $c = 1$, имеет резкую границу, и при всех $r > 0$ концентрация $c = 0$. При $t = 0$ начинается распространение "волны" ненулевых концентраций вида в область $r > 0$, которое является следствием взаимодействия двух процессов: случайного перемещения особей (диффузии частиц) и размножения, описываемого функцией $f(c)$. Эти процессы ведут к перемещению области плотностей, близких к единице с возрастанием t слева направо. Примерная картина профиля плотности c в зависимости от координаты r в равные моменты времени изображена на рис. 2.19. В начальный момент времени $t_0 = 0$ кривая имеет вид ступеньки. С течением времени фронт волны перемещается вправо, причем его форма со временем приближается к определенной предельной кривой. А.Н.Колмогоров, И.Г.Петровский, Н.С.Пискунов в работе "Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме" (1937) решили задачу о предельной скорости перемещения фронта волны и определили предельную форму фронта. В качестве функции $f(c)$ в этой работе рассматривали функцию, равную нулю при $c = 0$ и $c = 1$ и положительную в промежуточных точках. Вид такой функции изображен на рис. 2.20, а. Сделанные относительно $f(c)$ предположения означают, что при малых c концентрация резко

нарастает за счет функции размножения $f(c)$. При c , близких к единице, наступает насыщение. Вид функции $c(t)$ в зависимости от времени в фиксированных точках пространства r^* изображен на рис. 2.21. Продолжительность лаг-периода функции $c(t)$ зависит от координаты r^* и определяется временем, за которое волна концентраций дойдет до данной точки r_i^* . Как только благодаря диффузии малые, но конечные концентрации достигли точки r^* , здесь начинается бурный рост c до значений, близких к единице, в соответствии с функцией $f(c)$. Таким образом, малые концентрации, которые распространяются за счет диффузии, увеличиваются за счет точечной системы. Взаимодействие этих двух процессов приводит к тому, что волна концентрации, близкой к единице, движется слева направо (см. рис. 2.21). В цитированной выше работе установлено, что предельная скорость распространения фронта волны для функции, изображенной на рис. 2.20,а, равна

$$\lambda_0 = 2\sqrt{D \cdot f'(0)}. \quad (2.6.3)$$

Предельная форма кривой плотности дается решением уравнения

$$D \frac{d^2 v}{dz^2} + \lambda_0 \frac{dv}{dz} + f(v) = 0, \quad (2.6.4)$$

обращающимся в нуль при $z = +\infty$ и в единицу при $z = -\infty$. Такое решение $v(z)$ всегда существует и единственно, с точностью до преобразования $z' = z + A$, не меняющего форму кривой.

Уравнение (2.6.4) может быть получено, если искать решение уравнения (2.6.1) в форме

$$c(t, z) = v(r - \lambda t). \quad (2.6.5)$$

Решение вида (2.6.5) называется **автоволновым** и обладает тем свойством, что при изменении t форма кривой, изображающей зависимость $v(t)$, не меняется, а сама эта кривая перемещается слева направо со скоростью λ . Рассматривая v как функцию одного **автоволнового** переменного $z = r - \lambda t$, получим уравнение (2.6.4). Можно показать, что уравнение (2.6.4) имеет решение, удовлетворяющее начальным условиям (2.6.2) лишь при $\lambda = \lambda_0$ (формула (2.6.3)).

Отметим, что за счет множителя $\sqrt{f'(0)}$ скорость распространения волны $\lambda_0 = 2\sqrt{Df'(0)}$ может быть существенно больше, чем скорость, с которой распространяются не очень маленькие концентрации за счет диффузии. Это увеличение скорости распространения происходит вследствие действия "размножителя", который описывается точечной системой.

В ряде моделей возникают функции иного вида, чем изображенные на рис. 2.20,а. Например, функция на рис. 2.20,б описывает

случай, когда размножение частиц начинается не при любой сколь угодно малой концентрации, а только при достижении некоторой достаточно большой концентрации c_0 . Такая функция встречается в ряде моделей химической кинетики, в теории горения, в некоторых моделях передачи сигналов в биологических системах. Случай, изображенный на рис. 2.20, в, встречается в ряде задач популяционной генетики и экологии. Отрицательность функции $f(c)$ при малых c описывает, например, эффект, связанный с тем, что при малой концентрации скорость размножения мала, так как мала частота встреч особей разного пола. Поэтому за счет смертности при малых c скорость изменения численности отрицательна. В случае нелинейностей, изображенных на рис. 2.20, в, когда начальное условие задано "ступенькой" (2.6.2) в распределенной системе тоже распространяется концентрационная волна.

В случае (в) надо еще потребовать, чтобы величина $\int_0^1 f(c)dc$ была положительна, в противном случае будет распространяться область малых значений концентраций. В важном частном случае $f(c) = c(1-c)(c-\mu)$ скорость волны, которая устанавливается при больших t , можно вычислить явно. Оказывается, в этом случае скорость распространения волны равна $\sqrt{D}(1/\sqrt{2} - \mu\sqrt{2})$ (предполагается, что $\mu \in (0, 1/2)$), иначе будет расширяться область малых значений концентраций) (Фрейдлин, 1980).

Выше мы рассмотрели распространение диффузионной волны в одномерном реакторе. Обобщение результата в многомерном случае получено в работе (Arouson, Weinberger, 1978). В целом ряде задач естественно считать, что размножение происходит не всюду в пространстве, а на границе области или на каких-то поверхностях внутри нее. Это приводит к распространению волны в основном вдоль этих границ, или, во всяком случае, распространение волны по всему объему определяется поверхностными явлениями. Такая задача, например, рассмотрена в работе (Freidlin, Sivak, 1979), где построена математическая модель процесса агрегации миксомицетов на поверхности агара. Основной организующий сигнал здесь – волна цАМФ, которая распространяется за счет диффузии и "усиления" волны отдельными миксомицетами. Аналогичная ситуация возникает в океане, где размножение целого ряда видов происходит только в приповерхностном слое. Роль поверхностей меньшей размерности могут также играть реки, вдоль которых имеет место особый режим размножения. Математический учет поверхностных эффектов указанного рода приводит к тому, что в уравнении (2.6.1) нелинейный член принимает вид $\delta_\Gamma(r) \cdot f(c)$, где $\delta_\Gamma(r)$ – δ -функция, размазанная по поверхности Γ . Общее математическое исследование уравнения типа (2.6.1) с нелинейными граничными условиями такого вида проведено в работе (Коростелев, Фрейдлин, 1980). При помощи

метода малого параметра отдельно решается задача о скорости распространения волны и о ее форме.

ЛИТЕРАТУРА

- Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., 1985.
- Бейли Н.* Математика в биологии и медицине. М., 1970.
- Колмогоров А.Н., Петровский Н.Г., Пискунов Н.С.* Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. А. Математика и механика, 1937. Т. 1, № 6. с. 1-16. Вопросы кибернетики. Вып. 12. М., 1975. с. 3-30.
- Маркус М., Минк Х.* Обзор по теории матриц и матричных неравенств. М., 1972.
- Робертс Ф.С.* Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам. М., 1986.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М., 1978.
- Смит Д.М.* Модели в экологии. М., 1976.
- Leslie P.H.* Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika, 1948. Vol. 35.
- May R.M.* When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology // Proc.R. Soc. London, 1986. B. 228, № 1252. P. 241-268.
- Vandermeer J.* On the resolution of chaos in population models // Theoretical population biology. 1982. Vol. 22, № 1. P. 17-27.

МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ ПОПУЛЯЦИЙ

Любой продукционный процесс так или иначе подразумевает взаимодействие отдельных биологических видов между собой. Могут взаимодействовать как биологические виды в собственном смысле этого слова, так и разновидности одного вида, например различные мутанты одного и того же вида микроорганизмов при их культивировании. Эти “виды”, или популяции, по необходимости вступают во взаимоотношения, обусловленные общностью экологической ниши (например, потребляемого субстрата), трофические или топические взаимодействия. Иногда речь идет о взаимодействии особей одного и того же вида на различных стадиях развития (например, имаго и личинки у насекомых), которые в некотором смысле являются конкурентами за субстрат или даже способны пожирать друг друга (каннибализм).

В настоящей главе мы рассмотрим способы описания взаимодействия двух популяций, которые представляют собой некоторые “элементарные единицы” в многомерном пространстве взаимодействий, типичном для любого реального биологического сообщества.

3.1. КЛАССИФИКАЦИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Две популяции могут взаимодействовать между собой множеством различных способов, и последствия этого для двух популяций также могут быть самыми различными. В биологической литературе существует тенденция классифицировать взаимодействия по участвующим в них биологическим процессам. Разнообразие возможных взаимодействий огромно: химические взаимодействия, существующие между бактериями и между планктонными водорослями, различные взаимодействия грибов с другими организмами, симбиоз грибов и водорослей в лишайниках; сукцессии растительных сообществ, связанных, в частности, с конкуренцией за солнечный свет и с эволюцией почв; поразительное разнообразие образа жизни животных, способов добывания пищи и т.п. В такой ситуации всеобъемлющая классификация оказалась бы совершенно необозримой.

Простейший и наиболее естественный в популяционном анализе выход из этого затруднения заключается в том, чтобы классифицировать взаимодействия не по механизмам, а по результатам.

Впервые это попытался сделать Хэснел (1949). Он предложил классификацию, в которой взаимоотношения между двумя видами оценивались как положительные, отрицательные или нейтральные в зависимости от того, возрастает, убывает или остается неизменной численность популяции одного вида в присутствии другого. Такой подход позволяет выделить типы взаимодействий, приведенных в табл. 3.1.

Таблица 3.1

Типы взаимодействий популяций (Полуэктон и др. 1980)

	Тип взаимодействия	Вид		Общий характер взаимодействия
		1	2	
1.	Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не оказывает на другую влияния
2.	Конкуренция, непосредственное взаимодействие	-	-	Прямое взаимное подавление обоих видов
3.	Конкуренция взаимодействие из-за ресурсов	-	-	Опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами
4.	Амменсализм	-	0	Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния
5.	Паразитизм	+	-	Популяция паразита (1) обычно больше, чем популяция хозяина (2)
6.	Хищничество	+	-	Популяция хищника (1) обычно меньше, чем популяция добычи (2)
7.	Комменсализм	+	0	Популяция комменсала (1) получает пользу от объединения с популяцией хозяина (2), для которого это объединение безразлично
8.	Протокооперация	+	+	Взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является облигатным
9.	Мутуализм	+	+	Облигатное взаимодействие, полезное для обеих популяций

Данные типы взаимодействий можно встретить в любом обществе. При этом тип взаимодействия может изменяться в зависимости от условий или на последовательных стадиях их жизненных циклов. Так, в какой-то момент отношения двух видов можно охарактеризовать как паразитизм, в другой – как комменсализм, и, наконец, эти взаимоотношения могут быть полностью нейтральными.

Здесь мы рассмотрим основные из видов взаимодействий, отмеченные в табл. 3.1.

Межвидовая конкуренция (за пищу, места обитания и пр.), ведущая к уменьшению численности обоих видов.

Отношения типа хищник – жертва (или паразит—хозяин), при которых увеличение численности одного вида (хищника) ведет к уменьшению другого вида (жертвы).

Симбиоз, ведущий к увеличению численности обоих видов. И наконец, виды могут занимать совершенно независимые экологические ниши. В таком случае каждый вид можно рассматривать в отдельности. Это дает нам упрощенный вариант классификации взаимодействий (табл. 3.2).

Т а б л и ц а 3.2

Упрощенный вариант классификации типов взаимодействий популяций

		Воздействие вида 1 на вид 2		
		+	0	-
Воздействие вида 2 на вид 1	+	++	+0	+–
	+	0+	00	0–
	–	–+	–0	--

В силу симметрии мы получаем шесть категорий взаимодействий:

- | | |
|---------------------|-------------------|
| 1) ++ симбиоз | 4) 0– амэнсализм |
| 2) +0 комменсализм | 5) -- конкуренция |
| 3) +- хищник—жертва | 6) 00 нейтрализм |

Согласно гипотезам Вольтерра, перечисленным в гл. 1, при взаимодействии хищник—жертва увеличение биомассы вида-хищника, так же как и уменьшение биомассы вида-жертвы, пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению их численностей (биомасс). При рассмотрении конкуренции (взаимное отрицательное влияние) и симбиоза (взаимное положительное влияние) также естественно предположить, что это влияние пропорционально численности каждого из взаимодействующих видов. Учитывая это, все вышеприведенные типы взаимодействий можно описать в рамках гипотез Вольтерра.

Итак, рассмотрим систему двух дифференциальных уравнений, описывающих взаимодействие двух видов:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= c_1x_1 - a_{11}x_1^2 + a_{12}x_1x_2, \\ dx_2/dt &= c_2x_2 + a_{21}x_1x_2 - a_{22}x_2^2. \end{aligned} \quad (3.1.1)$$

Члены типа $a_{ij}x_ix_j$ ($i \neq j, i, j = 1, 2$) соответствуют межвидовому взаимодействию. Если виды конкурируют, коэффициенты a_{ij} отрицательны, если виды – симбионты, то $a_{ij} > 0$. В случае, когда один вид является хищником, а другой – жертвой, коэффициенты a_{12} и a_{21} имеют разный знак. Знак минус при членах типа

$a_{ii}x_i^2$ отражает факт внутривидовой конкуренции. Наконец, линейные члены c_1x_1, c_2x_2 в правых частях уравнений соответствуют свободному размножению видов. Коэффициент c_i положителен, если соответствующий вид размножается (численность его увеличивается), и отрицателен, если вид вымирает (численность его уменьшается) в отсутствие другого вида ($a_{ij} = 0$) и внутривидовой конкуренции ($a_{ii} = 0$). Рассмотрим свойства решений системы уравнений (3.1.1), описывающей конкретные типы взаимодействий.

3.2. ВОЛЬТЕРРОВСКИЕ МОДЕЛИ КОНКУРЕНЦИИ

В случае конкуренции уравнения (3.1.1) примут вид

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(c_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\ dx_2/dt &= x_2(c_2 - a_{21}x_1 - a_{22}x_2). \end{aligned} \quad (3.2.1)$$

Исследуем свойства системы (3.2.1). В первую очередь, приравняв правые части этих уравнений нулю, найдем ее стационарные решения, т.е. возможные в системе двух конкурирующих видов стационарные численности этих видов. Их всего четыре. Первое решение тривиальное:

$$\bar{x}_1^1 = 0, \quad \bar{x}_2^1 = 0.$$

Оно будет неустойчивым узлом при любых значениях коэффициентов системы. Второе решение соответствует нулевой численности вида x_1 :

$$\bar{x}_1^2 = 0, \quad \bar{x}_2^2 = c_2/a_{22}.$$

Исследование на устойчивость показывает, что это решение представляет собой неустойчивую особую точку – седло при $c_1 > a_{12}c_2/a_{22}$ и устойчивый узел при $c_1 < a_{12}c_2/a_{22}$. Такой математический результат указывает, что вид x_1 вымирает в том случае, если скорость его естественного роста c_1 меньше некоторой критической величины c_2a_{21}/a_{22} .

Третье решение соответствует нулевой численности вида x_2 :

$$\bar{x}_1^3 = c_1/a_{11}, \quad \bar{x}_2^3 = 0.$$

Оно является седлом при $c_2 > c_1a_{12}/a_{11}$ и устойчивым узлом при $c_2 < c_1a_{12}/a_{11}$.

Наконец, четвертое стационарное решение соответствует сосуществованию двух видов ненулевой численности:

$$\bar{x}_1^4 = \frac{c_1a_{22} - c_2a_{12}}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}, \quad \bar{x}_2^4 = \frac{c_2a_{11} - c_1a_{21}}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}.$$

Это решение представляет устойчивый узел в том случае, если выполняется соотношение

$$c_1 a_{12} / a_{22} < c_1 < c_2 a_{11} / a_{21}.$$

Определив местоположение особых точек (возможных стационарных численностей видов), рассмотрим фазовый портрет системы (3.2.1). Приравняем правые части уравнений (3.2.1) нулю:

$$\begin{aligned} x_1(c_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2) &= 0 & (dx_1/dt = 0), \\ x_2(c_2 - a_{21}x_1 - a_{22}x_2) &= 0 & (dx_2/dt = 0). \end{aligned}$$

При этом получим уравнения для главных изоклин системы

$$x_2 = -a_{21}x_1/a_{22} + c_2/a_{22}, \quad x_2 = 0$$

- уравнения изоклин вертикальных касательных и

$$x_2 = -a_{11}x_1/a_{12} + c_1/a_{12}, \quad x_1 = 0$$

- уравнения изоклин вертикальных касательных. Точки попарного пересечения изоклин вертикальных и горизонтальных касательных систем представляют собой стационарные решения системы уравнений (3.2.1), найденные нами выше, а их координаты \bar{x}_1^i, \bar{x}_2^i ($i = 1 \div 4$) суть стационарные численности видов рассматриваемого биоценоза.

На рис. 3.1 представлены четыре возможных случая расположения главных изоклин и соответствующих им фазовых траекторий на фазовой плоскости x_1, x_2 . Как видно из рисунков, места расположения особых точек на фазовой плоскости и их устойчивость зависят от соотношений параметров a_{ij}, c_i в системе уравнений (3.2.1). Начало координат (1) - всегда неустойчивый узел. Если

$$c_1/a_{12} > c_2/a_{22}, \quad c_1/a_{11} > c_2/a_{21}, \quad (3.2.2)$$

то выживает лишь вид x_1 , единственная устойчивая стационарная особая точка (3) находится при этом на оси x_1 , а $\bar{x}_2^2 = 0$ (рис. 3.1,а). Если оба неравенства (3.2.2) имеют противоположный смысл (рис. 3.1,б), выживает лишь вид x_2 (2 - устойчивая особая точка). Более интересен случай, представляющий сосуществование двух видов (особая точка 4) (рис. 3.5,в). Здесь неравенства (3.3.2) заменяются соотношениями

$$c_1/a_{12} > c_2/a_{22}, \quad c_2/a_{21} > c_1/a_{11}, \quad (3.2.3)$$

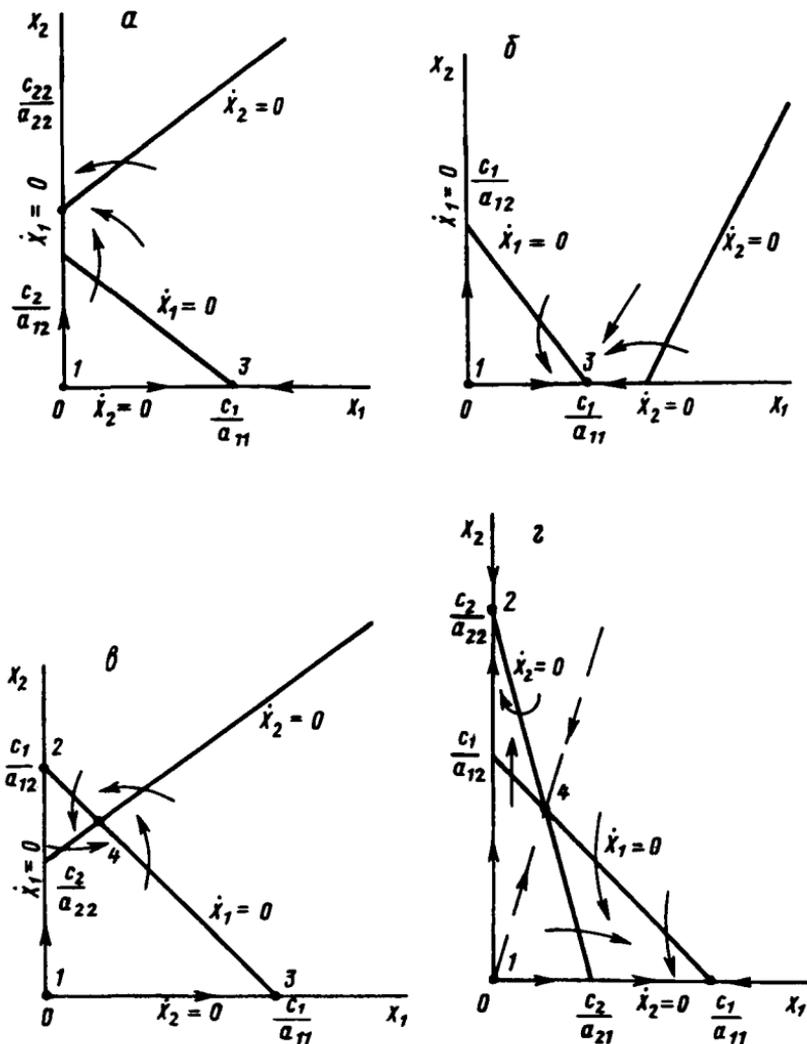


Рис. 3.1. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской модели двух конкурирующих видов при различных соотношениях параметров. а - $c_1/a_{12} > c_2/a_{22}$, $c_1/a_{11} > c_2/a_{21}$; 1, 2 - неустойчивые, 3 - устойчивая особая точка; б - $c_1/a_{12} < c_2/a_{22}$, $c_1/a_{11} < c_2/a_{21}$; 1, 3 - неустойчивые, 2 - устойчивая особая точка; в - $c_1/a_{12} > c_2/a_{22}$, $c_2/a_{21} > c_1/a_{11}$; 1, 2, 3 - неустойчивые, 4 - устойчивая особая точка; г - $c_2/a_{22} > c_1/a_{12}$, $c_1/a_{11} > c_2/a_{21}$; 1, 4 - неустойчивые, 2, 3 - устойчивые особые точки

из которых следует неравенство

$$a_{12}a_{21} < a_{11}a_{22}. \quad (3.2.4)$$

Неравенство (3.2.4) можно интерпретировать следующим образом. Условием устойчивого сосуществования двух видов будет мень-

шая величина произведения коэффициентов межпопуляционного взаимодействия $a_{12}a_{21}$ по сравнению с произведением коэффициентов внутривидового взаимодействия $a_{11}a_{22}$. Иначе говоря, в этом случае чрезмерно разросшаяся популяция сама ограничивает свой рост (коэффициенты a_{ii}), давая тем самым возможность существовать соседней с ней популяции, пользующейся тем же источником питания, местами обитания или вступающей в иные конкурентные взаимоотношения.

Действительно, пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов c_1, c_2 одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет $a_{22} > a_{12}, a_{11} > a_{21}$. Эти неравенства показывают, что увеличение численности одного из конкурентов сильнее подавляет его собственный рост, чем рост другого конкурента. Если численность обоих видов ограничивается, частично или полностью, различными ресурсами, приведенные выше неравенства справедливы. Если же оба вида имеют совершенно одинаковые потребности, то один из них окажется более жизнеспособным и вытеснит своего конкурента.

На этом основан принцип Гаузе, или закон конкурентного исключения. Одна из формулировок этого принципа состоит в том, что два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут сосуществовать в одном месте обитания. Математическое доказательство принципа Гаузе дано в книге В. Вольтера (1976). Этот принцип позволяет объяснить некоторые природные феномены, в частности особенности распространения дарвиновых выюрков на Галапагосских островах (Лэк, 1949).

Еще одна ситуация изображена на рис. 3.1,г. Здесь соотношения между коэффициентами имеют вид

$$\begin{aligned} c_2/a_{22} &> c_1/a_{12}, \\ c_1/a_{11} &> c_2/a_{21} \end{aligned} \quad (3.2.5)$$

и соответственно

$$a_{11}a_{22} < a_{12}a_{21}.$$

Как видно из рис. 3.1,г, особая точка с ненулевыми координатами (4) является неустойчивой (седло). Фазовые траектории в зависимости от начальных условий попадают в точку 2 ($\bar{x}_1 = 0$) или в точку 3 ($\bar{x}_2 = 0$), что соответствует выживанию одного из конкурирующих видов. Существуют лишь два выделенных направления (пунктирные линии), по которым фазовые траектории сходятся в точке 4. Вероятность реализации такого решения равна нулю, даже если в начальный момент времени соотношение численностей видов соответствует точкам сепаратрисы (пунктирная линия) на фазовой плоскости, малейшие флуктуации в ту или иную сторону приводят к вымиранию одного из видов. Вообще

результат конкуренции при соотношении параметров (3.2.5) зависит от начальных условий. Таким образом, в случае, показанном на рис. 3.1,г мы имеем систему триггерного типа.

Модель (3.2.1) предсказывает устойчивое сосуществование двух видов лишь при условии справедливости соотношения между коэффициентами (3.2.4). В остальных случаях выживает лишь один из видов. Данные наблюдений свидетельствуют, что некоторые пары видов в одних местообитаниях встречаются совместно, а в других только по отдельности. Те места обитания, в которых виды встречаются совместно, явно более благоприятны. Простейшее толкование такого рода наблюдений в рамках вышеизложенной модели заключается в следующем. В благоприятных условиях межпопуляционное взаимодействие, отражаемое в модели коэффициентами $a_{12}a_{21}$, играет меньшую роль, чем явление самоограничения роста каждого из взаимодействующих видов (коэффициенты a_{11}, a_{22}). Это ведет к выполнению соотношения (3.2.4) и, следовательно, устойчивому сосуществованию двух видов. В суровых же условиях "все силы уходят на борьбу с соперником" (a_{11}, a_{22} малы по сравнению с a_{12}, a_{21}), и тогда выживает сильнейший.

Конкуренция двух видов – один из немногих экологических феноменов, для изучения которых ставились многочисленные лабораторные эксперименты на самых различных организмах. Обычно выбирают два близкородственных вида и выращивают их по отдельности и вместе в строго контролируемых условиях. Через определенные промежутки времени производят полный или выборочный учет численности популяции. Регистрируют данные по нескольким повторным экспериментам, а затем анализируют их. Такого рода исследования проводили на простейших (в частности, на инфузориях), на многих видах жуков, принадлежащих к роду *Tribolium*, на дрозофилах, пресноводных ракообразных (дафниях). Подробное описание и критический анализ этих экспериментов можно найти в книге М. Уильямсона (1975). Для некоторых из них построены математические модели, в большинстве случаев основанные на уравнениях типа Вольтерра. Так, уравнениями вида (3.2.1) достаточно хорошо описываются результаты классических экспериментов Г.Ф. Гаузе (1934). В последнее время проведены интересные эксперименты по исследованию межвидовой конкуренции на микробных популяциях в условиях непрерывного культивирования (Печуркин, 1978; Абросов; Ковров, 1977, Абросов, Черепанов, 1984). На результатах этих экспериментов и соответствующих математических моделях мы остановимся подробнее в гл. 6.

Данных об устойчивой конкуренции в природных условиях пока еще очень мало. Во многом это обусловлено сложностью проведения строгого эксперимента в полевых условиях. Однако результаты работ Рейнольдса по планариям разных видов

(Reynoldson, Davies, 1970) свидетельствуют, что между этими организмами имеет место конкуренция, ведущая к уменьшению численности обоих видов. Об этом же свидетельствуют эксперименты Понтин (Pontin, 1969) на двух видах муравьев.

Модель конкуренции (3.2.1) имеет недостатки, в частности из нее следует вывод, что сосуществование двух видов возможно лишь в том случае, если их численность ограничивается разными факторами. Однако эта модель не дает никаких указаний, насколько велики должны быть эти различия для обеспечения длительного существования. Модель подразумевает, что любого различия в соответствующих экологических потребностях достаточно, чтобы виды сосуществовали. Но для длительного сосуществования в изменчивой среде необходимо различие, достигающее определенной величины.

3.3. ВОЛЬТЕРРОВСКИЕ МОДЕЛИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ТИПА ХИЩНИК—ЖЕРТВА

Для взаимоотношений двух видов типа хищник—жертва или паразит—хозяин система уравнений (3.2.1) может быть записана в виде

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(c_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\ dx_2/dt &= x_2(c_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2). \end{aligned} \quad (3.3.1)$$

Здесь в отличие от (3.2.1) знаки $(-a_{12})$ и $(+a_{21})$ разные. Как и в случае конкуренции (система уравнений (2.2.1)), начало координат (1) для этой системы является особой точкой типа “неустойчивый узел”. Три других возможных стационарных состояния:

$$\bar{x}_1^{(2)} = 0, \quad \bar{x}_2^{(2)} = c_2/a_{22}; \quad (3.3.2)$$

$$\bar{x}_1^{(3)} = c_1/a_{11}, \quad \bar{x}_2^{(3)} = 0; \quad (3.3.3)$$

$$\bar{x}_1^{(4)} = \frac{c_1 a_{22} - c_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} + a_{21} a_{12}}, \quad \bar{x}_2^{(4)} = \frac{c_2 a_{11} + c_1 a_{21}}{a_{11} a_{22} + a_{21} a_{12}}. \quad (3.3.4)$$

Биологический смысл требует положительности величин \bar{x}_1, \bar{x}_2 . Для выражения (3.3.4) это означает, что

$$c_1 a_{22} > c_2 a_{12}. \quad (3.3.5)$$

В случае, если коэффициент внутривидовой конкуренции хищников $a_{22} = 0$, условие (3.3.5) приводит к условию $c_2 < 0$, т.е. коэффициент естественного прироста хищника в такой системе

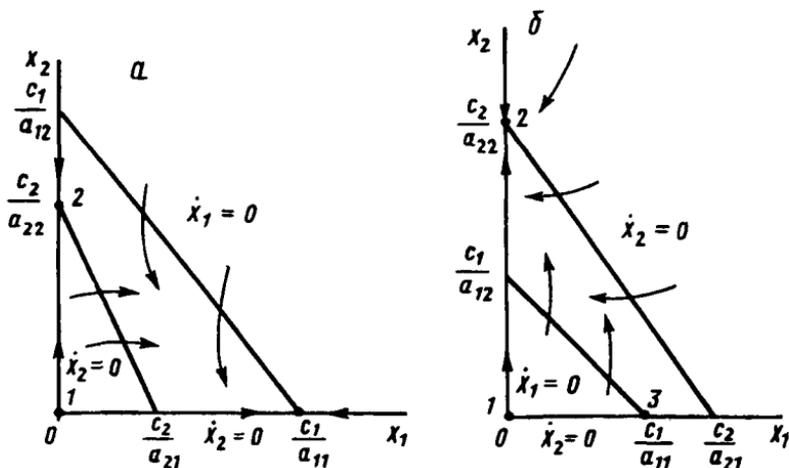
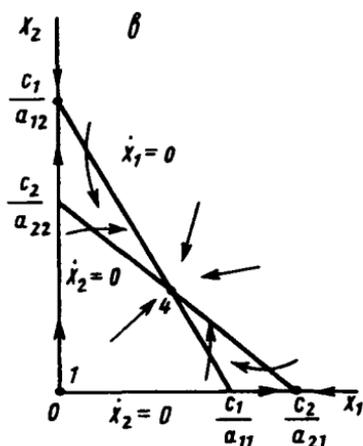


Рис. 3.2. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской системы хищник-жертва при разном соотношении параметров. а - $c_2/a_{22} > c_1/a_{12}$, 1, 3 - неустойчивые, 2 - устойчивая особая точка; б - $c_1/a_{11} < c_2/a_{22}$, 1 - неустойчивая, 3 - устойчивая особая точка; в - $c_1/a_{12} > c_2/a_{22}$, 1, 2, 3 - неустойчивые, 4 - устойчивая особая точка



должен быть отрицательным. Таким образом, в системе (3.3.4) при условии (3.3.5) в отсутствие жертв хищник вымирает.

Возможные типы фазовых портретов для системы уравнений (3.3.1) представлены на рис. 3.2, а-в. Изоклины горизонтальных касательных представляют собой прямые

$$x_2 = -a_{21}x_1/a_{22} + c_1/a_{22}, \quad x_2 = 0,$$

а изоклины вертикальных касательных - прямые

$$x_2 = -a_{11}x_1/a_{12} + c_2/a_{12}, \quad x_1 = 0.$$

Из рис. 3.2 видно следующее. Система хищник-жертва (3.3.1) может иметь устойчивое положение равновесия, в котором популяция жертв полностью вымерла ($\bar{x}_1 = 0$) и остались только хищники

(точка 2 на рис. 3.3,а). Очевидно, такая ситуация может реализоваться лишь в случае, если кроме рассматриваемого вида жертв x_1 хищник x_2 имеет дополнительные источники питания. Этот факт в модели отражается положительным членом в правой части уравнения для x_2 . Особые точки (1) и (3) (рис. 3.2,а) являются неустойчивыми. Вторая возможность – устойчивое стационарное состояние, в котором популяция хищников полностью вымерла и остались одни жертвы – устойчивая точка (3) (рис. 3.2,б). Здесь особая точка (1) – также неустойчивый узел.

Наконец, третья возможность – устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы (рис. 3.2,в), стационарные численности которых выражаются формулами (3.3.4). Рассмотрим этот случай подробнее.

Предположим равенство нулю коэффициентов внутривидовой конкуренции ($a_{ii} = 0, i = 1, 2$). Предположим также, что хищники питаются только жертвами вида x_1 и в отсутствие их вымирают со скоростью c_2 (в (3.3.5) $c_2 < 0$). Простейшая математическая модель, описывающая этот случай, является, по-видимому, самой известной из всех моделей математической экологии. Это так называемая модель Вольтерра хищник—жертва, на которой впервые была показана возможность эндогенных колебаний численностей популяций биологического сообщества (Вольтерра, 1931).

Проведем подробное исследование этой модели, воспользовавшись обозначениями, наиболее широко принятыми в литературе. Переобозначим

$$\begin{aligned} x_1 = N_1; \quad x_2 = N_2; \quad c_1 = \varepsilon_1; \quad \lambda_{12} = \gamma_1, \\ c_2 = \varepsilon_2; \quad a_{21} = \gamma_2; \quad \varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0. \end{aligned}$$

Система хищник—жертва в этих обозначениях имеет вид

$$\begin{aligned} dN_1/dt = \varepsilon_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2, \\ dN_2/dt = -\varepsilon_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2. \end{aligned} \quad (3.3.6)$$

Свойства решений системы (3.3.6) будем исследовать на фазовой плоскости $N_1 O N_2$. Система имеет два стационарных решения. Их легко определить, приравняв нулю правые части системы. Получим

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2 = 0, \\ -\varepsilon_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 = 0. \end{aligned}$$

Отсюда стационарные решения

$$\begin{aligned} \bar{N}_1^{(1)} = 0; \quad \bar{N}_2^{(1)} = 0; \\ \bar{N}_1^{(2)} = \varepsilon_2/\gamma_2; \quad \bar{N}_2^{(2)} = \varepsilon_1/\gamma_1. \end{aligned}$$

Рассмотрим подробнее второе решение. Найдем первый интеграл системы (3.3.6), не содержащий t . Умножим первое уравнение на γ_2 , второе – на γ_1 и результаты сложим. Получим

$$\gamma_2 dN_1/dt + \gamma_1 dN_2/dt = \varepsilon_1 \gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 \gamma_1 N_2. \quad (3.3.7)$$

Теперь разделим первое уравнение на N_1 и умножим на ε_2 , а второе разделим на N_2 и умножим на ε_1 . Результаты снова сложим:

$$(\varepsilon_2/N_1)dN_1/dt + (\varepsilon_1/N_2)dN_2/dt = -\gamma_1 \varepsilon_2 N_2 + \varepsilon_1 \gamma_2 N_1. \quad (3.3.8)$$

Сравнивая (3.3.7) и (3.3.8), будем иметь

$$\frac{\gamma_1 dN_1}{dt} + \frac{\gamma_2 dN_2}{dt} = \frac{\varepsilon_2/N_1 dN_1}{dt} + \frac{\varepsilon_1/N_2 dN_2}{dt}.$$

Интегрируя, получим

$$\gamma_2 N_1 + \gamma_1 N_2 = \varepsilon_2 \ln N_1 + \varepsilon_1 \ln N_2 + \ln C.$$

Отсюда

$$\begin{aligned} e^{\gamma_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} &= C e^{-\gamma_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1}, \\ e^{\gamma_2 N_1} e^{\gamma_1 N_2} / N_1^{\varepsilon_2} N_2^{\varepsilon_1} &= C. \end{aligned} \quad (3.3.9)$$

Это и есть искомый первый интеграл. Таким образом, система (3.3.6) является консервативной, поскольку имеет первый интеграл движения, величину, представляющую собой функцию переменных системы N_1 и N_2 и не зависящую от времени. Это свойство позволяет конструировать для вольтеровских систем систему понятий, аналогичную статистической механике (см. гл. 5), где существенную роль играет величина энергии системы, неизменная во времени.

При каждом фиксированном $c > 0$ (что соответствует определенным начальным данным) интегралу соответствует определенная траектория на плоскости $N_1 O N_2$, служащая траекторией системы (3.3.6).

Рассмотрим графический способ построения траектории, предложенный самим Вольтерра. Заметим, что правая часть формулы (3.3.9) зависит только от N_2 , а левая – только от N_1 . Обозначим

$$Y = e^{\gamma_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2}, \quad (3.3.10)$$

$$X = e^{-\gamma_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1}. \quad (3.3.11)$$

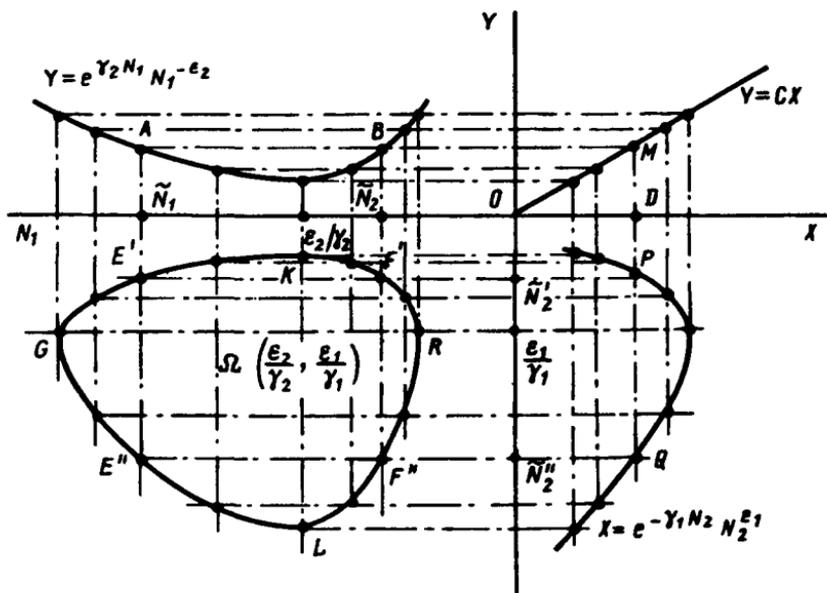


Рис. 3.3. Графическое решение системы уравнений (3.3.6) Вольтерра. Пояснения в тексте

Из (3.3.9) следует, что между X и Y имеется пропорциональная зависимость

$$Y = cX. \quad (3.3.12)$$

На рис. 3.3 изображены первые квадранты четырех систем координат XOY , N_1OY , N_2OX и N_1ON_2 так, чтобы все они имели общее начало координат.

В левом верхнем углу (квадрант N_1OY) построен график функции (3.3.8), в правом нижнем (квадрант N_2OX) – график функции Y . Первая функция имеет \min при $N_1 = \epsilon_2/\gamma_2$, а вторая – \max при $N_2 = \epsilon_1$. Наконец, в квадранте XOY построим прямую (3.3.12) для некоторого фиксированного C .

Отметим точку \tilde{N}_1 на оси ON_1 . Этой точке соответствует определенное значение $Y(\tilde{N}_1)$, которое легко найти, проведя перпендикуляр через \tilde{N}_1 до пересечения с кривой (3.3.10) (см. рис. 3.3). В свою очередь значению $Y(\tilde{N}_1)$ соответствует некоторая точка M на прямой $Y = cX$ и, следовательно, некоторое значение $X(\tilde{N}_1) = Y(\tilde{N}_1)/c$, которое можно найти, проведя перпендикуляры AM и MD . Найденному значению (эта точка отмечена на рисунке буквой D) соответствуют две точки P и G на кривой (3.3.11). По этим точкам, проводя перпендикуляры, найдем сразу две точки E' и E'' , лежащие на кривой (3.3.9). Их координаты: $(\tilde{N}_1, \tilde{N}'_2)$ и $(\tilde{N}_1, \tilde{N}''_2)$. Проводя перпендикуляр AM , мы пересекли

кривую (3.3.10) еще в одной точке B . Этой точке соответствуют те же P и Q на кривой (3.3.11) и те же \tilde{N}'_2 и \tilde{N}''_2 . Координату N_1 этой точки можно найти, опустив перпендикуляр из B на ось ON_1 . Таким образом, мы получим точки F' и F'' , также лежащие на кривой (3.3.9).

Исходя из другой точки \tilde{N}_1 , тем же самым образом получим новую четверку точек, лежащих на кривой (3.3.9). Исключение составит точка $N_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$. Исходя из нее, получим только две точки: K и L . Это будут нижняя и верхняя точки кривой (3.3.9).

Можно исходить не из значений \tilde{N}_1 , а из значений \tilde{N}_2 . Направляясь от \tilde{N}_2 к кривой (3.3.11), поднимаясь затем до прямой $Y = cX$, а оттуда пересекая кривую (3.3.10) также найдем четыре точки кривой (3.3.9). Исключение составит точка $N_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$. Исходя из нее, получим только две точки: G и K . Это будут самая левая и самая правая точки кривой (3.3.9). Задавая разные N_1 и N_2 и получив достаточно много точек, соединив их, приближенно построим кривую (3.3.9).

Из построения видно, что это замкнутая кривая, содержащая внутри себя точку $\Omega = (\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$, исходящая из определенных начальных данных N_{10} и N_{20} . Взяв другое значение C , т.е. другие начальные данные, получим другую замкнутую кривую, не пересекающую первую и также содержащую точку $(\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$ внутри себя. Таким образом, семейство траекторий (3.3.9) есть семейство замкнутых линий, окружающих точку Ω (рис. 3.3). Исследуем тип устойчивости этой особой точки, воспользовавшись методом Ляпунова.

Так как все параметры $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ положительны, точка \bar{N}_1, \bar{N}_2 расположена в положительном квадранте фазовой плоскости. Линеаризация системы вблизи этой точки дает

$$\begin{aligned} dn_1/dt &= -\gamma_2 \bar{N}_1 n_2 = \gamma_2 \varepsilon_2 n_2 / \gamma_1, \\ dn_2/dt &= \gamma_1 \bar{N}_2 n_1 = \gamma_1 \varepsilon_1 n_1 / \gamma_2. \end{aligned} \quad (3.3.13)$$

Здесь $n_1(t)$ и $n_2(t)$ — отклонения от особой точки на фазовой плоскости N_1, N_2 :

$$\begin{aligned} n_1(t) &= N_1(t) - \bar{N}_1, \\ n_2(t) &= N_2(t) - \bar{N}_2. \end{aligned} \quad (3.3.14)$$

Характеристическое уравнение системы (3.3.13)

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -\gamma_2 \varepsilon_2 / \gamma_1 \\ -\gamma_1 \varepsilon_1 / \gamma_2 & -\lambda \end{vmatrix}, \quad \lambda^2 + \varepsilon_1 \varepsilon_2 = 0.$$

Корни этого уравнения чисто мнимые:

$$\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}.$$

Таким образом, исследование системы показывает, что траектории вблизи особой точки представлены концентрическими эллипсами, а сама особая точка — центр (рис. 3.4). Рассматриваемая модель Вольтерра и вдали от особой точки имеет замкнутые траектории, хотя форма этих траекторий уже отличается от эллипсоидальной. Поведение переменных N_1 , N_2 во времени показано на рис. 3.5.

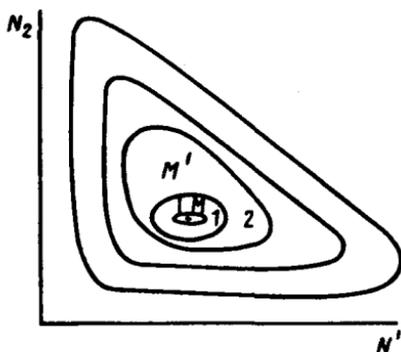


Рис. 3.4. Фазовый портрет системы хищник—жертва (3.3.6). Особая точка типа центр (M)

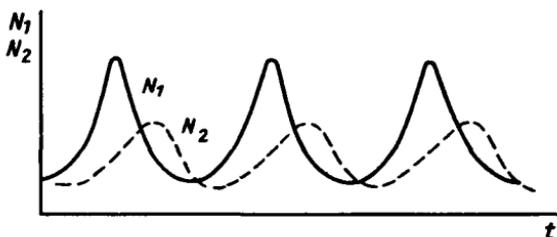


Рис. 3.5. Зависимость численности хищника N_2 и жертвы N_1 от времени

Особая точка типа центр устойчива, но не асимптотически. Покажем на данном примере, в чем это заключается. Пусть колебания $N_1(t)$ и $N_2(t)$ происходят таким образом, что изображающая точка движется по фазовой плоскости по траектории 1 (см. рис. 3.4). В момент, когда точка находится в положении M , в систему извне добавляется некоторое количество особей N_2 , такое, что изображающая точка переходит скачком из точки M в точку M' . После этого, если система снова предоставлена самой себе, колебания N_1 и N_2 уже будут происходить с большими амплитудами, чем прежде, и изображающая точка двигается по траектории 2. Это и означает, что колебания в системе неустойчивы: они навсегда изменяют свои характеристики при внешнем воздействии. В дальнейшем мы рассмотрим модели, описывающие устойчивые колебательные режимы, и покажем, что на фазовой плоскости такие асимптотически устойчивые периодические движения изображаются при помощи предельных циклов.

На рис. 3.6 изображены экспериментальные кривые — колебания численности пушных зверей в Канаде (по данным компании

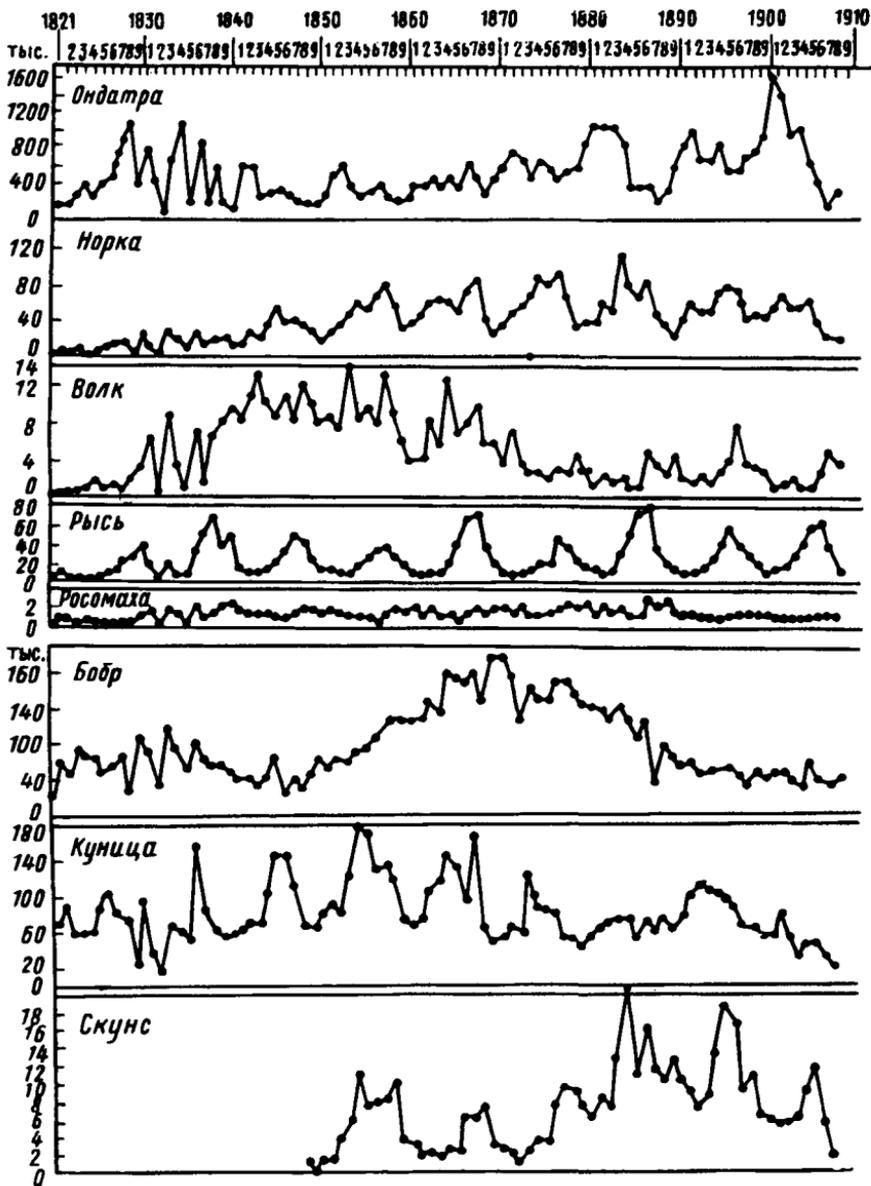


Рис. 3.6. Кинетические кривые численности пушных зверей по данным пушной Компании Гудзонова залива (Сетон-Томсон, 1987)

Гудзонова залива). Эти кривые построены на основании данных по числу заготовленных шкурок. Периоды колебаний численности зайцев (жертв) и рысей (хищников) примерно одинаковы и поряд-

ка 9-10 лет. При этом максимум численности зайцев опережает, как правило, максимум численности рысей на один год.

Форма этих экспериментальных кривых значительно менее правильная, чем теоретических. Однако в данном случае достаточно того, что модель обеспечивает совпадение наиболее существенных характеристик теоретических и экспериментальных кривых, т.е. величин амплитуды и сдвига фаз между колебаниями численностей хищников и жертв. Гораздо более серьезным недостатком модели Вольтерра является неустойчивость решений системы уравнений. Действительно, как уже говорилось выше, любое случайное изменение численности того или другого вида должно привести, следуя модели, к изменению амплитуды колебаний обоих видов. Естественно, что в природных условиях животные подвергаются бесчисленному количеству таких случайных воздействий. Как видно из экспериментальных кривых, амплитуда колебаний численностей видов мало изменяется от года к году.

Модель Вольтерра – эталонная (базовая) для математической экологии в той же мере, в какой модель точечного осциллятора является базовой для классической и квантовой механики. При помощи этой модели на основе очень упрощенных представлений о характере закономерностей, описывающих поведение системы, сугубо математическими средствами было выведено заключение о качественном характере поведения такой системы – о наличии в такой системе колебаний численности популяции. Без построения математической модели и ее использования такой вывод был бы невозможен.

В рассмотренном нами выше самом простом виде, системе Вольтерра присущи два принципиальных и взаимосвязанных недостатка. Их “устранению” посвящена обширная эколого-математическая литература. Во-первых, включение в модель любых, сколь угодно малых, дополнительных факторов качественным образом меняет поведение системы. Второй “биологический” недостаток модели заключается в том, что в нее не включены принципиальные свойства, присущие любой паре взаимодействующих по принципу хищник—жертва популяций: эффект насыщения хищника, ограниченность ресурсов хищника и жертвы даже при избытке жертвы, возможность минимальной численности жертв, доступных для хищника, и пр.

С целью устранения этих недостатков были предложены разными авторами различные модификации системы Вольтерра. Наиболее интересные из них будут рассмотрены в § 3.5. Здесь остановимся лишь на модели, учитывающей самоограничения в росте обеих популяций. На примере этой модели наглядно видно, как может меняться характер решений при изменении параметров системы.

Итак, рассматривается система

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1(\varepsilon_1 - \gamma_{12}N_2 - \gamma_{11}N_1), \\ dN_2/dt &= N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_{21}N_1 - \gamma_{22}N_2). \end{aligned} \quad (3.3.15)$$

Система (3.3.15) отличается от ранее рассмотренной системы (3.3.6) наличием в правых частях уравнений членов вида $-\gamma_{ii}N_i^2$.

Эти члены отражают тот факт, что численность популяции жертв не может расти до бесконечности даже в отсутствие хищников в силу ограниченности пищевых ресурсов, ограниченности ареала существования. Такие же "самоограничения" накладываются и на популяцию хищников.

Для нахождения стационарных численностей видов N_1 и N_2 приравняем к нулю правые части уравнений системы (3.3.15). Решения с нулевыми значениями численностей хищников или жертв не будут нас сейчас интересовать. Поэтому рассмотрим систему алгебраических уравнений

$$\begin{aligned} \gamma_{11}\bar{N}_1 + \gamma_{12}\bar{N}_2 &= \varepsilon_1, \\ \gamma_{21}\bar{N}_1 + \gamma_{22}\bar{N}_2 &= \varepsilon_2. \end{aligned}$$

Ее решение

$$\bar{N}_1 = \frac{\varepsilon_1\gamma_{11} - \varepsilon_2\gamma_{12}}{-\gamma_{11}\gamma_{22} + \gamma_{12}^2}, \quad \bar{N}_2 = \frac{\varepsilon_1\gamma_{11} - \varepsilon_2\gamma_{12}}{\gamma_{12}^2 - \gamma_{11}\gamma_{22}} \quad (3.3.16)$$

дает нам координаты особой точки. На параметры системы здесь следует положить условие положительности стационарных численностей: $\bar{N}_1 > 0$, $\bar{N}_2 > 0$. Корни характеристического уравнения системы, линеаризованной в окрестности особой точки (3.3.16):

$$\lambda_{1,2} = 1/2 \{ -[\varepsilon_1\gamma_{22}(\gamma_{11} - \gamma_{22}) + \varepsilon_2\gamma_{11}(\gamma_{12} + \gamma_{22})] \pm \sqrt{[\varepsilon_1\gamma_{22}(\gamma_{11} - \gamma_{22}) + \varepsilon_2\gamma_{11}(\gamma_{12} + \gamma_{22})]^2 - 4\gamma_{12}\gamma_{21}(\varepsilon_1\gamma_{22} + \varepsilon_2\gamma_{12})(\varepsilon_1\gamma_{21} - \varepsilon_2\gamma_{11})} \}$$

Из выражения для характеристических чисел видно, что если выполнено условие

$$[\varepsilon_1\gamma_{22}(\gamma_{11} - \gamma_{22}) + \varepsilon_2\gamma_{11}(\gamma_{12} + \gamma_{22})]^2 \leq 4\gamma_{12}\gamma_{21}(\varepsilon_1\gamma_{22} + \varepsilon_2\gamma_{12})(\varepsilon_1\gamma_{21} - \varepsilon_2\gamma_{11}) \quad (3.3.17)$$

то численности хищников и жертв совершают во времени затухающие колебания, система имеет ненулевую особую точку -

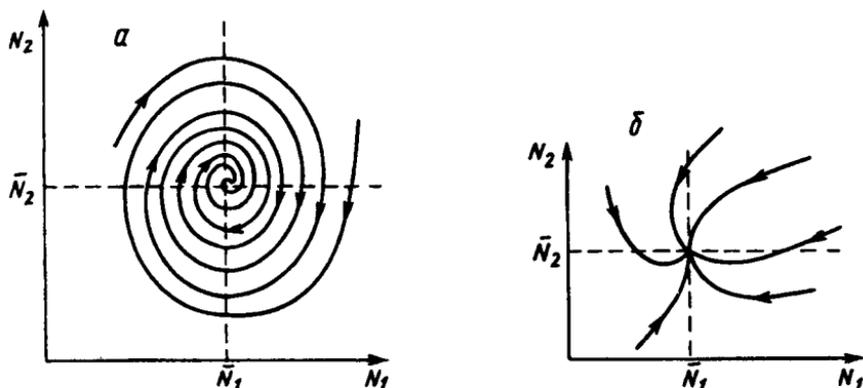


Рис. 3.7. Фазовый портрет системы (3.3.15): а - при выполнении соотношения (3.3.17) между параметрами, б - при выполнении обратного соотношения между параметрами

устойчивый фокус. Фазовый портрет такой системы изображен на рис. 3.7,а.

Допустим, что параметры в неравенстве (3.3.17) так изменяют свои значения, что условие (3.3.17) обращается в равенство. Тогда характеристические числа системы (3.3.15) равны, а ее особая точка будет лежать на границе между областями устойчивых фокусов и узлов. При изменении знака неравенства (3.3.17) на обратный особая точка становится устойчивым узлом. Фазовый портрет системы для этого случая представлен на рис. 3.7,б.

Как и в случае одной популяции, для модели (3.3.6) можно разработать стохастическую модель, но для нее нельзя получить решение в явном виде. Поэтому мы ограничимся общими рассуждениями. Допустим, например, что точка равновесия находится на некотором расстоянии от каждой из осей. Тогда для фазовых траекторий, на которых значения N_1 , N_2 остаются достаточно большими, вполне удовлетворительной будет детерминистическая модель. Но если в некоторой точке фазовой траектории какая-либо переменная не очень велика, то существенное значение могут приобрести случайные флуктуации. Они приводят к тому, что изображающая точка переместится на одну из осей, что означает вымирание соответствующего вида. Таким образом, стохастическая модель оказывается неустойчивой, так как стохастический "дрейф" рано или поздно приводит к вымиранию одного из видов. В такого рода модели хищник в конечном счете вымирает, это может произойти либо случайно, либо вследствие того, что сначала элиминируется популяция его жертвы. Стохастическая модель системы хищник—жертва хорошо объясняет эксперименты Гаузе (Гаузе, 1934), в которых инфузория *Paramecium caudatum* служила жертвой для другой инфузории *Didinium nasutum* - хищника. Ожидавшиеся согласно детерминистическим

уравнениям (3.3.6) равновесные численности в этих экспериментах составляли примерно всего по пять особей каждого вида, так что нет ничего удивительного в том, что в каждом повторном эксперименте довольно быстро вымирали либо хищники, либо жертвы (а за ними и хищники).

Итак, анализ вольтерровских моделей взаимодействия видов показывает, что, несмотря на большое разнообразие типов поведения таких систем, незатухающих колебаний численности в модели конкурирующих видов не может быть вовсе. В модели хищник—жертва незатухающие колебания появляются вследствие выбора специальной формы уравнений модели (3.3.6). При этом модель становится негрубой, что свидетельствует об отсутствии в такой системе механизмов, стремящихся сохранить ее состояние. Однако в природе и в эксперименте такие колебания наблюдаются. Необходимость их теоретического объяснения послужила одной из причин для формулировки модельных описаний в более общем виде. Рассмотрению таких обобщенных моделей посвящен §3.5.

3.4. УЧЕТ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Рассмотрим простейшую вольтерровскую модель хищник—жертва (3.3.6). Для простоты будем считать, что миграция как хищников, так и жертв носит характер случайных блужданий (типа диффузии). Тогда поведение системы можно описать при помощи дифференциальных уравнений параболического типа:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x_1}{\partial t} &= c_1 x_1 - a_{12} x_1 x_2 + \frac{D_1 \partial^2}{\partial r^2 x_1}, \\ \frac{\partial x_2}{\partial t} &= a_{21} x_1 x_2 - c_2 x_2 + \frac{D_2 \partial^2}{\partial r^2 x_2}. \end{aligned} \quad (3.4.1)$$

Здесь x_1 , x_2 - плотность популяций жертв и хищников, D_1 , D_2 - соответствующие коэффициенты "диффузии". Поведение переменных в каждой точке пространства определяется двумя типами процессов: взаимодействием компонентов и их пространственным перемещением.

Периодические и асимптотические решения системы (3.4.1) были изучены Чоу и Тамом (1976). Рассмотрение колебаний малой амплитуды и колебаний вблизи стационарного состояния без ограничений амплитуды показало, что система уравнений Вольтера хищник—жертва для двух популяций в ограниченном ареале имеет периодические пространственно однородные решения, т.е. в такой замкнутой системе наличие миграции не приводит к качественно новым эффектам. Если же ареал не является ограниченным, в системе могут возникать решения в виде движущихся волн.

Решение задачи упрощается, если считать, что задача одномерна, и принять $D_1 = 0$ (т.е. миграция жертв отсутствует). Этот случай реально соответствует ситуации, когда подвижность жертв существенно меньше подвижности хищников.

Введем новые переменные

$$\varphi_1 = c_2 x_1 / a_{21}, \quad \varphi_2 = c_1 x_2 / a_{12}, \quad (3.4.2)$$

уравнения для пространственной модели хищник – жертва без миграции жертв можно записать в виде

$$\partial \varphi_1 / \partial t = c_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2), \quad (3.4.3)$$

$$\partial \varphi_2 / \partial t = D_2 \partial^2 \varphi_2 / \partial r^2 + c_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1). \quad (3.4.4)$$

Здесь r – пространственная переменная. Интегрируя уравнение (3.4.3), находим

$$\varphi_1(t, r) = f_1(r) \exp\left\{c_1 t - c_1 \int_0^t \varphi_2(\tau, r) d\tau\right\}, \quad (3.4.5)$$

где $f_1(r)$ – начальное распределение жертв.

Можно найти асимптотическое решение системы уравнений (3.4.3), (3.4.4) в виде волны, распространяющейся со скоростью v . Для этого введем так называемую автомодельную переменную

$$z = r - vt,$$

где v – скорость распространения “волны”. Примем начальное распределение жертв в виде

$$f_1(r) = a \exp(-b|r|), \quad a, b > 0.$$

Тогда для функции φ_1 имеем выражение

$$\varphi_1 = a \exp\left\{-b\left(r - c_1 t/b\right) + (c_1/v) \int_z^r \varphi_2\left(\frac{r-z'}{v}, r\right) dz'\right\}, \quad (3.4.6)$$

а для φ_2 – интегродифференциальное уравнение

$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 \varphi_2}{\partial r^2} - c_2 \varphi_2 \left\{1 - a \exp\left[-b\left(r - \frac{c_1}{b}t\right) + \frac{c_1}{v} \int_z^r \varphi_2\left(\frac{r-z'}{v}, r\right) dz'\right]\right\}. \quad (3.4.7)$$

Асимптотические решения в виде волны, распространяющейся со скоростью v , можно получить, лишь положив $v = c_1/b$. Пусть функции $\theta_1(z)$ и $\theta_2(z)$ являются асимптотическими решениями задачи, т.е. $\varphi_1(r, t) \rightarrow \theta_1(z)$; $\varphi_2(r, t) \rightarrow \theta_2(z)$ при $t \rightarrow \infty$, $r \rightarrow \infty$. При больших z уравнения (3.4.6), (3.4.7) можно приближенно записать в виде

$$\theta_1(z) = ae^{-bz}, \quad (3.4.8)$$

$$D_2\theta_2'' + v\theta_2' - c_2\theta_2(1 - ae^{-bz}) = 0. \quad (3.4.9)$$

Введя обозначения

$$\kappa = \frac{2}{b} \sqrt{\frac{D_2}{c_2}}, \quad m = \frac{b - 2v}{bD_2}$$

и новую переменную

$$\eta = \frac{2}{b} \sqrt{\frac{ac_2}{D_2}} e^{-bz/2},$$

получим уравнение

$$\eta^2 \frac{d^2\theta_2}{d\eta^2} + m\eta \frac{d\theta_2}{d\eta} + (\eta^2 - \kappa^2)\theta_2 = 0. \quad (3.4.10)$$

Если $m = 1$ и $b^2 = \frac{2\alpha_1}{1-D_2} > 0$, уравнение (3.4.10) совпадает с уравнением Бесселя и его решение имеет вид

$$\theta_2(\eta) = kJ_\kappa(\eta),$$

где J_κ – функция Бесселя первого рода κ -го порядка. Для больших z можно воспользоваться асимптотическим выражением функции Бесселя

$$\theta_2(z) = \frac{k}{\Gamma(\kappa + 1)} \left(\frac{ac_2}{b^2\kappa^2} \right)^{\kappa/2} e^{-\sqrt{(c_2z/\kappa)}}. \quad (3.4.11)$$

Здесь Γ – гамма-функция ($\Gamma(x) = \int_0^\infty t^{x-1} e^{-t} dt$). Выражения (3.4.8), (3.4.11) определяют приближенное асимптотическое решение, имеющее вид волны жертв и хищников, распространяющейся в пространстве со скоростью v .

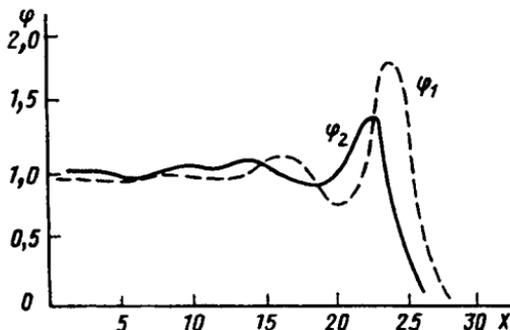
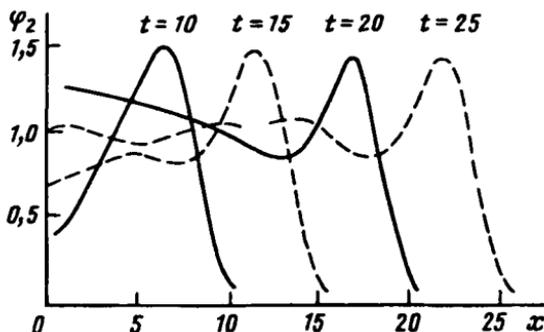


Рис. 3.8. Распределение плотности популяции хищников (φ_2) и жертв (φ_1) в пространстве (Chow, Tam, 1976)

Рис. 3.9. Распределение плотности популяции хищников в пространстве в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв (волна погони)



Точные результаты могут быть получены численно при помощи ЭВМ. На рис. 3.8 представлено распределение плотностей популяции жертв φ_1 и хищников φ_2 в фиксированный момент времени — “волну погони и бегства”, как называли ее Чоу и Там (1976). Рис. 3.9 иллюстрирует формирование волн хищника в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв.

3.5. ОБОБЩЕННЫЕ МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ ВИДОВ

Описывая различные природные и экспериментальные ситуации, разные авторы предлагали большое число моделей, правые части уравнений которых представляли собой некоторые функции численности изучаемых популяций. Вид этих функций определялся, исходя из конкретной экспериментальной ситуации. В связи с этим возник вопрос о выработке некоторых общих критериев, позволяющих установить, какого вида функции могут описать те или иные особенности поведения численности взаимодействующих популяций, в частности устойчивые колебания.

Эти работы развивались по двум направлениям. Представители первого направления, описывая входящие в модельные системы функции, задают лишь качественные особенности этих функций, такие, как положительность, монотонность, отношения типа больше — меньше и т.д. (Колмогоров, 1972; Rosenzweig, 1969).

В рамках второго направления последовательно рассматривались различные модификации системы Вольтерра, получаемые включением в исходную модель различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явными функциями (Холлинз, 1965; Иевлев, 1955; Базыкин, 1985).

Работы, принадлежащие обоим направлениям, имеют свои достоинства и недостатки. В отношении моделей первого типа возможны формулировка и доказательство некоторых утверждений общего характера, касающихся существования состояний равновесия в системе и их локальной устойчивости, но невозможно построение общей картины динамики системы. В частности.

нельзя сделать какие-либо утверждения о характере областей притяжения состояний равновесия и устойчивых предельных циклов. Модели второго типа допускают более полное исследование, но обладают ограниченной общностью.

Синтез обоих направлений подразумевает следующие этапы (Базькин, 1985).

1. Выявление основных биологических факторов и закономерностей, которые следует принимать во внимание при моделировании системы двух взаимодействующих популяций. Подбор математических функций, удовлетворительным образом описывающих эти взаимодействия.

2. Анализ динамических эффектов, к которым приводит учет отдельно взятых факторов.

3. Построение и исследование набора моделей системы взаимодействующих видов, включающих различные комбинации основных биологических факторов, влияющих на динамику системы.

4. Выявление особенностей, общих для различных моделей, и формулировка общих утверждений о структуре динамического поведения в таких системах. В самом общем виде система уравнений взаимодействия двух популяций может быть представлена

$$\begin{aligned} dx/dt &= f_1(x, y), \\ dy/dt &= f_2(x, y). \end{aligned} \quad (3.5.1)$$

Тип отношений между популяциями накладывает на функции f_1 , f_2 определенные условия. Так, если популяции находятся в конкурентных взаимодействиях, выполняются неравенства

$$\partial f_1/\partial x < 0, \quad \partial f_2/\partial y < 0 \text{ для всех } x, y > 0.$$

Наиболее часто используются модели, предполагающие пропорциональную зависимость функций f_1 , f_2 от численностей (плотностей) соответствующих популяций:

$$\begin{aligned} dx/dt &= x \cdot g_1(x, y), \\ dy/dt &= y \cdot g_2(x, y). \end{aligned} \quad (3.5.2)$$

Для различных целей исследования могут быть выбраны два типа условий, накладываемых на функции g_1 , g_2 . Общее аналитическое рассмотрение подразумевает формулировку некоторых условий качественного характера (Полуэктов и др., 1980). Для описания динамики численности конкретных популяций более удобно параметрическое задание g_1 , g_2 . Именно такие явные выражения для функций g_1 , g_2 рассмотрены в работе (Ayala et al., 1973), где экспериментально изучали конкуренцию между различными видами дрозофилы. Было проведено сравнение с экспериментом одиннадцати различных моделей конкуренции. Поскольку такие модели

используются при описании конкуренции самых разнообразных видов, приведем в табл. 3.3 выражения для соответствующих функций g_i , ($i = 1, 2$). Смысл параметров следующий: r_i – естественная скорость роста i -й популяции, k_i – емкость среды i -го вида в отсутствие другого вида, $1/k_i$ – мера внутривидовой конкуренции; a_{ij} – мера межвидовой конкуренции, θ – параметр, учитывающий изменение функции роста в зависимости от плотности; параметры β , γ , δ не имеют точного биологического смысла и учитывают взаимодействия второго порядка.

Таблица 3.3

Различные модели сообщества хищник—жертва
(Полуэктон и др. 1980)

$g_1(N_1)$	$\varphi(N_1)$	$g_2(N_1, N_2)$	Авторы
r_1	$\alpha_{12}N_1$	$-r_2 + \alpha_{21}N_1$	Вольтерра, Лотка
$r_1 - \alpha_1 N_1$	$\alpha_{12}N_1$	$r_2(1 - e^{-\gamma N_1})$	Гаузе
$r_1 - \alpha_1 N_1$	$\alpha_{12}N_1$	$r_2(1 - e^{-\gamma N_1})$	Никольсон-Бейли
r_1	$\alpha_{12}N_1$	$r_2 - \alpha_{21}N_2/N_1$	Пиелоу
r_1	$aN_1/(1 + ahN_1)$	$r_2 - \alpha_{21}N_2/N_1$	Холлинг
r_1	$b(1 - e^{-\gamma N_1})$	$r_2 - \alpha_{21}N_2/N_1$	Ивлев
r_1	$\frac{aN_1}{1 + a(N_1)hN_1}$	$r_2 - \alpha_{21}N_2/N_1$	Рояма
$1 - N_1/K_1$	$\frac{aN_1}{1 + ahN_1}$	$1 - N_2/K_2N_1$	Шимазу и др.
$r_1 - \alpha_1 N_1$	$\alpha_{12}(1 - e^{-\gamma N_1})$	$r_2(1 - \alpha_{21}e^{-\mu N_1})$	Мэй

Ниже рассмотрим более подробно способы модельного описания системы взаимоотношений типа хищник—жертва. Здесь же отметим, что конкуренция как один из важных факторов естественного отбора играет большую роль в эволюции различных видов.

Для взаимоотношений типа хищник—жертва система (3.5.1) примет вид

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= A(x) - B(x, y), \\ dy/dt &= -C(y) + D(x, y). \end{aligned} \quad (3.5.3)$$

Здесь $A(x)$, $C(y)$ – функции, описывающие рождаемость жертвы и смертность хищника в отсутствие другого вида. $B(x, y)$, $D(x, y)$ – функции, характеризующие взаимодействия видов.

Функция $B(x, y)$ описывает скорость выедания жертв в зависимости от плотности популяций жертвы и хищника. Экспериментально показано, что $B(x, y)$ – функция, монотонно возрастающая (во всяком случае неубывающая) по каждому из аргументов.

Часто предполагается, что $B(x, y)$ – величина, пропорциональная численности хищников: $\varphi(x)y$. Модель (3.5.3) тогда может

быть представлена в виде

$$\begin{aligned} dx/dt &= g_1(x) - \varphi(x_1)y, \\ dy/dt &= g_2(x)y. \end{aligned} \quad (3.5.4)$$

Здесь $\varphi(x)$ – скорость выедания жертвы при фиксированной, например единичной, плотности популяции. Эта функция называется трофической функцией хищника или функциональной реакцией хищника на плотность популяции жертвы (Холлинг, 1965).

В модели Вольтерра в качестве трофической выбрана функция sx -линейная, которая означает, что насыщение хищника отсутствует. Эта зависимость может реализоваться только при относительно небольших плотностях жертв.

Виды трофической функции, предлагаемые разными авторами различны, однако все они характеризуются насыщением при больших концентрациях популяции жертв. Так, Иевлевым (1955) (см. табл. 3.3) и Рашевским (1959) предлагается следующий вид зависимости:

$$\varphi(x) = \varphi_{\max}(1 - e^{-\xi x}), \quad (3.5.4)$$

где φ – рацион, т.е. количество пищи, потребляемое хищником в единицу времени, φ_{\max} – максимальный рацион, т.е. рацион при избытке пищи, x – плотность популяции жертвы, или мера количества предъявляемой хищнику пищи, ξ – постоянная, имеющая размерность, обратную плотности популяции.

В микробиологии для описания зависимости скорости потребления микроорганизмами субстрата от его концентрации обычно используется формула Моно (1942)

$$\varphi(x) = bx/(1 + \alpha x). \quad (3.5.5)$$

Эта формула также часто используется в качестве трофической функции. Здесь b выступает в качестве максимального рациона хищника, α – постоянной, по смыслу близкой ξ в предыдущей формуле, $1/\alpha$ – плотность популяции жертв, при которой рацион хищника составляет половину максимального (Базыкин, 1974).

Холлинг предлагает функции

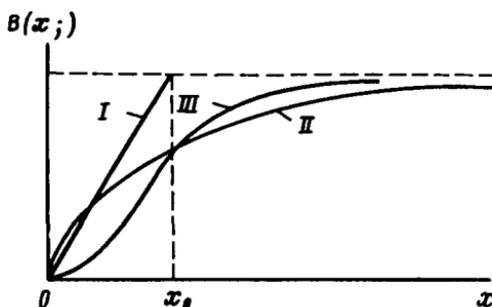
$$\varphi(x) = bx^2/(1 + \alpha x^2),$$

или

$$\varphi(x) = bx^2/(1 + \alpha_1 x + \alpha_2 x^2), \quad (3.5.6)$$

которые описывают некоторую “S-образность” трофической функции при малых плотностях жертв. Этот факт можно объяснить двумя причинами: наличием у хищника альтернативного

Рис. 3.10. Типы трофических функций. Пояснения в тексте (Holling, 1959)



источника питания или наличием недоступных хищнику убежищ для жертвы.

Три описанных выше типа трофической функции приведены на рис. 3.10.

Запись скорости выедания жертв (3.5.3) означает, что из рассмотрения исключается конкуренция хищников за жертву. Это оправдано в микробиологических задачах, когда в качестве жертвы выступает субстрат — находящиеся в растворе питательные вещества. В экологических задачах обычно следует рассматривать наличие конкуренции хищников за жертву, также имеющую вид насыщения.

В работах А.Д. Базыкина предлагается в качестве $V(x, y)$ использовать мультипликативную функцию

$$V(x, y) = \frac{by}{1 + \beta y} \varphi(x).$$

Размножение и смертность хищника также могут иметь более сложный характер, чем в классической модели Вольтерра. В частности, предположение о постоянстве коэффициента переработки потребляемой хищником пищи в биомассу может быть несправедливым. Кроме того, при малых плотностях популяции хищника скорость размножения может лимитироваться не недостатком пищи, а нехваткой брачных партнеров и потому может быть пропорциональной не плотности, а квадрату плотности.

Смертность хищника $c(y)$ также может носить более сложный, чем линейный, характер, используемый в модели Вольтерра. В реальных условиях популяция хищников лимитируется не только пищей, но и другими ресурсами, например территорией, пригодной для охоты и размножения. В этом случае эффект конкуренции хищников за ресурсы учитывают в форме Ферхюльста в виде

$$c(y) = -cy - hy^2,$$

где h — коэффициент самоконкуренции хищника.

Эти и другие формы записи для функций размножения, выедания и гибели могут быть использованы в зависимости от особенностей рассматриваемых популяций и целей исследования. Среди огромного количества работ, посвященных анализу моделей взаимодействующих видов, мы рассмотрим лишь основополагающие.

Одной из первых попыток построить обобщенную модель взаимодействия типа хищник—жертва была работа Колмогорова, написанная в 1935 г. (Колмогоров, 1972). В ней при некоторых самых общих предположениях исследована следующая система дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} dx/dt &= k_1(x)x - L(x)y, \\ dy/dt &= k_2(x)y. \end{aligned} \quad (3.5.7)$$

Такая система представляет модель взаимоотношений типа хищник—жертва между видами при следующих предположениях.

1. Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависят от y .

2. Прирост за малые промежутки времени числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Относительно входящих в уравнение функций $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$ делаются лишь весьма общие естественные допущения, касающиеся качественного характера их зависимости от x . Предполагается, что эти функции непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y > 0$.

3. $dk_1/dx < 0$. Это значит, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищников монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.

4. $dk_2/dx > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$. Такое ограничение означает, что с ростом численности жертв коэффициент размножения хищников возрастает, переходя от отрицательных значений (в обстановке, когда нечем питаться) к положительным.

5. Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени, $L(x) > 0$ при $N > 0$; $L(0) = 0$.

Рассмотрим характер фазовых траекторий, возможных в теме (3.5.7), и стационарные состояния этой системы. На особые точки системы в положительном квадранте фазовой кости. Можно показать, что их две или три: первая точка Вторая точка $(A, 0)$, где A определяется из уравнения $k_1(A)$ Третья точка (B, C) , где B, C определяются из уравнений

$$k_2(B) = 0; \quad k_1(B)B - L(B)C = 0.$$

Последняя точка помещается в положительном квадранте и отлична от второй лишь в случае $k_1(B) \geq 0$, т.е. $A > B$.

Исследование характера особых точек методом линеаризации Ляпунова показывает, что особая точка в начале координат $(0,0)$ всегда является седлом. Точка $(A, 0)$ представляет собой седло, если $B < A$, и устойчивый узел, если $B > A$. При таком соотношении параметров все фазовые траектории сходятся в эту особую точку.

В окрестности точки (B, C) при $B < A$ получаем линеаризованные уравнения

$$\begin{aligned} d\xi/dt &= -\sigma\xi - L(B)\eta, \\ d\eta/dt &= Ck'(B)\xi. \end{aligned}$$

Здесь

$$\begin{aligned} \xi &= x - B, \quad \eta = y - C, \\ \sigma^2 &= -k_1(B)B + L(B)C. \end{aligned}$$

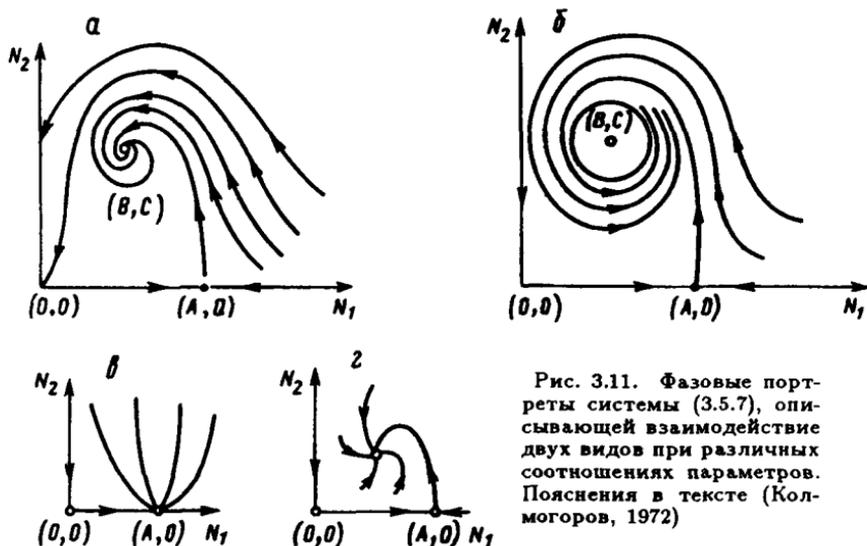


Рис. 3.11. Фазовые портреты системы (3.5.7), описывающей взаимодействие двух видов при различных соотношениях параметров. Пояснения в тексте (Колмогоров, 1972)

особая точка есть фокус или узел, устойчивость которых зависит от знака σ : если $\sigma > 0$, точка устойчива, если $\sigma < 0$, особая точка неустойчива и вокруг нее могут существовать предельные циклы – устойчивые периодические колебательные решения. Возможные виды фазовых портретов системы уравнений (3.5.7) представлены на рис. 3.11, а-г. Как мы видим, в зависимости от значений параметров поведение переменных может иметь существенно различный характер. В частности, в случае б имеет

место предельный цикл, изображающий устойчивые колебания численности популяций.

Еще одна обобщенная модель взаимоотношений хищник – жертва, широко обсуждавшаяся в литературе, принадлежит Розенцвейгу и МакАртуру (Rosenzweig, MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1969). В ней рассматривается система уравнений

$$\begin{aligned} dx/dt &= f(x) - \Phi(x, y), \\ dy/dt &= -ey + k\Phi(x, y), \end{aligned} \quad (3.5.8)$$

где $f(x)$ – скорость изменения численности жертв x в отсутствие хищников y ; $\Phi(x, y)$ – интенсивность хищничества, k – эффективность превращения жертвы в хищника, e – смертность хищника. Модель (3.5.8) сводится к модели, являющейся одним из частных случаев модели Колмогорова при следующих предположениях.

1. Численность хищника ограничивается только численностью жертвы.

2. Скорость, с которой данная особь хищника поедает жертву, зависит только от плотности популяции жертв и не зависит от плотности хищников.

Тогда уравнения (3.5.8) принимают вид

$$\begin{aligned} dx/dt &= f(x) - y\Phi(x, y), \\ dy/dt &= -ey + ky\Phi(x, y). \end{aligned} \quad (3.5.9)$$

Анализ качественного поведения решений этой системы (Смит, 1976) позволил сделать следующие выводы.

1. Взаимодействие хищник—жертва, при котором численность хищника ограничивается наличием жертвы, может приводить к регулярным колебаниям численности.

2. Если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов, а не воздействием хищника, то это приводит к затухающим колебаниям.

3. Если численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а каким-то фактором, то это приводит к затуханию колебаний.

4. Если есть убежища, благодаря которым некоторое постоянное число особей жертвы оказывается недостижимым для хищников, то это приводит к затуханию колебаний.

5. Амплитуда колебаний будет возрастать, и эти колебания могут привести к вымиранию одного или обоих видов, если хищник может прокормиться при такой плотности популяции жертвы, которая гораздо ниже допустимой емкости среды (максимально возможной в логистической модели).

МакАртур (MacArthur, 1971) описал конкретный биологический пример такой системы, имеющей своим решением предельный цикл:

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(-k_1 + k_2x - x^2 + k_3y - y^2 - k_4xy), \\ dy/dt &= y(k_5 - k_6y - k_7x + k_8xy). \end{aligned} \quad (3.5.10)$$

Здесь x , y – биомассы двух видов насекомых. Чтобы уточнить значение членов, стоящих в скобках в правых частях уравнений, рассмотрим уравнение для x . Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+k_3y$), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности видов x или y или обоих видов (члены $-k_4xy, -y^2$). При малых x смертность вида x выше, чем его естественный прирост ($1 - k_1 + k_2x - x^2 < 0$ при малых x). Во втором уравнении член k_5 отражает естественный прирост вида y ; $-k_6y$ – самоограничение этого вида, $-k_7x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x ; k_8xy – прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x . На рис. 3.12 представлен предельный цикл, являющийся траекторией устойчивого периодического решения системы (3.5.10).

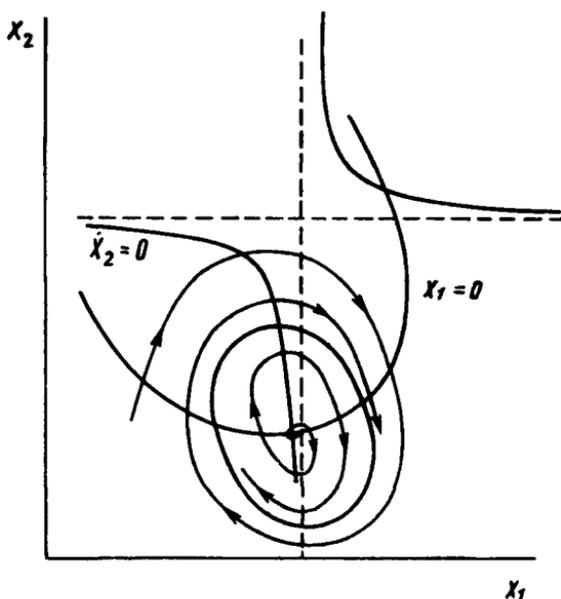


Рис. 3.12. Фазовый портрет модели (3.5.10) (MacArthur, 1971)

Решение вопроса о том, каким образом обеспечить сосуществование популяции с ее биологическим окружением, разумеется, не может быть получено без учета специфики конкретной биологической системы и анализа всех ее взаимосвязей. Вместе с тем изучение формальных математических моделей позволяет ответить на некоторые общие вопросы.

Так, для моделей типа (3.5.7) показано (Гинзбург, 1973), что факт совместимости или несовместимости популяций не зависит от их начальной численности, а определяется только свойствами функций $k_1(x, y)$, $k_2(x, y)$, т.е. в конечном счете характером взаимодействия видов.

Модель помогает ответить на вопрос: как следует воздействовать на биоценоз, управлять им, чтобы по возможности быстро уничтожить вредный вид? Пусть популяция вредного вида совместима с окружающим биоценозом. Введение управления в систему уравнений (3.5.7) возможно в двух формах. Можно ввести управляющие параметры, определяющие вид функций k_1 и k_2 . Это соответствует использованию принципиально биологических методов борьбы, меняющих характер взаимодействия между популяциями. Управление может сводиться к кратковременному, скачкообразному изменению величин численности x и y . Такой способ отвечает методам борьбы типа однократного уничтожения одной или обеих популяций химическими средствами. Из сформулированного выше утверждения видно, что для совместимых популяций второй метод борьбы будет малоэффективным, в то время как изменение вида функций k_1 , k_2 приведет к желаемому результату – уничтожению популяции вредного вида. Интересно отметить, что иногда воздействие целесообразно применить не к самому вредителю, а к его партнеру. Какой из способов более эффективен, в общем случае сказать нельзя. Это зависит от имеющихся в распоряжении средств управления и от явного вида функций k_1 , k_2 , описывающих взаимодействие популяций, составляющих исследуемый ценоз.

Уравнения (3.5.7), (3.5.8) записаны в самом общем виде. Были предприняты попытки конкретизировать тип функций, отражающих взаимодействие биологических видов в сообществе так, чтобы эти функции, будучи конкретными, могли описывать в то же время достаточно широкий спектр экспериментальных ситуаций.

Наиболее подробно изучена модель, предложенная и исследованная в работах А.Д. Базыкина (Базыкин, 1974; Базыкин и др., 1980; Базыкин, 1985):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2. \end{aligned} \quad (3.5.11)$$

Эта модель описывает динамику двух видов, взаимодействующих по типу хищник – жертва, и является обобщением классической системы Вольтерра

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= Ax - Bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= -Cy + Dxy. \end{aligned} \quad (3.5.12)$$

Система (3.5.11) возникает в рамках вольтерровской схемы при дополнительном учете следующих важных биологических эффектов.

1. Насыщение хищников. В модели (3.5.12) предполагается, что интенсивность выедания жертв хищниками линейно растет с ростом плотности популяции жертв. Это положение не соответствует данным экспериментов (Ивлев, 1977). Для описания зависимости рациона хищника от плотности x популяции жертв могут быть выбраны разные функции. Наиболее существенно, чтобы выбранная функция с ростом x асимптотически стремилась к постоянному значению. В работах Базыкина в качестве такой функции выбрана гипербола $x/(1 + px)$.

2. Конкуренция жертв. Ограниченность внешних ресурсов и следующая из нее невозможность неограниченного размножения популяции жертв учитываются путем замены члена Ax (размножение жертв в отсутствие хищников в системе (3.5.12)) логистическим членом $Ax \frac{k-x}{k}$. Это эквивалентно введению в первое уравнение системы отрицательного члена $-Ex^2$.

3. Конкуренция хищников. Даже при неограниченном питании плотность популяции хищников не может расти неограниченно: она стабилизируется на некотором уровне за счет недостатка каких-то иных ресурсов, например просто территории. Конкуренцию за эти ресурсы естественно по аналогии с внутривидовой конкуренцией жертв описать посредством отрицательного квадратичного члена во втором уравнении $-My^2$.

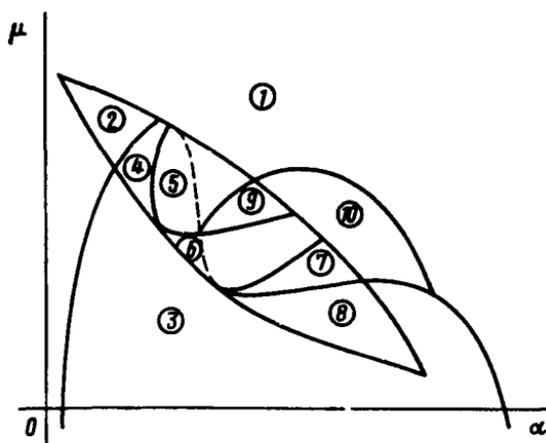


Рис. 3.13. Параметрический портрет системы (3.5.13) при фиксированных γ и малых ϵ (Базыкин, 1985). См. рис. 3.14

Система (3.5.11) зависит от семи параметров. С помощью замены переменных $x \rightarrow Ax/D$, $y \rightarrow Ay/D$, $t \rightarrow t/A$, $\gamma = c/A$, $\alpha = PD/A$, $\epsilon = E/D$, $\mu = M/B$ можно избавиться от трех параметров

и перейти к системе

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \frac{xy}{1 + \alpha x} - \mu y^2, \end{aligned} \quad (3.5.13)$$

зависящей от четырех параметров.

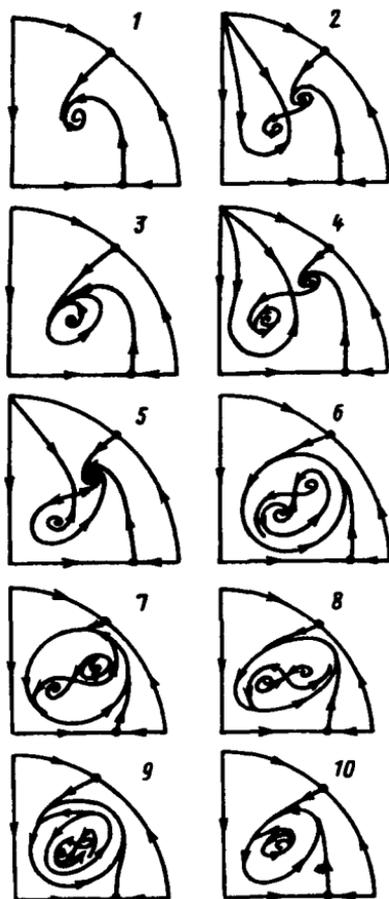


Рис. 3.14. Набор фазовых портретов системы (3.5.13) в конечной части первого квадранта, соответствующих областям 1 – 10 параметрического портрета рис. 3.13

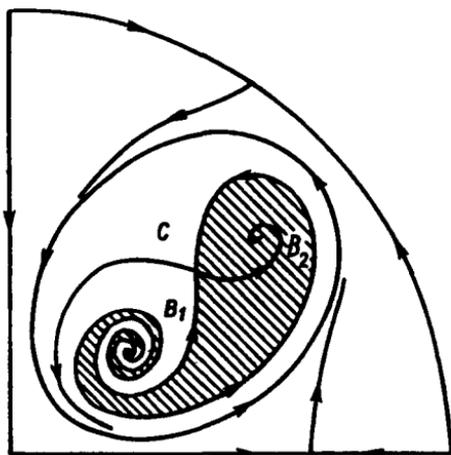
Для полного качественного исследования системы (3.5.13) необходимо разбить четырехмерное пространство параметров на области с различным типом динамического поведения, т.е. построить параметрический, или структурный, портрет системы. Затем надо построить фазовые портреты для каждой из областей параметрического портрета и описать бифуркации, происходящие с фазовыми портретами на границах различных областей параметрического портрета. Сформулированная задача достаточно сложна. Ее решению посвящена работа (Базыкин и др., 1980), в которой построение полного параметрического портрета выполнено в виде набора “срезов” параметрических портретов меньшей размерности при фиксированных значениях некоторых из параметров. Параметрический портрет системы (3.5.13) при фиксированных γ и малых ε представлен на рис. 3.13. Он содержит 10 областей с различным типом поведения фазовых траекторий, показанных на рис. 3.14. В соответствии с этими фазовыми портретами поведение системы при различных соотношениях параметров может быть существенно различным. В системе возможны:

- 1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);

- 2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);
- 3) два устойчивых равновесия (область 2);
- 4) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4);
- 5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10).

В областях 7, 9, 10 область притяжения равновесия ограничивается неустойчивым предельным циклом, лежащим внутри устойчивого. Наиболее интересно устроен фазовый портрет, соответствующий области (6) на параметрическом портрете. Детально он изображен на рис. 3.15. Область притяжения равновесия B_2 (заштрихована) представляет собой “улитку”, скручивающуюся с неустойчивого фокуса B_1 . Если известно, что в начальный момент времени изображающая точка системы находится в окрестности B_1 , то судить о том, придет ли соответствующая траектория в равновесие B_2 или на устойчивый предельный цикл, окружающий три точки равновесия C , B_1 и B_2 , можно лишь на основе вероятностных соображений.

Рис. 3.15. Область притяжения B_2 (заштрихована) для параметрической области 6 (рис. 3.14)



На параметрическом портрете (3.13) имеются 22 различные бифуркационные границы, которые образуют 7 различных типов бифуркаций. Их изучение позволяет выявить возможные типы поведения системы при изменении ее параметров. Например, при переходе из области 1 в область 3 происходит рождение малого предельного цикла, или мягкое рождение автоколебаний вокруг единственного равновесия B . Аналогичное мягкое рождение автоколебаний, но вокруг одного из равновесий, а именно B_1 , происходит при пересечении границы областей 2 и 4. При переходе из области 4 в область 5 устойчивый предельный цикл вокруг точки B_1 “лопается” на петле сепаратрис и единственной притягивающей точкой остается равновесие B_2 и т.д.

Особый интерес для практики представляет, конечно, выработка критериев близости системы к бифуркационным границам. Действительно, биологам хорошо известно свойство “буферности”, или “гибкости”, природных экологических систем. Этими терминами обычно обозначают способность системы как бы поглощать внешние воздействия. Пока интенсивность внешнего воздействия не превышает некоторой критической величины, поведение системы не претерпевает качественных изменений. На фазовой плоскости это соответствует возвращению системы в устойчивое состояние равновесия или на устойчивый предельный цикл, параметры которого не сильно отличаются от первоначального. Когда же интенсивность воздействия превышает допустимую, система “ломается”, переходит в качественно иной режим динамического поведения, например просто вымирает. Это явление соответствует бифуркационному переходу.

Каждый тип бифуркационных переходов имеет свои отличительные особенности, позволяющие судить об опасности такого перехода для экосистемы. Приведем некоторые общие критерии, свидетельствующие о близости опасной границы. Как и в случае одного вида, если при уменьшении численности одного из видов происходит “застывание” системы вблизи неустойчивой седловой точки, что выражается в очень медленном восстановлении численности к начальному значению, значит, система находится вблизи критической границы. Индикатором опасности служит также изменение формы колебаний численностей хищника и жертвы. Если из близких к гармоническим колебания становятся релаксационными, причем амплитуда колебаний увеличивается, это может привести к потере устойчивости системы и вымиранию одного из видов.

Итак, мы рассмотрели автономные непрерывные математические модели, описывающие взаимодействие двух видов. Сделаем некоторые выводы. При моделировании биоценоза из двух видов система Вольтерра (3.2.1) дает возможность для описания устойчивого сосуществования видов в условиях конкуренции, симбиоза и хищничества (паразитизма). При попытке описать устойчивые колебания численности видов мы сталкиваемся с трудностями. Система уравнений (3.2.6), имеющая особую точку типа центр, негрубая и, следовательно, неустойчива к случайным колебаниям численности. Предельных же циклов, являющихся фазовыми траекториями устойчивых автоколебаний, система типа Вольтерра (3.2.1) иметь не может. Для получения предельных циклов в модельных системах приходится выходить за рамки гипотез Вольтерра и учитывать более тонкие эффекты взаимодействия между видами; системы уравнений в общем виде (3.5.7), (3.5.8), и частные примеры (3.5.10), (3.5.11).

Дальнейшее углубление математической теории взаимодействия видов идет по линии детализации структуры самих популяций

и учета временных и пространственных факторов. В монографиях (Полуэктов и др., 1980; Пых, 1983) изложена современная теория экосистем из двух видов, взаимодействующих по типу конкуренции или хищник – жертва с учетом возрастной структуры популяций и влияния предыстории системы на динамику плотностей популяций (уравнения с запаздыванием).

3.6. ВЛИЯНИЕ ЗАПАЗДЫВАНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ СИСТЕМЫ

Учет запаздывания в моделях взаимодействующих видов приводит к системам уравнений, изучение которых представляет сложную математическую задачу. Осложняются вопросы существования стационарного решения и его устойчивости, а динамика численности может носить не только колебательный, но и квазистохастический характер.

При изучении моделей с запаздыванием понятие устойчивости системы нуждается в уточнении, так как устойчивость или неустойчивость модели зависит от периода запаздывания, и зависимость эта может быть немонотонной и даже многоэкстремальной. В последние годы для оценки устойчивости систем с запаздыванием взято на вооружение понятие **абсолютной устойчивости**. Абсолютно устойчивыми называются системы, которые локально устойчивы независимо от величины запаздывания. Это понятие обладает целым рядом преимуществ.

Соблюдение условия абсолютной устойчивости делает систему грубой в смысле малых запаздывающих воздействий, которые всегда могут возникнуть в системе. Свойство сохраняется в том случае, когда времена запаздывания распределены случайно или по определенному закону.

В настоящее время также интенсивно исследуется вопрос о влиянии на устойчивость системы запаздывания, введенного в отдельные члены уравнений и, таким образом, описывающего длительность тех или иных физиологических и популяционных процессов. Не все члены уравнений могут содержать запаздывание. Например, увеличение численности популяции может сказаться на скорости роста лишь через определенное время (когда молодые достигнут репродуктивного возраста), а хищничество сокращает численность жертв в тот же момент времени и не может содержать запаздывания.

Часто предполагается, что процессы запаздывания всегда уменьшают область устойчивости системы независимо от того, будет ли фактор, в котором проявляется запаздывание, сам по себе стабилизирующим (внутривидовая конкуренция) или дестабилизирующим (естественный прирост). Встает вопрос: насколько общий этот результат и какова мера дестабилизирующего влияния запаздывания?

Рассмотрим решение этих вопросов на примере системы хищник – жертва, где запаздывание в скорости размножения определяется конечностью периода достижения особями половой зрелости. Отражение в моделях при помощи запаздывания процессов полового созревания применяется в работах последних лет и хорошо зарекомендовало себя при описании экспериментальных данных. Представленная в работе Нанни (Nunnu, 1985) модель без учета запаздывания имеет общий вид

$$\begin{aligned} dN/dt &= NF(R) - NM(R), \\ dR/dt &= B(R) - D(R) - NG(R). \end{aligned} \quad (3.6.1)$$

Здесь N , R – плотности хищника и жертвы. Скорость роста и смертность хищника определяются уровнем ресурса и задаются возрастающей функцией F и убывающей функцией M .

Скорость роста и смертность жертвы определяются ее численностью и выеданием хищника. B может быть возрастающей или убывающей функцией R . Можно показать, что равновесие в такой системе устойчиво, если

$$\frac{dD}{dR} + N \frac{dG}{dR} - \frac{dB}{dR} > 0. \quad (3.6.2)$$

Устойчивость обеспечивается условиями на функцию роста $dB/dR < 0$ и функцию хищничества $dG/dR > G/R$.

Условия устойчивости (3.6.2) зависят в основном от особенностей динамики жертвы. Существование хищника сказывается лишь опосредованно через регуляцию скорости гибели NdG/dR . При введении запаздывания характер динамики хищника играет более существенную роль в устойчивости системы.

Учет периода полового созревания в популяции жертв приводит к уравнениям

$$\begin{aligned} dR(t)/dt &= B[R(t - T)] - D[R(t)] - N(t)G[R(t)]; \\ dN(t)/dt &= NF[R(t)] - NM[R(t)]. \end{aligned} \quad (3.6.3)$$

Условие абсолютной устойчивости модели в этом случае имеет вид

$$\frac{dD}{dR} + N \frac{dG}{dR} > \left| \frac{dB}{dR} \right|. \quad (3.6.3)$$

Это означает, что не только величина $dD/dR + NdG/dR - dB/dR$, как в (3.6.1), но и $dD/dR + NdG/dR + dB/dR$ также положительна, т.е. dB/dR в такой системе не может принимать большую отрицательную величину. В системах без запаздывания $dB/dR < 0$ означает сильное саморегулирование популяции жертв (эффект

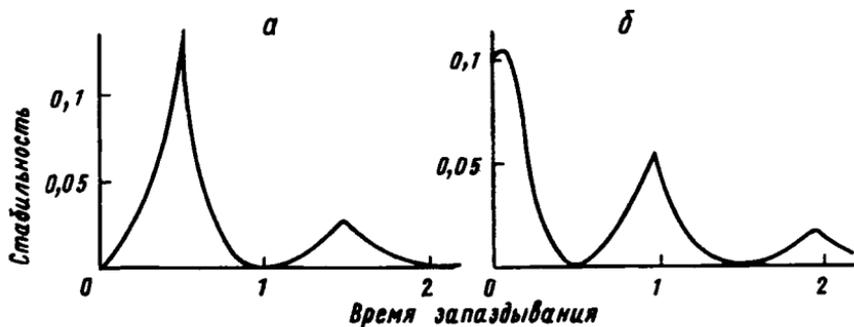


Рис. 3.16. Зависимость меры стабильности от периода запаздывания для нейтрально-устойчивой системы хищник—жертва (а) и системы с самоограничением жертв (б) (Nunpy, 1985)

типа Олли). Запаздывание может взять на себя эту регулирующую функцию и тем самым стабилизировать систему.

Влияние запаздывания на устойчивость системы (3.6.3) иллюстрирует рис. 3.16. В качестве меры стабильности здесь взята величина отрицательной реальной части первого ляпуновского показателя (по оси ординат). По оси абсцисс отложено время запаздывания T в единицах характерного времени системы $2\pi/b$, где b определяется главным собственным числом $-a \pm ib$ для системы без запаздывания. Система изучается вблизи границы устойчивости. Рис. 3.16,а представляет нейтрально-устойчивую систему типа Вольтерра, в которой нет саморегуляции видов. В отсутствие запаздывания стабильность равна нулю. Запаздывание стабилизирует систему. В точках, где время запаздывания кратно собственному времени системы, этот эффект минимален. При $T = (2n + 1)2\pi/2b$ стабилизирующий эффект максимален.

Рис. 3.16,б представляет систему с саморегуляцией жертв ($dB/dR = -0,1$). Запаздывание уменьшает стабильность системы. Дестабилизирующий эффект максимален, когда период запаздывания кратен $(2n + 1)2\pi/2b$.

На рис. 3.17 представлены расчеты динамики переменных для системы Вольтерра при разном типе задания запаздывания в системе: (а) фиксированное запаздывание, равное собственному периоду системы; (б) время запаздывания равномерно распределено на интервале $T/2, 3T/2$.

Несмотря на некоторую искусственность построений (в реальной системе случайные шумы могут размывать границу устойчивости), приведенные примеры хорошо иллюстрируют неоднозначное влияние запаздывания на систему: не только величина, но и знак этого влияния может быть различным в зависимости от структуры системы, и с этим следует считаться при моделировании конкретных систем.

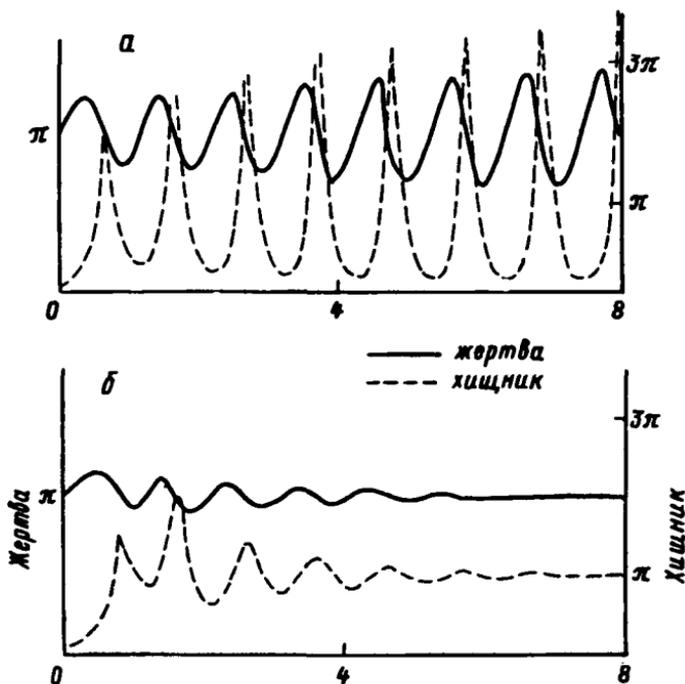


Рис. 3.17. Динамика переменных жертвы и хищника для системы Вольтерра при фиксированном периоде запаздывания (а) и запаздывании (б), равномерно распределенном на интервале $[T/2, 3T/2]$

Запаздывание, связанное с половым созреванием хищника, вводится в виде

$$dN(t)/dt = N(t - T)F[R(t - T)] - N(t)M[R(t)]. \quad (3.6.5)$$

Условие абсолютной устойчивости такой системы

$$\frac{dD}{dR} + \frac{NdG}{dR} - \frac{dB}{dR} > \frac{NG}{2M} \left[\frac{dF}{dR} + \frac{dM}{dR} \right]. \quad (3.6.6)$$

Введем величину P , характеризующую степень общего регулирования жертв:

$$P = (dD/dR + NdG/dR - dB/dR)M$$

и величину $L = (NGdF/dR)/2M^2$, отражающую влияние запаздывания хищника. Мгновенный эффект хищничества определяется величиной $I = (\alpha GdM/dR)2M^2$. Тогда условия устойчивости принимают вид

$$\begin{aligned} P > L - I \text{ для } P^2/4 > I, \\ P > L - I + (I - P^2/4)^2/(L - I) \text{ для } P^2/4 < I. \end{aligned} \quad (3.6.7)$$

Схематически эти условия изображены на графике (рис. 3.18). Видно, что саморегулирование жертв P стабилизирует систему, запаздывание в реакции хищника L — дестабилизирует. Величина I , соответствующая мгновенному воздействию хищника, стремится смягчить дестабилизирующий эффект запаздывания. Короткие времена запаздывания в размножении хищника также могут как стабилизировать, так и дестабилизировать систему. Сходные закономерности наблюдаются при совместном рассмотрении запаздывания в динамике обоих видов.

Мы рассмотрели весьма упрощенный вариант учета возрастной структуры популяции (особи, способные и неспособные к размножению) с помощью введения запаздывания. Однако такая идеализация позволяет оценить влияние запаздывания на стабильность системы. Моделирование конкретных сообществ зачастую требует гораздо более подробной детализации возрастной и половой структуры, что приводит к значительному усложнению модели. Так, в работах Фрисмана при моделировании динамики численности северного морского котика с целью управления котиковым хозяйством (Фрисман и др., 1985) популяция делится примерно на 20 возрастных и половых групп. Конечно, такую сложную систему невозможно исследовать аналитически.

Фундаментальные исследования уравнений с запаздыванием проводятся в Ярославском университете Ю.Н. Колесовым и сотр.

В этих работах изучают свойства систем уравнений с запаздыванием различного биологического содержания, устойчивость их стационарных решений и динамику переменных. Рассмотрим одну из таких систем — модель, описывающую динамику изменения численности насекомых с полным метаморфозом с двумя активными стадиями имаго и личинок. Уравнения имеют вид

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1[1 - a(1 - N_2(t - h_1)) - N_1(t - h_2)]N_2, \\ dN_2/dt &= r_2[N_1(t - (1 - h_1)) - N_2]N_2. \end{aligned} \quad (3.6.8)$$

Здесь $N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ — нормированные количества имаго и личинок, h_1 — время между появлениями личинок и имаго,

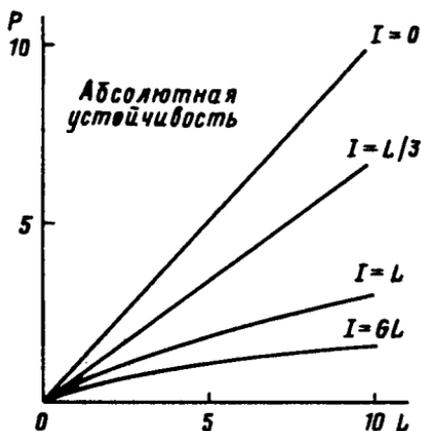


Рис. 3.18. Граница устойчивости системы (3.6.3), (3.6.5) на плоскости параметров P (характеризуют степень саморегулирования жертв), L (характеризуют величину запаздывания в реакции хищника)

$(1 - h_1)$ – время между появлением имаго и личинок, r_2 – скорость появления личинок; $0 < a < 1$, $r(1 - a) = r_1$ – мальтузианский коэффициент линейного роста, который определяется по плодовитости имаго, h_2 – среднее время жизни в течение одного года популяции имаго.

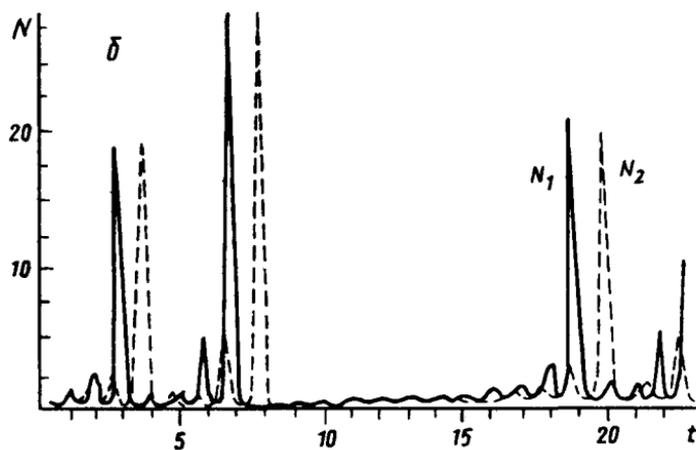
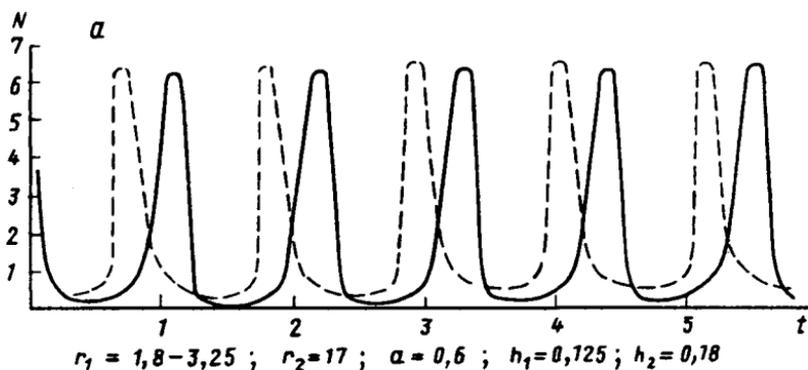


Рис. 3.19. Динамика численности в модели (3.6.8) при различных значениях параметров: а – автоколебания, б – квазистокхастическое поведение (Колесов, 1982)

На рис. 3.19 показана динамика численности переменных в модели (3.6.8) при разных значениях параметров: (а) – представляет автоколебания численностей, (б) – реализацию случайного процесса с большими всплесками численности, отдельными периодами с почти полным исчезновением особей.

При моделировании хаоса в системе (3.6.8) получен результат, сходный с описанным нами в гл. 2, §3. Увеличение амплитуды всплесков численности сопровождается увеличением про-

должительности временных интервалов с малой численностью. Отметим, что модель (3.6.8) достаточно реалистично описывает процессы в популяции насекомых. Сходство свойств моделей не случайно, кроме того, вывод о связи амплитуды вспышек численности с периодами между ними подтверждается данными натуральных экспериментов. По-видимому, существование сверхвспышек насекомых в природе говорит о том, что динамический режим таких популяций — регулярный хаос, и интервалы между вспышками могут быть предсказаны по их амплитудам.

3.7. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ

В §3.4 мы видели, что учет пространственных явлений, в частности миграции в классической системе хищник—жертва, позволяет описать “волну погони”, распространяющуюся в пространстве. На основе изученных нами обобщенных точечных моделей взаимодействия видов могут быть построены распределенные модели, имеющие самое разнообразное пространственное поведение.

Особое внимание в современных работах по математической экологии привлекают стационарные пространственно неоднородные распределения — диссипативные структуры, которые можно сопоставить с “пятнами жизни” в природе. В ряде последних работ доказано существование стационарных неоднородных периодических решений в моделях экологических систем, указана область их существования, в пространстве параметров определены пространственные период и амплитуда вблизи точек бифуркации.

Полный линейный анализ устойчивости проведен (Белотелов, Саранча, 1985) для двухуровневых систем с диффузией вида

$$\begin{aligned} \frac{\partial z_1}{\partial t} &= f(z_1) - F(z_1, z_2) + \frac{D_1 \partial^2 z}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial z_2}{\partial t} &= \Phi(z_1, z_2) + \frac{D_2 \partial^2 z}{\partial r^2} \end{aligned} \quad (3.7.1)$$

на одномерном отрезке длины l с граничными условиями Неймана и Дирихле. Получены условия сохранения и потери устойчивости стационарного однородного решения, а также зависимость от параметров вида решения, возникающего после потери устойчивости. Исследование проведено для классов экологических моделей, которые учитывают различные типы взаимодействия между видами: конкуренция, мутуализм, хищник — жертва.

Рассмотрим вопрос о том, к каким пространственным образованиям может привести учет подвижности особей в изученных выше системах, представляющих частный случай системы (3.7.1). В первую очередь нас будет интересовать вопрос о связи между автоколебательными режимами в локальных системах и стационарными диссипативными структурами в распределительных

системах. Следуя Базькину, Маркману (1980), рассмотрим одну из простейших модификаций системы Вольтерра, имеющую предельный цикл, координаты которой могут мигрировать (по типу диффузии) вдоль координаты r :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax^2 \frac{k-x}{k} - bxy + \frac{D_x \partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy + \frac{D_y \partial^2 y}{\partial r^2}.\end{aligned}\tag{3.7.2}$$

В этой модели сохранены все предпосылки классической системы Вольтерра, за исключением тех, которые относятся к члену, описывающему динамику жертвы и отсутствие хищника. Структура этого члена в модели (3.7.2) отражает два обстоятельства:

1) при малых плотностях популяции для видов, размножающихся половым путем, скорость роста пропорциональна частоте контактов между особями, т.е. квадрату плотности популяции;

2) существует устойчивая стационарная плотность популяции жертв в отсутствие хищника, определяемая уровнем доступных ресурсов.

Сделаем замену переменных

$$x = cu/d, \quad y = acv/bd, \quad t = dr/ac$$

и введем обозначения

$$\beta = c/dk, \quad \gamma = d/c.$$

При этом система (3.7.2) будет приведена к виду

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= u^2(1 - \beta u) - uv + \frac{D_u \partial^2 u}{\partial r^2}, \\ \frac{dv}{dt} &= -\gamma v(1 - u) + \frac{D_v \partial^2 v}{\partial r^2}.\end{aligned}\tag{3.7.5}$$

Система (3.7.5) имеет три стационарных состояния:

$$A. u = v = 0; \quad B. u = 1/\beta, \quad v = 0; \quad C. u = 1, \quad v = 1 - \beta.\tag{3.7.6}$$

Нетрудно показать, что состояние равновесия A – всегда седло, B – устойчивый узел при $\beta > 1$ и седло при $\beta < 1$, C находится в первом квадранте лишь при $\beta < 1$, причем устойчиво при $\beta > 1/2$ и неустойчиво при $\beta < 1/2$. В этом случае в точечной системе имеется предельный цикл (автоколебательный режим).

Если кинетические уравнения локальной системы имеют решением устойчивый автоколебательный режим, то в соответствующей распределенной системе в случае сильно различающихся коэффициентов диффузии (что соответствует практически полному

перемешиванию системы в целом по одной компоненте и слабой диффузии по другой) может возникать устойчивое стационарное периодическое по пространству распределение концентраций (диссипативная структура) (Романовский и др., 1975, 1984).

Распределенная система (3.7.5) была исследована путем численного эксперимента при значениях параметров: $\gamma = 1$, $\beta = 0,4$, (что соответствует устойчивым автоколебаниям в точечной системе) $D_u = 0,01$, $D_v = 10$.

Поведение системы исследовали на кольце единичной длины. Природными аналогами кольцевых ареалов могут служить береговые линии прудов и озер, уровни постоянной высоты вокруг горных систем и отдельных гор, полярные области и т.п.

Были обнаружены два класса начальных условий.

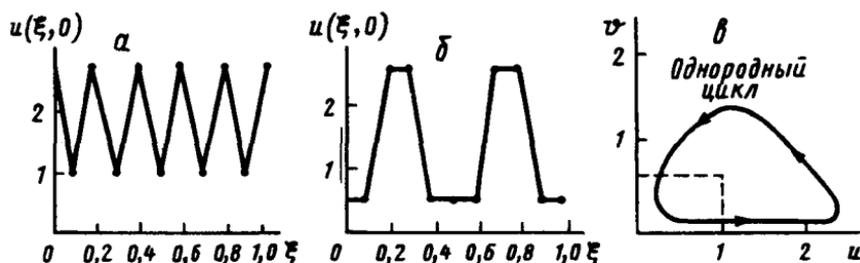


Рис. 3.20. Некоторые начальные распределения плотности популяции жертвы (а, б), приводящие к синхронным однородным колебаниям по всему кольцевому ареалу (в) (Базыкин, Маркман, 1980)

При начальных условиях первого класса в системе устанавливался однородный по пространству, автоколебательный по времени режим, соответствующий устойчивому предельному циклу точечной системы (рис. 3.20).

При начальных условиях второго класса в системе со временем устанавливалась диссипативная структура, т.е. устойчивое во времени и периодическое распределение концентраций (рис. 3.21).

На рис. 3.21 видно, что концентрация медленно мигрирующих жертв u в разных точках пространства отличается более чем на порядок. В то же время пространственное распределение быстро мигрирующей компоненты (хищника v) близко к однородному. Действительно, при коэффициенте диффузии $D_v = 10$ кольцо единичной длины "с точки зрения хищника" является почти точечной системой, в которой непрерывно происходит полное перемешивание. Значения концентрации v в распределительной системе при этом близки к значениям концентраций в точке **неустойчивого** равновесия локальной системы. Таким образом, здесь можно говорить о диффузионной стабилизации неустойчивого равновесия.

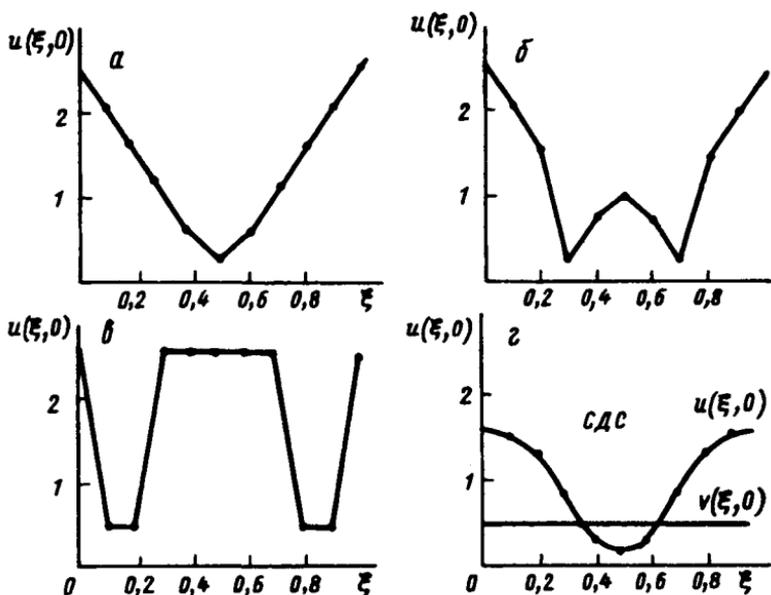


Рис. 3.21. Некоторые из начальных распределений плотности популяции жертв (а, б, в), приводящие к установлению стационарной диссипативной структуры (г)

Полученные результаты могут иметь следующую биологическую интерпретацию. Пусть имеется “однородный лес”, в котором живут “волки” и “зайцы”. Если лес маленький (и волки и зайцы за жизнь успевают избегать его вдоль и поперек), то они могут сосуществовать лишь в автоколебательном режиме.

Рассмотрим теперь пространственно однородный лес (ленточный бор), в котором условия существования те же, что и ранее, за исключением того, что зайцы живут довольно оседло, тогда как волки рыщут по всему лесу. Оказывается, что в такой ситуации возможны два исхода: либо по-прежнему происходят синхронные колебания численности по всему лесу, либо численность волков стабилизируется и одинакова по всему лесу, а зайцев на одном конце постоянно очень много (примерно столько, сколько их бывает на пике численности в колебательном режиме); на другом конце леса всегда очень мало, хотя условия обитания по всему лесу одинаковы. Такая картина есть утрированная форма реально наблюдаемого пятнистого заселения однородной территории.

Среди моделей, приводящих к диссипативным структурам в результате взаимодействия трофических процессов с процессами переноса, выделяется еще один интересный класс моделей, предложенный Ю.М. Свиричевым (Свиричев, Сидорин, 1986). Эти модели соответствуют растительным сообществам, где организмы практически неподвижны, но между ними существуют пространственные взаимодействия (аллелопатия, взаимозатенение, конкурен-

ция между корнями). Потребитель здесь характеризуется быстро убывающей с расстоянием функцией потребления, а ресурс – малой подвижностью. Рассмотрим постановку задачи и сделаем основные выводы.

Пусть $R(x, t)$ – ресурс, $N(x, t)$ – потребитель, $V(R)$ – трофическая функция потребителя. Вводится функция активности (дальнодействия) потребителя $P(x - \xi)$, показывающая, как убывает по пространству потребление данного ресурса потребителем, расположенным в точке x . Получается следующая система интегродифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} dR/dt &= \nu R - \int N(\xi, t) V[R(x, t)] P(|x - \xi|) d\xi, \\ dN/dt &= -\mu N + \int N(x, t) V[R(\xi, t)] P(|x - \xi|) d\xi. \end{aligned} \quad (3.7.7)$$

Здесь ν – коэффициент прироста ресурса, μ – коэффициент смертности потребителя.

Предполагая радиус активности потребителя σ существенно меньшим размера системы, интегралы можно разложить в ряд в окрестности x . Далее допускается, что функция $P(|x - \xi|)$ симметрична относительно x , а функция потребления – вольтерровская $V = \gamma R$. Это позволяет для интеграла взаимодействия получить выражение

$$N(x, t) \{ \gamma R + R''_x \gamma \sigma^2 / 2 \},$$

где σ – второй момент функции $P(|x - \xi|)$.

Эти преобразования позволяют привести систему (3.7.7) к удобному для исследования виду:

$$\begin{aligned} \partial R / \partial t &= \nu R - \gamma N R - \gamma R \partial^2 N / \partial x^2 (\sigma^2 / 2), \\ \partial N / \partial t &= -\mu N + \gamma N R + \gamma \partial^2 N / \partial x^2 (\sigma^2 / 2). \end{aligned} \quad (3.7.8)$$

Система – негрубая, ее равновесие и пространственные периодические структуры устойчивы не асимптотически. Добавление ферхюльстовских членов самолимитирования $-\tau_1 R^2$, $-\tau_2 N^2$ делает систему грубой, причем линейный анализ устойчивости однородного стационарного состояния дает область параметров, где однородное равновесное состояние неустойчиво. Исследование методом адиабатического приближения позволяет найти в явном виде устойчиво неоднородное решение вблизи бифуркации. Таким образом, в изучаемой системе в случае достаточно большой внутривидовой конкуренции реализуется пространственно однородное распределение вида по всему ареалу. Если же в результате естественной эволюции системы или условий окружающей среды внутривидовое самолимитирование убывает и достигает уровня межвидового взаимодействия, однородное распределение

теряет устойчивость и в системе возникают пространственные периодические структуры с периодом, пропорциональным радиусу "дальнодействия" потребителя.

ЛИТЕРАТУРА

Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., 1985.

Базыкин А.Д., Маркман Г.С. О диссипативных структурах в экологических системах // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушино, 1980.

Белотелов Н.В., Саранча Д.А. Линейный анализ устойчивости двухуровневых систем с диффузией // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л., 1985.

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., 1976.

Колесов Ю.С., Швейтра Д.И. Автоколебания в системах с запаздыванием. Вильнюс, 1979.

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамик популяций // Проблемы кибернетики. М., 1972. Вып. 25.

Полужтов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А. Динамические модели экологических систем. Л., 1980.

Саврежнев Ю.М., Сидорин А.П. О некотором классе моделей пространственно-распределительных экосистем // Журн. общей биологии. 1986. Т. 67, № 2.

Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиновым хозяйством. Владивосток, 1985.

Chow P.L., Tam W.C. Periodic and travelling wave solutions to Volterra-Lotka equations with diffusion // Bull. Math. Biol. 1976. Vol. 38.

Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. // Canad. Entomol. 1959. Vol. 91.

MacArthur R. Graphical analysis of ecological systems // Division of Biology Report Princeton University. 1971.

МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

4.1. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

До сих пор мы рассматривали системы уравнений, описывающих взаимодействие двух видов. Однако природные сообщества обладают, как правило, более сложным строением: несколькими уровнями, между которыми существуют разнообразные трофические (пищевые) и топические (не связанные с цепью питания) связи. Структура трофической пирамиды может быть весьма различной в зависимости от климата, почвы, ландшафта, длительности существования ценоза и других факторов.

При анализе биологических сообществ принято строить пищевые или трофические сети, т.е. **графы**, вершины которых соответствуют видам, входящим в сообщество, а ребра указывают трофические связи между видами. Обычно такие графы – ориентированные: направление дуги между двумя вершинами указывает на тот из видов, который является потребителем другого, т.е. направление дуги совпадает с направлением потока вещества или биомассы в системе.

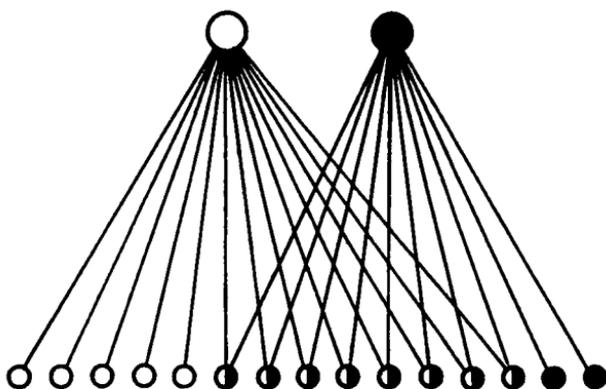


Рис. 4.1. Пример двухуровневой трофической пирамиды (Одум, 1975)

Часто трофические графы изображают в виде **трофических пирамид**. В такой пирамиде выделяются **трофические уровни** – группы видов, между которыми невозможны прямые пищевые связи. Уровней может быть несколько: виды, принадлежащие одному уровню, либо находятся в состоянии конкуренции за жизненные ресурсы, либо совместно используют ресурс. На рис. 4.1 изображен пример двухуровневой трофической пирамиды, взятой из книги Ю. Одума “Основы экологии” (1975). Из 15 видов насекомых (верхний уровень) 5 видов питаются только на одном из двух видов растений, 2 вида – только на втором, в рацион остальных 8 видов насекомых входят оба вида растений. Основные трофические уровни наземных сообществ – это продуценты или автотрофы (растения, аккумулирующие энергию света и вещества субстрата) и гетеротрофы: первичные консументы (травоядные) и вторичные консументы (хищники, питающиеся травоядными). В некоторых случаях трофическая цепь содержит большее число уровней: например, растения служат пищей насекомым, насекомые поедаются птицами, которые в свою очередь служат пищей более крупным хищным птицам.

Если в структуре сообщества учитывать движение некоторых биогенных элементов и энергии, то в системе обнаруживаются петли обратной связи. Разлагатели (редуценты) – микробы, грибы, бактерии – в процессе своей жизнедеятельности расщепляют сложные органические соединения (экскременты и мертвую органику) на более простые минеральные вещества, необходимые продуцентам. Образование органической биомассы происходит в процессе фотосинтеза с использованием солнечного света из углекислого газа и воды, причем необходимы также элементы, поступающие из почвы: азот, фосфор, калий, магний, железо и многие другие микроэлементы.

Общая схема потоков массы и энергии между основными компонентами наземных экосистем изображена на рис. 4.2.

Пусть сообщество состоит из n видов. Полную структуру парных взаимодействий между видами можно изобразить с помощью матрицы S из $n \times n$ элементов. Элемент (i, j) представляет собой знак $+$, $-$ или 0 и показывает влияние i -го вида на j -й. Симметричные пары элементов матрицы S указывают на тип парного взаимодействия между видами:

++	симбиоз или мутуализм;
+ -	хищник—жертва (паразит—хозяин);
+ 0	комменсализм;
- -	конкуренция;
- 0	аменсализм;
0 0	нейтрализм.

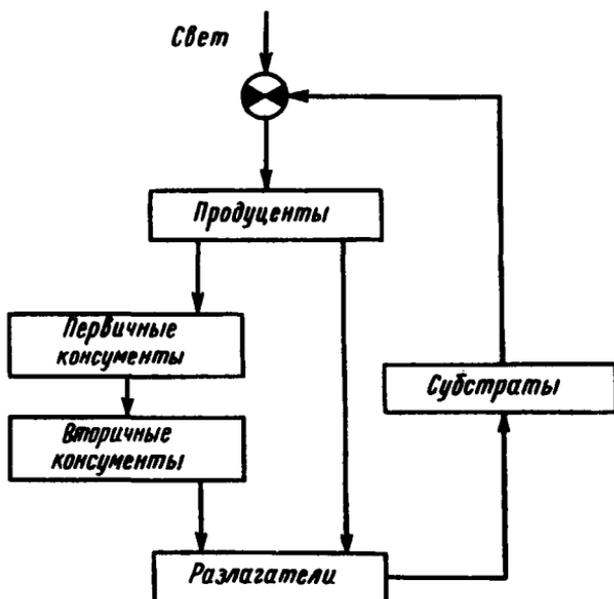


Рис. 4.2. Схема потоков массы и энергии между основными компонентами наземных экосистем

Взаимодействие между видами можно характеризовать и при помощи знакового ориентированного графа, который строится по следующему правилу. Если вид j влияет каким-либо образом на вид i , то проводится ребро $j \rightarrow i$ и ему приписывается знак этого влияния. Например, на рис. 4.3 изображен знаковый граф сообщества, в котором установлены следующие взаимоотношения между видами. Вид 1 – хищник и поедает виды 2 и 3, которые в свою очередь питаются видами 4, 5, 6. Виды 4 и 5, а также 5 и 6 связаны отношениями конкуренции. Виды 3, 4, 5 самолимитируются по численности.

В современной литературе по математической экологии вольтерровскими моделями сообществ биологических видов принято считать системы вида

$$dN_i/dt = N_i(\epsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j), \quad i = 1, 2, \quad (4.1.1)$$

где ϵ_i – скорость естественного прироста или смертности i -го вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина γ_{ij} ($i \neq j$) отражают соответственно характер и интенсивность влияния j -го вида на i -й вид, γ_{ii} – показатель внутривидового взаимодействия для i -го вида. Матрицу $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$, отражающую структуру связей сообщества, называют матрицей сообщества.

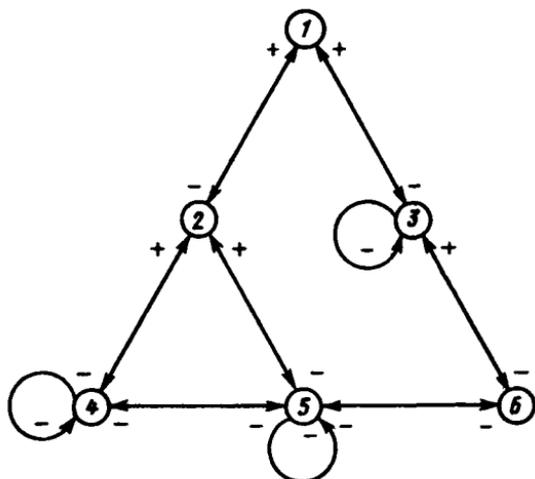


Рис. 4.3. Пример знакоориентированного сообщества (Свирижев, Логофет, 1978)

С введенной выше знаковой матрицей S она связана соотношением

$$S = - \text{sign } \Gamma.$$

Гипотеза Вольтерра, на основе которой построена система (4.1.1), предполагает локальный принцип описания взаимодействия видов – принцип “встреч”, ведущий свое происхождение из статистической физики. Ю.М. Свирижев в послесловии к книге В. Вольтерра (1976) указывает, что вольтерровские уравнения могут быть получены из чисто экологических предпосылок.

Рассмотрим сообщество, структура которого изображена на рис. 4.2. Компоненты сообщества разобьем на три основные группы. Продуценты с биомассами (или концентрациями) $x_i (i = 1, 2, \dots, m)$ – это в основном зеленые растения.

Консументы с концентрациями $y_j (j = 1, 2, \dots, n)$. К этой группе отнесем животных, пожирающих другие организмы и разлагателей, расщепляющих мертвую органику на простые вещества, которые используются продуцентами.

Субстраты с концентрациями $C_k (k = 1, 2, \dots, p)$. Это абиотические вещества (в основном продукты жизнедеятельности консументов), используемые продуцентами.

Составим уравнения, отражающие баланс масс каждого из этих компонентов:

$$\begin{aligned}
 dx_i/dt &= (F_x^i - D_x^i)x_i - \sum_{j=1}^n V_{ij} - y_j + R_x, \quad i = 1, \dots, m, \\
 dy_j/dt &= (F_y^j - D_y^j)y_j - \sum_{r=1}^n v_{jr}y_r + R_y, \quad j = 1, \dots, n, \\
 dc_k/dt &= \sum_{j=1}^n U_{kj}y_j - \sum_{i=1}^m W_{ki}x_i + R_c, \quad k = 1, \dots, p.
 \end{aligned} \tag{4.1.2}$$

Здесь F^i, D^i – функции рождаемости и смертности продуцентов и консументов; V_{ij} – функция выедания, описывающая скорость потребления биомассы i -го вида-продуцента единицей биомассы j -го вида-консумента; v_{jr} – функция выедания j -го вида r -м (среди консументов); U_{kj} – интенсивность производства k -го субстрата j -м консументом; W_{kj} – интенсивность потребления k -го субстрата i -м продуцентом; R_x, R_y, R_c – сумма входных и выходных потоков соответствующих компонент. В общем случае все эти функции зависят от параметров внешней среды.

Конкретизируем функции, входящие в обобщенную модель (4.1.2). Пусть рождаемость i -го вида – продукта F_x^i зависит только от интенсивности светового потока I и количества потребляемых субстратов в форме

$$F_x^i = \sum_{k=1}^p K_k^{(i)}(I)W_{ki}.$$

Здесь $K_k^{(i)}$ – стехиометрические коэффициенты, показывающие долю k -го субстрата, идущего на построение биомассы i -го продуцента.

Для скорости прироста j -го консумента аналогично получаем

$$F_y^j = \sum_{i=1}^m K_i^{(j)}V_{ij} + \sum_{r=1}^n P_r^{(j)}v_{rj},$$

где $K_i^{(j)}, P_r^{(j)}$ – стехиометрические коэффициенты взаимодействия консументов с продуцентами и хищничества среди консументов.

Сделаем дальнейшие упрощающие предположения. Пусть рождаемость продуцентов не лимитирована ни светом, ни минеральным питанием, а ограничена лишь чисто физиологическими пределами. Тогда $F_x^i = \text{const}$. Субстраты в этом случае не оказывают влияния на динамику остальных компонент, поэтому в модели можно рассматривать только виды-продуценты и виды-консументы и третье уравнение из системы (4.1.2) исключить. Предположим также, что система замкнутая и $R_x = R_y = R_c = 0$.

Пусть функция смертности линейно зависит от численности соответствующих видов:

$$D_x^i = m_x^i + \sum_{s=1}^m \mu_{is} x_s, \quad D_y^j = m_y^j + \sum_{r=1}^n \nu_{jr} y_r.$$

Здесь m_x^i , m_y^j — коэффициенты естественной смертности продуцентов и консументов, μ_{is}, ν_{jr} описывают интенсивность внутривидовой конкуренции.

Пусть функция выедания также линейно зависит от концентрации (биомассы) выедаемого вида:

$$V_{ij} = \alpha_{ij} x_i; \quad v_{jr} = \beta_{jr} y_j, \quad r = 1, \dots, n.$$

Учитывая сделанные предположения, модель (4.1.2) можно записать в виде

$$dz_k/dt = \varepsilon_{kr} z_k - \left(\frac{1}{b_k} \right) \sum_{i=1}^{m+n} a_{ki} z_k z_i, \quad k = 1, \dots, m+n. \quad (4.1.3)$$

Здесь

$$z_k = \begin{cases} x_i, & k = i = 1, \dots, m, \\ y_j, & k - m = j = 1, \dots, n, \end{cases}$$

$$\varepsilon_k = \begin{cases} F_x^i - m_x^i, & k = i = 1, \dots, m, \\ -m_y^j, & k - m = j = 1, \dots, n. \end{cases}$$

$$a_{kl}/b_k = \begin{cases} \mu_{is}, & k, l = i, \quad s = 1, \dots, m, \\ \beta_{jr} = P_r^{(j)} \beta_{rj} + \nu_{jr}, & k - m, \quad l - m = j, \quad r = 1, \dots, n, \\ \alpha_{ij}, & k = i = 1, \dots, m, \quad l - m = j = 1, \dots, n, \\ -k_i^{(j)} \alpha_{ij}, & k - m = j = 1, \dots, n, \quad l = i = 1, \dots, m. \end{cases}$$

Система (4.1.3) путем преобразования переменных $N_k = b_k z_k$ и введением матрицы с элементами $\gamma_{kl} = a_{kl}/b_k b_l$ может быть записана в виде (4.1.1) и представляет собой самый общий вид вольтерровских моделей.

Таким образом, рассмотрение балансовых соотношений массы в биогеоценозе приводит к уравнениям, сходным по форме с уравнениями Вольтерра. Поэтому важные выводы, сделанные Вольтерра из математического анализа своих систем, правильны и актуальны с точки зрения современной экологической науки.

При моделировании каждой конкретной экосистемы требуется внимательное изучение характера взаимодействий видов, как находящихся на одном трофическом уровне, так и вступающих в

пищевые взаимодействия. При этом, как и в случае взаимодействия двух видов, функции рождаемости, смертности и выедания могут носить более сложный характер, чем это предусматривается гипотезами Вольтерра. Часто система уравнений, описывающих динамику видов, так сложна, что не только решение, но и исследование устойчивости стационарных состояний такой системы требует применения ЭВМ. Однако некоторые общие выводы делают при исследовании упрощенных систем.

4.2. МОДЕЛЬ ПРОСТОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ

Рассмотрим одну из них – простейшую экосистему с неразветвленными связями между трофическими уровнями, допускающую аналитическое исследование устойчивости ее стационарных состояний (Эман, 1966).

Пусть имеется сообщество, состоящее из популяций n видов живых организмов. Каждому виду присвоим номер $i = 1, 2, \dots, n$. Под x_i будем понимать либо численность популяции i -го вида, либо его суммарную биомассу, или количество некоторого вещества, заключенного в особях этого вида. i -й вид является “хищником” по отношению к $(i - 1)$ -му виду. Первый служит только пищей для второго вида. n -й вид никем не истребляется.

Такой биоценоз может состоять из следующих видов. Первый вид – растительность (продуценты); второй – травоядные животные (консументы I рода); третий – хищники, питающиеся травоядными (консументы II рода); четвертый – хищники, питающиеся хищниками (консументы III рода), и т.д. Исследуем кинетику популяций описанного ценоза. При этом мы будем пользоваться гипотезами, сформулированными Вольтерра:

величины x_i положительны и меняются непрерывно;

популяции всех видов однородны, т.е. мы не принимаем в расчет дифференциацию вида по возрастам, размерам и т.п.

Изменение величины x_i за время Δt обусловлено тремя причинами: рождением новых особей этого вида (коэффициент ϵ_i), естественной смертностью (коэффициент S_i) и убылью за счет поедания хищниками $(i + 1)$ -го вида, которая пропорциональна произведению числа особей (биомасс) видов жертвы и хищника (коэффициент δ_{i+1}).

Система дифференциальных уравнений модели имеет вид

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= (\epsilon_1 - s_1 - \delta_2 s_2)x_1, \\ dx_i/dt &= (\epsilon_i x_{i-1} - s_i - \delta_{i+1} x_{i+1})x'_i, \quad i = 2, \dots, n; \\ \delta_{n+1} &= 0. \end{aligned} \quad (4.2.1)$$

В этой модели развитие первого вида (растительности) не зависит от количества питательных веществ в почве.

Теперь от биоценоза перейдем к рассмотрению биогеоценоза и составим систему дифференциальных уравнений, полагая, что запас питательных веществ в почве ограничен. В рассмотренное сообщество введем условно еще один вид – абиогенную компоненту – почву. Присваиваем ей номер 0. Количество питательных веществ в почве обозначим x_0 . Трупы и экскременты всех видов возвращаются в почву и входят в состав косной компоненты. К предыдущим гипотезам добавляется следующая: изменение величины Δx_0 за время Δt складывается из притока трупов и экскрементов всех видов и убыли за счет поглощения первым видом. Таким образом, биогенные вещества почвы пополняются лишь за счет разложения биомассы органического вещества трофических уровней. В свою очередь эти разложенные в почве до неорганических биогенные вещества используются продуцентами (а вслед за тем и высшими трофическими уровнями) для построения своей биомассы. Рассматриваемая система оказывается замкнутой по ряду биогенных элементов (исключение составляют кислород и углерод, обмен которых происходит через воздух). Для того чтобы использовать факт сохранения массы какого-либо элемента в системе, необходимо в качестве переменных системы использовать не биомассу каждого трофического уровня, а содержание в нем этого биогенного элемента. Модели, учитывающие в явном виде факт сохранения массы в системе, будут рассмотрены ниже. Здесь мы используем лишь балансовые соотношения, учитывающие потоки массы в системе. Будем считать, что приток трупов и экскрементов i -го вида в почву для малого Δt пропорционален величине x_i и равен $p_i x_i$, где p_i – постоянная величина. Назовем ее коэффициентом минерализации i -го вида. Таким образом,

$$\Delta_{01} = \sum_{i=1}^n p_i x_i'.$$

Для описания процесса поглощения питательных веществ из почвы воспользуемся формой Вольтерра. Система дифференциальных уравнений описанной модели биогеоценоза примет вид

$$\begin{aligned} dx_0/dt &= \sum_{i=1}^n p_i x_i - \delta_1 x_0 x_1, \\ dx_1/dt &= (\varepsilon_1 x_{i-1} - S_i - \delta_{i+1} x_{i+1}) x_i, \quad i = 1, 2, \dots, n; \\ \delta_{n+1} &= 0. \end{aligned} \tag{4.2.2}$$

Необходимое условие правильности модели – это устойчивость ее стационарных состояний. Исследование устойчивости проводят по общей схеме, уже применявшейся нами при изучении свойств системы двух дифференциальных уравнений.

1. Устанавливается существование стационарной точки и дается метод ее определения.

2. Проводится замена переменных $x_i = y_i + \bar{x}_i$. Начало координат при такой замене становится тривиальным (нулевым) решением новых систем.

3. Рассматривается вопрос устойчивости решений приведенной системы относительно ее тривиального решения. Исследование проводится по первому приближению методом А.М. Ляпунова. Для этого определяют знаки действительных частей корней характеристического уравнения линеаризованной системы. Напомним, что, для того чтобы корни алгебраического уравнения имели отрицательные действительные части, необходимо и достаточно, чтобы определители Гурвица этого уравнения были положительны.

Для уравнения вида

$$a_0 \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_n = 0$$

определители Гурвица записываются так:

$$\Delta_1 = a_1; \quad \Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix}; \quad \dots \quad \Delta_n = \begin{vmatrix} a_1 & a_0 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{2n-1} & a_{2n-2} & \dots & a_n \end{vmatrix},$$

где $a_i = 0$ ($i = 1, 2, \dots, n$) при $i > n$.

Подробное исследование, проведенное в работе Эман (1966), показало, что система (4.2.1), описывающая биоценоз, имеет устойчивое стационарное состояние лишь при четном n (утверждение, явно противоречащее биологическому смыслу). При этом устойчивость не является асимптотической особой точка негрубая - недостаток, который обсуждался нами при изучении системы Вольтерра из двух видов хищник - жертва в отсутствие внутривидовой конкуренции.

Модель биогеоценоза (4.2.2) имеет единственную асимптотически устойчивую особую точку при некоторых условиях, связывающих коэффициенты системы: $\epsilon_i, \delta_i, p_i, s_i$.

Проведем исследование частного случая системы (4.2.2) при $n = 2$. т.е. рассмотрим систему почва - продуцент - консумент. Уравнения, описывающие динамику компонентов этой системы, имеют вид

$$\begin{aligned} dx_0/dt &= p_1 x_1 + p_2 x_2 - \delta_1 x_0 x_1, \\ dx_1/dt &= (\epsilon_1 x_0 - s_1 - \delta x_2) x_1, \\ dx_2/dt &= (\epsilon_2 x_1 - s_2) x_2. \end{aligned}$$

Стационарную точку системы (4.2.3) находят из системы алгебраических уравнений

$$\begin{aligned} -\delta_1 \bar{x}_0 \bar{x}_1 + p_1 \bar{x}_1 + p_2 \bar{x}_2 &= 0, \\ \varepsilon_1 \bar{x}_0 - \delta_2 \bar{x}_2 &= 0, \\ \varepsilon_2 \bar{x}_1 &= s_2. \end{aligned}$$

Координаты стационарной точки

$$\bar{x}_1 = \frac{s_2}{\varepsilon_2}, \quad \bar{x}_0 = \frac{s_1 \varepsilon_2 p_2 - p_1 \delta_2 s_1}{\delta_1 \delta_2 s_2 - \varepsilon_1 \varepsilon_2 p_2}, \quad (4.2.4)$$

$$\bar{x}_2 = s_2 \frac{p_1 \varepsilon_1 - \delta_1 \varepsilon_1}{\delta_1 \delta_2 s_2 - p_2 \varepsilon_1 \varepsilon_2}. \quad (4.2.5)$$

Из (4.2.4) видно, что $\bar{x}_1 > 0$ всегда. Кроме того, если $\bar{x}_2 > 0$, то и $\bar{x}_0 = (\delta_2 \bar{x}_2 + s_1)/\varepsilon_1 > 0$. Это означает, что необходимым условием существования положительной стационарной точки является условие $\bar{x}_2 > 0$. Дробь (4.2.5) будет положительной, если ее числитель и знаменатель одного знака. Таким образом, для существования положительной стационарной точки должна выполняться одна из систем неравенств

$$p_1 > \delta_1 s_1 / \varepsilon_1, \quad p_2 < \delta_1 \delta_2 s_2 / \varepsilon_1 \varepsilon_2 \quad (4.2.6)$$

или

$$p_1 < \delta_1 s_1 / \varepsilon_1, \quad p_2 > \delta_1 \delta_2 s_2 / \varepsilon_1 s_2. \quad (4.2.7)$$

Перенесем начало координат в особую точку путем замены переменных $y_i = x_i - \bar{x}_i$, $i = 0, 1, 2$. Линеаризованная система имеет вид

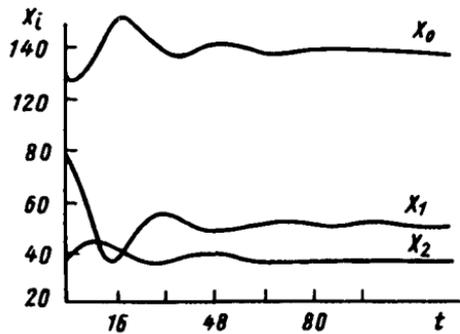
$$\begin{aligned} dy_0/dt &= y_0(-\delta_1 \bar{x}_1) + y_1(p_1 - \delta_1 \bar{x}_0) + p_2 y_2 - \delta_1 y_1 y_0, \\ dy_1/dt &= y_0(\varepsilon_1 \bar{x}_1) + y_0(-\delta_2 \bar{x}_1) + \varepsilon_1 y_1 y_2 - \delta_2 y_1 y_2, \\ dy_2/dt &= y_1(\varepsilon_1 \bar{x}_2) + \varepsilon_2 y_1 y_2. \end{aligned}$$

Соответствующее ей характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} -\delta_1 \bar{x}_1 - \lambda & p_1 - \delta_1 \bar{x}_0 & p_2 \\ \varepsilon_1 \bar{x}_1 & -\lambda & -\delta_2 \bar{x}_1 \\ 0 & \varepsilon_2 \bar{x}_2 & -\lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Вычислив коэффициенты характеристического уравнения, получим для определителей Гурвица, что $\Delta_1 > 0$ и $\Delta_2 > 0$, $\Delta_3 = \Delta_2 a_3$, откуда необходимым и достаточным условием устойчивости системы является выполнение неравенства $p_2 < \delta_1 \delta_2 \bar{x}_1 / \varepsilon_1$, что при подстановке $x_2 = s_2 / \varepsilon_2$ равносильно второму из соотношений

Рис. 4.4. Поведение переменных (x_0, x_1, x_2) системы (4.2.3) во времени



(4.2.6). Следовательно, выполнение соотношения (4.2.6) является достаточным условием существования положительной, асимптотически устойчивой, стационарной точки. Выполненное на ЭВМ изучение поведения этой системы для разных значений коэффициентов показало, что решения имеют вид затухающих колебаний (рис. 4.4). Если же реализуются неравенства (4.2.7), условия Гурвица не выполняются и стационарная точка неустойчива.

Итак, проведенное исследование показало, что системы с неразветвленными связями между трофическими уровнями без учета ограниченности косной компоненты (4.2.1) обладают следующими свойствами: а) если число видов n нечетное, то соответствующая система уравнений (4.2.1) несовместна и не может описывать реальный биоценоз; б) если число видов n четное, система (4.2.1) находится на границе устойчивости, и любая случайная флуктуация может привести к ее вырождению, что, по-видимому, также не соответствует положению дел в реальном биоценозе.

Учитывая ограниченность абиотической компоненты, мы приходим к системе уравнений (4.2.2), имеющей единственное устойчивое стационарное состояние, причем поведение компонентов системы при разных значениях коэффициентов может быть различным, в частности иметь вид затухающих колебаний.

Таким образом, совместное рассмотрение живых и косных компонентов ценоза, на необходимость которого в биологическом исследовании неоднократно указывал Н.В. Сукачев (1947), оказывается необходимым при математическом моделировании экосистем.

4.3. СТАЦИОНАРНЫЕ СОСТОЯНИЯ И ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ В СООБЩЕСТВЕ ИЗ ТРЕХ ВИДОВ

В гл. 2, 3 мы рассматривали сообщества, состоящие из одного и двух видов. Для них можно провести достаточно полный анализ влияния различных биологических факторов на динамику

численности популяции. Введение в динамические локальные модели, записанные в виде системы двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений некоторых дополнительных факторов, например запаздывания или случайных факторов, делает аналитическое исследование такой модели затруднительным.

Для системы из трех видов в случае разветвленной трофической цепи даже исследование автономной локальной системы становится чрезвычайно сложным. Здесь отступление от вольтерровской схемы и учет биологических факторов, влияющих на динамику численности сосуществующих популяций, приводят к слишком большому разнообразию модельных систем, проанализировать которые не представляется возможным по двум причинам.

Во-первых, качественная теория дифференциальных уравнений, служащих действенным инструментом для исследования систем второго порядка, не столь хорошо разработана для систем третьего и более высокого порядка. В значительной степени остается открытым вопрос о структуре и классификации притягивающих объектов в фазовых пространствах выше двух.

Во-вторых, системы дифференциальных уравнений, описывающие динамику трех и более взаимодействующих популяций, даже после нормировки содержат большое число параметров. Наиболее удобным методом качественного исследования динамических систем является анализ параметрической окрестности бифуркаций высоких, в идеале максимально высоких в данной системе, коразмерностей (Молчанов, 1975). Таким образом, для исследования систем третьего порядка, зависящих от большого числа параметров, требуется знание формы бифуркаций высоких коразмерностей в трехмерном фазовом пространстве. Многие бифуркации коразмерности выше первой в таких системах не исследованы.

В последние годы в качественной теории дифференциальных уравнений получены принципиально новые результаты, показывающие существование в системах динамических уравнений третьего и более высокого порядка наряду с точками равновесия и предельными циклами притягивающих режимов типа так называемых "странных аттракторов". Эти режимы представляют собой области, плотно заполненные фазовыми траекториями. Именно такие системы наблюдаются при анализе на ЭВМ некоторых динамических моделей экологических сообществ, состоящих из трех видов. В работах А.Д. Базыкина, А.И. Хибника, Т.И. Буриева (1985) проведено качественное исследование систем, состоящих из трех видов, и получены полные наборы двумерных срезов параметрического портрета и фазовых портретов для сообществ два хищника—жертва и две жертвы—хищник. При исследовании последней системы получены результаты, свидетельствующие о стабилизирующей роли хищника в таком биоценозе. Если в отсутствие хищника, в соответствии с теорией Гаузе, сосуществование двух видов жертв невозможно, то при наличии хищника в

системе при разных значениях параметров возможны следующие разнообразные режимы (Базыкин, 1985).

1. Глобально притягивающие режимы: а) одна популяция без хищника; б) одна популяция жертвы с хищником; в) стационарное сосуществование трех популяций.

2. Триггерные режимы: а) в отсутствие хищника либо одна, либо другая популяция жертвы; б) либо одна популяция жертвы сосуществует с хищником, либо другая существует без хищника; в) с хищником сосуществует либо одна, либо другая популяция жертвы; г) устойчивое стационарное сосуществование всех трех популяций либо существование одной из популяций жертвы в отсутствие хищника и конкурента; д) то же, но сосуществование всех трех видов возможно лишь в автоколебательном режиме.

Отсюда следуют интересные результаты, касающиеся условий существования популяций.

1. Введение в сообщество хищника может обеспечить устойчивое сосуществование конкурирующих видов жертвы, невозможное в отсутствие хищника. Сходный результат был получен В.В. Алексеевым (1976) при анализе систем с ограничением по массе.

2. Режим сосуществования всех трех популяций может быть либо глобально устойчивым, либо иметь в фазовом пространстве границу области притяжения (триггерность).

3. Сосуществование всех трех видов может происходить в стационарном или автоколебательном режиме в отсутствие каких-либо специальных дестабилизирующих факторов (в силу автономных свойств системы).

В системах, состоящих из хищника и двух жертв при наличии внутривидовой конкуренции между жертвами при изменении параметров системы, возможны бифуркационные явления, приводящие к появлению квазистохастических режимов. На рис. 4.5, 4.6 представлены результаты, полученные в работе (Апонина и др., 1982) при численном исследовании уравнений

$$\begin{aligned} du_1/dt &= u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4v), \\ du_2/dt &= u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10v), \\ dv/dt &= -v(1 - 0,25u_1 - 4u_2 - v). \end{aligned} \quad (4.3.1)$$

Здесь u_1, u_2 – безразмерные численности видов-жертв, v – безразмерная численность хищников, α_1, α_2 – параметры, соответствующие биотическим потенциалам видов-жертв.

В некоторой области параметров на плоскости α_1, α_2 в системе имеется предельный цикл сложной формы (рис. 4.5). При уменьшении α_2 в пределах указанной параметрической области и $\alpha_{s1} > \alpha_1 > \alpha_{s2}$ наблюдается серия последовательных удвоенных циклов (рис. 4.6, а-г). В некотором диапазоне значений α_2 из

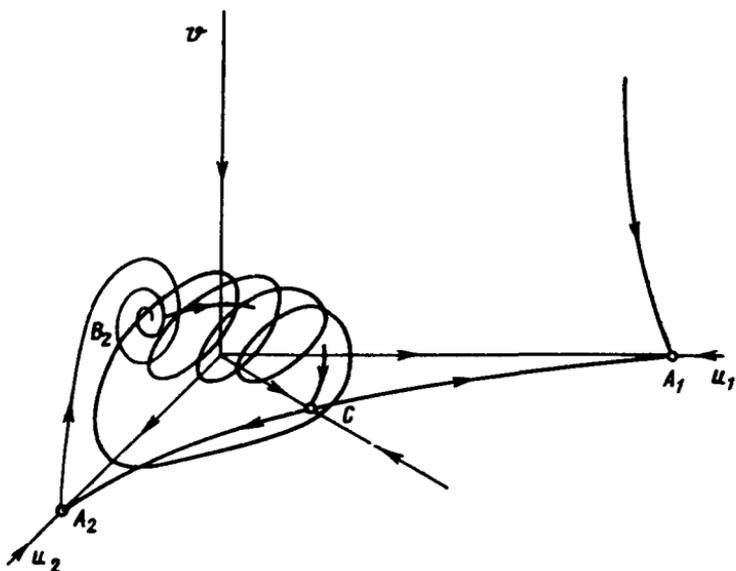


Рис. 4.5. Схематическое изображение предельного цикла в трехмерном пространстве для системы (4.3.1) при значениях параметров, лежащих в окрестности линии сепаратрисного контура (Базыкин, 1985)

результатов численного эксперимента видно, что траектория системы полностью заполняет некоторый фазовый объем. При этих значениях параметров поведение системы неотлично от случайного, т.е. является квазистохастическим. Притягивающий объект в фазовом пространстве является “странным аттрактором”. Результат численного эксперимента совпадает с математическими результатами о возможности существования в изучаемой системе при данных значениях параметров притягивающего гиперболического множества.

А.Д. Базыкин (1985) дает следующую экологическую интерпретацию полученным бифуркационным последовательностям. Выше указывалось, что присутствие хищника при некоторых значениях параметров системы может обеспечивать сосуществование двух конкурирующих популяций жертв, невозможное без него. Уменьшение величины α_2 можно трактовать как возникновение и нарастание нагрузки на сообщество в форме промысла второго вида жертвы. Исход при этом всегда (при любых α_1) одинаков: увеличение нагрузки сверх некоторой критической приводит к разрушению сообщества, а именно к вымиранию промышленного вида жертвы, а при низком биотическом потенциале первого вида жертвы ($\alpha_1 < 4$) – к вымиранию также и хищника. В последнем случае одновременное вымирание промышленного вида жертв и хищника происходит не в процессе постепенного уменьшения

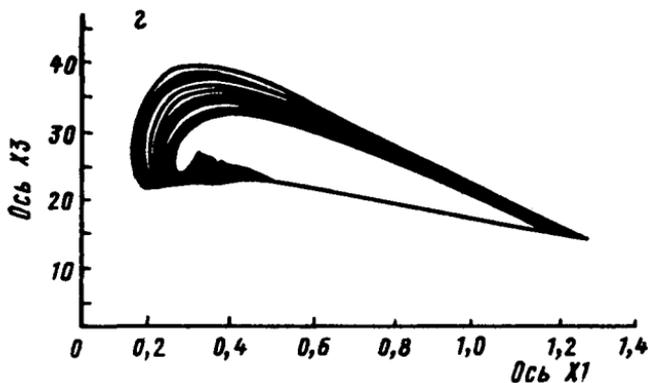
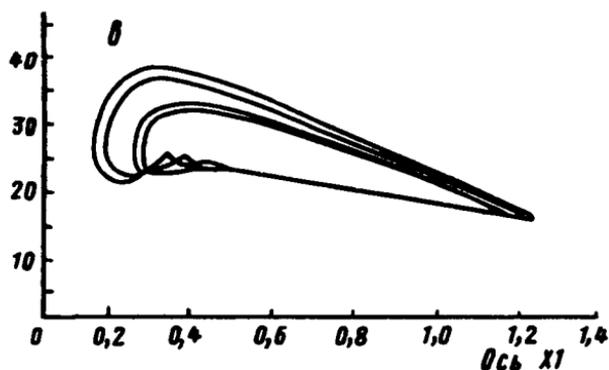
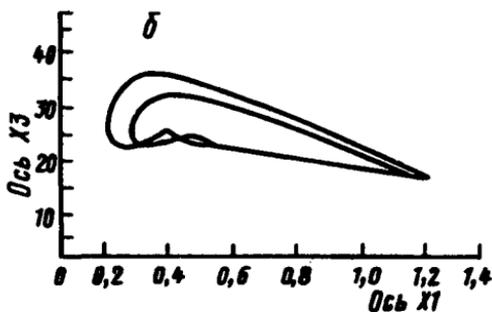
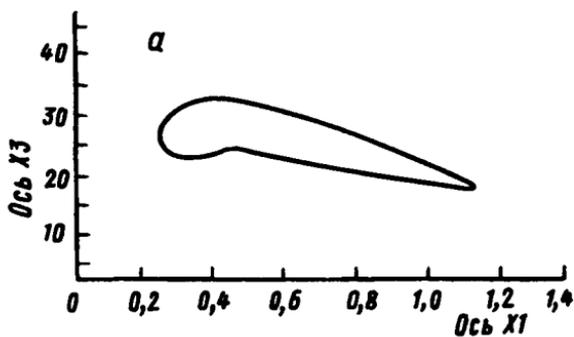


Рис. 4.6. Проекция трехмерной притягивающей траектории на координатную плоскость $\{u_1, v\}$ фазового пространства для системы (4.3.1) при $\alpha_1 = 2,4$ и α_2 : а - 1,7537, б - 1,7533, в - 1,7532, г - 1,7531 (результаты численного эксперимента). Символы X1 и X3 соответствуют величинам u_1 и v (Апонина и др., 1982)

численности по мере увеличения нагрузки, а резко, скачком, в результате пересечения опасной параметрической границы.

Природа опасной границы и критерии приближения к ней могут быть различны. Первый “наме́к” на приближение к опасной границе – возникновение автоколебаний. Более тонкие критерии приближения к опасной границе различны в зависимости от значений биотического потенциала первого вида α_1 . При больших и малых α_1 критерием являются возникновение релаксационности и усложнение формы колебаний. При промежуточных значениях α_1 критерий приближения к опасной границе представляет серию последовательных удвоений периода автоколебаний и возникновение режима квазистохастических колебаний.

Среди работ, в которых изучаются типы динамического поведения сообществ, обращают на себя внимание исследования, посвященные моделированию положительных взаимодействий между видами. Взаимоотношения симбиоза или мутуализма чрезвычайно разнообразны как в растительном, так и в животном мире, но в математической экологии им уделяли гораздо меньше внимания, чем отношениям типа хищник–жертва и конкуренции. Симбиотические отношения, основанные на непосредственной передаче вещества от одного вида к другому (как в случае азотфиксирующих бактерий), происходят в рамках взаимоотношений двух видов и могут быть описаны классическими вольтерровскими моделями и их модификациями. Однако в природе значительно более широко распространены опосредованные положительные влияния видов друг на друга. Например, когда какой-либо вид отрицательно влияет на вид-хищник или вид-конкурент, тем самым оказывая положительное влияние на вид-жертву (конкурента-мутуалиста). Включение в поле зрения теоретической математической экологии такого типа взаимодействий существенно расширяет класс систем, в которых взаимодействие видов ведет к увеличению скорости роста некоторых из них.

Важность теоретического рассмотрения таких систем вызвана не только распространенностью этих взаимодействий в природе, но и нуждами самой математической экологии. Учет симбиотических отношений между видами позволяет описать интересные явления в пространственно распределенных системах. Благодаря взаимному усилению виды-симбионты создают некий аналог “реакторов-размножителей” в активной среде, которые во взаимодействии с процессами перемещений в пространстве могут вести к стабилизации вымирающих сообществ и образованию “пятен жизни” – экологических диссипативных структур.

Рассмотрим общие модели мутуалистических сообществ из трех видов, исследованных Реем с соавт. (Ray et al, 1986).

Модель мутуализма в системе хищник – жертва представляет собой систему уравнений

$$\begin{aligned} du/dt &= uh(u, x), \\ dx/dt &= \alpha xg(u, x) - yp(u, x), \\ dy/dt &= y[-s + cp(u, x)]. \end{aligned} \quad (4.3.2)$$

Скорость роста мутуалиста выражается функцией $h(u, x)$, относительно которой сделаны следующие предположения:

$$\partial h(u, x)/\partial u < 0,$$

что означает падение скорости роста с увеличением плотности популяции. Условия $\partial h(u, x)/\partial x > 0$, $h(0, x) > 0$, $x, u \geq 0$ отражают взаимное положительное влияние мутуалиста и жертвы. $g(u, 0) > 0$ представляет собой скорость роста жертвы в отсутствие хищника, для нее также $\partial g(u, x)/\partial x < 0$, $u, x > 0$. $p(u, x)$ – функция хищничества,

$$\begin{aligned} p(u, 0) &= 0, \quad \partial p(u, x)/\partial u < 0, \\ \partial p(u, x)/\partial x &> 0, \quad u, x \geq 0, \end{aligned} \quad (4.3.3)$$

s, c – положительные константы, α – бифуркационный параметр.

При $u = 0$ система уравнений (4.3.2) сводится к классической системе взаимодействия типа хищник—жертва.

Модель мутуализма в системе конкурирующих видов x_1 и x_2 дается системой уравнений

$$\begin{aligned} du/dt &= uh(u, x_1), \\ dx_1/dt &= \alpha x_1[g_1(u, x_1) - g_1(u_1, x_1, x_2)], \\ dx_2/dt &= x_2[g_2(x_2) - g_2(x_1, x_2)], \end{aligned} \quad (4.3.4)$$

α – бифуркационный параметр; на функции конкуренции накладываются следующие условия:

$$\begin{aligned} g_1(u, x_1, 0) &= 0, \quad \partial g(u, x_1, x_2)/\partial u < 0, \\ \partial g_1(u, x_1, x_2)/\partial x_1 &\geq 0, \quad \partial g_1(u, x_1, x_2)/\partial x_2 > 0, \\ g_2(0, x_2) &= 0, \quad \partial g_2(x_1, x_2)/\partial x_1 > 0, \quad \partial g_2(x_1, x_2)/\partial x_2 \geq 0, \end{aligned}$$

которые означают, что конкуренция усиливается с ростом плотности каждого из конкурентов, мутуалист уменьшает отрицательное влияние x_1 на x_2 .

Для систем (4.3.2), (4.3.4) условия стабильности (ограниченности решений положительным октантом) определяются ограничениями на емкость среды независимо от существования вида-мутуалиста.

Получены условия, при которых введение мутуалиста приводит к вымиранию вида-хищника в системе, в отсутствие мутуалиста глобально устойчивой, и условия устойчивого сосуществования всех трех видов. Получены условия возникновения в системе колебаний малой амплитуды — мягкого рождения предельного цикла.

В модели конкуренции присутствие мутуалиста может сказаться на исходе конкуренции между x_1 и x_2 . При этом возможно как одно устойчивое состояние равновесия с выживанием x_1 и вымиранием x_2 , так и триггерное поведение системы, когда исход конкуренции зависит от начальных условий. Здесь также возможны колебания малой амплитуды. Возможность колебаний большой амплитуды (предельного цикла) не исследована.

Отметим, что мутуалистические отношения в трех и более видовой системе могут быть очень сложными и запутанными. Например, в системах конкурирующих видов роль мутуалиста одной из жертв может играть хищник, если в его пищевом рационе предпочтение оказывается видам, отрицательно влияющим на рост жертвы-мутуалиста. Исследование подобных систем несомненно покажет большое богатство динамических режимов, включая многостационарные, колебательные и квазистохастические.

4.4. ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ

Уравнения для динамики численности популяций дают богатые возможности для моделирования биологических сообществ с различным поведением численности отдельных видов во времени. Но при их использовании для описания потоков вещества в системе возникает вопрос о связи его с потоком энергии и определении входящих в эти уровни коэффициентов, зависящих от характера метаболизма следующих видов. Непосредственное определение коэффициентов массообмена или популяционной динамики из опытных данных нередко бывает затруднительным в то время как энергетические коэффициенты, входящие в уравнения для потоков энергии, относительно легко определяются из эксперимента. (Ulanowicz, 1972) предложил использовать уравнения типа Вольтерра для описания не только потока массы, но и потока энергии от одного вида к другому. При этом число уравнений, описывающих взаимодействия между видами, удваивается, что позволяет выразить ряд коэффициентов популяционной динамики через энергетические коэффициенты.

Рассмотрим замкнутую экосистему, состоящую из пяти компонентов, между которыми осуществляется перенос массы и энергии (рис. 4.7). Здесь M^i — массы соответствующих компонентов системы, m^{ij} — потоки масс от i -го компонента к j -му. Для изменений

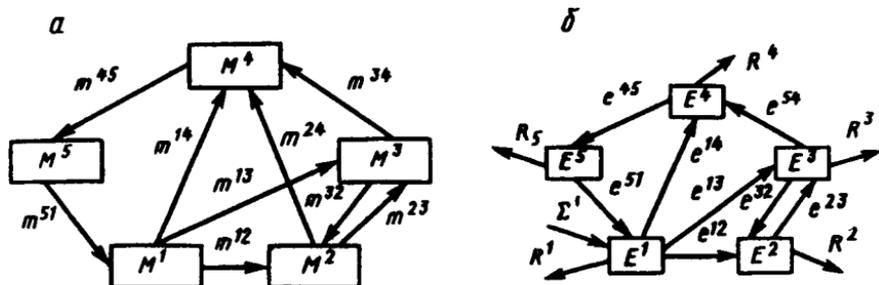


Рис. 4.7. Схема переноса массы (а) и энергии (б) в замкнутой экосистеме из пяти компонентов

масс dM^i/dt можно записать пять дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}
 dM^1/dt &= m^{51} - m^{12} - m^{13} - m^{14}, \\
 dM^2/dt &= m^{12} + m^{32} - m^{23} - m^{24}, \\
 dM^3/dt &= m^{13} + m^{23} - m^{34} - m^{32}, \\
 dM^4/dt &= m^{14} - m^{24} + m^{34} - m^{43}, \\
 dM^5/dt &= m^{45} - m^{51}.
 \end{aligned}
 \tag{4.4.1}$$

Если считать систему замкнутой по массе, то к этой системе можно добавить еще одно уравнение, отражающее закон сохранения массы:

$$d(M^1 + M^2 + M^3 + M^4 + M^5)/dt = 0
 \tag{4.4.2}$$

или

$$M^1 + M^2 + M^3 + M^4 + M^5 = \text{const}.$$

Известно, что в природном сообществе все виды так или иначе связаны между собой, будь то трофические (пищевые) или топические (не связанные с пищевой цепью) взаимодействия. Поэтому в соответствии с гипотезами Вольтерра поток массы от вида с номером p к виду с номером q в общем случае представляет собой билинейную комбинацию биомасс всех видов сообщества (см. §4.1):

$$m^{pq} = \sum_{u,v} B_{uv}^{pq} M^u M^v
 \tag{4.4.3}$$

(u, v - индексы суммирования).

Здесь в целях общности предполагается, что поток массы $p \rightarrow q$ может зависеть и от взаимодействия других видов. Ясно, что всегда в (4.4.3) могут найтись члены, где $B_{uv}^{pq} = 0$. В частности,

если хищник (вид q) питается лишь одним видом жертв p , а другие связи отсутствуют, то все коэффициенты B_{uv}^{pq} обращаются в нуль при $v \neq p, u \neq q$.

Таким образом, мы получили уравнения популяционной динамики:

$$dM^i/dt = \sum_{p,q,u,v} \alpha_{pq}^i B_{uv}^{pq} M^u M^v, \quad (4.4.4)$$

$i = 1, 2, \dots, n$, где n – число компонентов системы, $\alpha_{pq}^i = 1$, если поток массы протекает к i -му виду, $\alpha_{pq}^i = -1$, если поток массы направлен от i -го вида. В остальных случаях $\alpha_{pq}^i = 0$.

Отличие потоков масс и энергий состоит в том, что система принципиально не может быть замкнутой по энергии, хотя она и является замкнутой по массе (уравнение (4.4.2)). Действительно, в каждом звене системы непрерывно происходит процесс перехода химической энергии в тепло в процессах метаболизма. При этом в соответствии со вторым началом термодинамики каждый из рассматриваемых видов теряет определенное количество энергии, которое мы обозначим R^i . Для функционирования системы необходимо, чтобы некоторые члены рассматриваемого нами сообщества пополняли запасы энергии. Эту роль в экосистеме выполняют автотрофы, превращая энергию солнца в химическую. Обозначим энергию, запасаемую i -м звеном, Q^i . $Q^i = 0$, если i -й вид не является продуцентом. Поток энергии от вида p к виду q , сопровождающий поток массы между этими видами, обозначим через e^{pq} . Баланс энергии для i -й популяции нашего сообщества можно записать в виде

$$dE^i/dt = \sum_{p,q} \alpha_{pq}^i e^{pq} - R^i - Q^i. \quad (4.4.5)$$

Первый член правой части уравнения описывает поток энергии, соответствующий потоку биомасс, проходящему через i -е звено, второй – соответствует собственным энергетическим потерям i -го звена, а Q^i – фиксации энергии для автотрофных видов.

Предположим, что энергосодержание единицы биомассы каждого вида постоянно. В таком случае энергия, которой обладает i -е звено нашей системы, пропорциональна биомассе этого звена:

$$E^i = \Lambda^i M^i. \quad (4.4.6)$$

Соответственно поток энергии от p -го звена к q -му можно записать в виде

$$e^{pq} = \lambda^{pq} m^{pq}. \quad (4.4.7)$$

Подставив в (4.4.7) выражение для m^{pq} из (4.4.3), будем иметь

$$e^{pq} = \lambda^{pq} \sum_{u,v} B_{uv}^{pq} M^u M^v. \quad (4.4.8)$$

Энергетические потери вида в процессах метаболизма можно также считать пропорциональными их биомассе:

$$R^i = \rho^i M^i \quad (4.4.9)$$

Скорость запасаения световой энергии продуцентом при постоянных условиях освещения в первом приближении также можно считать пропорциональной биомассе продуцента:

$$Q^i = \psi^i M^i \quad (4.4.10)$$

Учитывая (4.4.8), (4.4.10), перепишем баланс энергии для i -го вида:

$$\Lambda^i dM^i/dt = \sum_{p,q} \alpha_{pq}^i \lambda^{pq} \sum_{u,v} B_{uv}^{pq} M^u M^v - \rho^i M^i - \psi^i M^i. \quad (4.4.11)$$

В правой части уравнений системы, в отличие от уравнений системы (4.4.4), — два линейных члена. Вспомним, однако, что мы рассматриваем замкнутую по массе систему, в которой

$$\sum M^i = M = \text{const}.$$

Разделим и умножим на величину M члены в правой части уравнения (4.4.11). Тогда можно записать линейные члены в виде

$$R^i = \rho^i M^i = \rho^i \sum_j M^i M^j / M = \sum_{u,v} r_{uv}^i M^u M^v,$$

где

$$\sum_j M^i M^j = M^i \sum_j M^j = M^i M, \quad r_{uv}^i = \rho^i / M. \quad (4.4.11)$$

Аналогично

$$Q^i = \sum_{u,v} \sigma_{uv}^i M^u M^v,$$

где $\sigma_{uv}^i = \psi^i / M$. Учитывая эти преобразования, из (4.4.11) получим

$$\begin{aligned} \Lambda^i (dM^i/dt) & \sum_{p,q} \sum_{u,v} \lambda^{pq} \alpha_{pq}^i B_{uv}^{pq} M^u M^v + \sum_{uv} M^u M^v - \sum_{uv} r_{uv}^i M^u M^v \\ & = \sum_{p,q,u,v} (\alpha_{pq}^i \lambda^{pq} B_{uv}^{pq} - r_{uv}^i + \sigma_{uv}^i) M^u M^v, \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (4.4.12)$$

Сравнивая левые части уравнений (4.4.12) для энергетических потоков в системе и (4.4.4) для потоков масс, можно записать систему равенств

$$\sum_{u,v,p,q} \alpha_{pq}^i \Lambda^i B_{uv}^{pq} M^u M^v = \sum_{u,v,p,q} (\alpha_{pq}^i \lambda^{pq} B_{uv}^{pq} - r_{uv}^i + \sigma_{uv}^i) M^u M^v, \quad (4.4.13)$$

или

$$\sum_{u,v} \left(\sum_{p,q} \alpha_{pq}^i \Lambda^i B_{uv}^{pq} - \sum_{p,q} \alpha_{pq}^i \lambda^{pq} B_{uv}^{pq} - r_{uv}^i + \sigma_{uv}^i \right) M^u M^v = 0, \\ i = 1, 2, \dots, n.$$

Это соотношение устанавливает связь между коэффициентами популяционной динамики B_{uv}^{pq} и энергетическими параметрами $\lambda, \Lambda, r, \sigma$. Выражение (4.4.13) представляет собой однородную квадратичную форму, которая обращается в нуль при произвольных M^i, M^j лишь в том случае, если все ее коэффициенты равны нулю. Таким образом, мы имеем систему алгебраических уравнений для определения коэффициентов массообмена, или коэффициентов популяционной динамики B_{uv}^{pq} . В общем случае число связей между видами и соответственно количество коэффициентов B_{uv}^{pq} намного превышает число видов, и, следовательно, не все B_{uv}^{pq} могут быть определены из системы уравнений (4.4.13), тем не менее вышеизложенный метод применим при моделировании систем с малым числом связей. Например, рассмотрим замкнутую по массе систему, состоящую из трех компонентов, между которыми осуществляются лишь односторонние связи. Первый вид является продуцентом. Схемы потоков массы и энергии в такой системе изображены на рис. 4.8. Количество связей между компонентами совпадает с числом компонентов, что позволяет полностью выразить все коэффициенты популяционной динамики через энергетические коэффициенты.

Запишем уравнения для потоков массы и потоков энергии в системе из трех компонентов:

$$\begin{aligned} dM^1/dt &= B_{11}^1 (M^1)^2 + B_{12}^1 M^1 M^2 + B_{31}^1 M^3 M^1 \\ &\quad + B_{22}^1 (M^2)^2 + B_{21}^1 M^2 M^3 + B_{33}^1 (M_3)^2, \\ dM^2/dt &= B_{11}^2 (M^1)^2 + B_{12}^2 M^1 M^2 + B_{23}^2 M^2 M^3 \\ &\quad + B_{13}^2 M^1 M^3 + B_{22}^2 (M^2)^2 + B_{33}^2 (M_3)^2, \\ dM^3/dt &= B_{11}^3 (M^1)^2 + B_{12}^3 M^1 M^2 + B_{31}^3 M^3 M^1 \\ &\quad + B_{21}^3 M^2 M^3 + B_{22}^3 (M^2)^2 + B_{33}^3 (M^3)^2, \end{aligned} \quad (4.4.14)$$

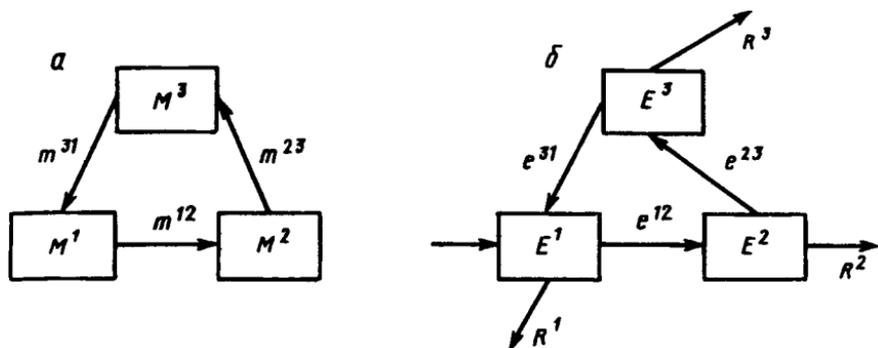


Рис. 4.8. Схема переноса массы (а) и энергии (б) в замкнутой экосистеме из трех компонентов

$$\begin{aligned}
 dE^1/dt &= e^{31} - e^{13} + Q^1 - R^1, \\
 dE^2/dt &= e^{12} - e^{23} - R^2, \\
 dE^3/dt &= e^{23} - e^{31} - R^3.
 \end{aligned}
 \tag{4.4.15}$$

Можно преобразовать уравнение (4.4.15) по описанной выше схеме, выразив сначала потоки энергии через потоки массы. В результате получим уравнения популяционной динамики, включающие лишь энергетические параметры:

$$\begin{aligned}
 \frac{dM_1}{dt} &= \frac{\sigma - r_1}{M(\lambda_1 - \lambda_2)}(M^1)^2 + \left[\frac{\sigma - r_1}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} - \frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_2)} \right] M^1 M^2 \\
 &+ \frac{\sigma - r_1}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} M^1 M^3 - \frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_2)} M^2 M^3 - \frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_2)} (M^3)^2, \\
 \frac{dM^2}{dt} &= \frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} (M^2)^2 + \frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_2)} M^1 M^2 - \frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_3)} M^1 M^3 \\
 &+ \left[\frac{r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_2)} - \frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_3)} \right] M^2 M^3 - \frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_3)} (M^3)^2, \\
 \frac{dM_3}{dt} &= \frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_1)} (M^3)^2 - \frac{\sigma - r_1}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} M^1 M^2 \\
 &+ \left[\frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_3)} - \frac{\sigma - r_1}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} \right] M^1 M^3 \\
 &+ \frac{r_3}{M(\lambda_2 - \lambda_3)} M^2 M^3 - \frac{\sigma - r_2}{M(\lambda_1 - \lambda_3)} (M^1)^2.
 \end{aligned}
 \tag{4.4.16}$$

Интересно, что исследование характера этих уравнений показывает, что достаточным условием их устойчивости являются неравенства

$$\lambda_3 > \lambda_2 > \lambda_1.$$

В более поздних работах (Ulanowitz, 1979) было показано, что описание экологической системы с учетом потоков энергий может быть полезным при моделировании “прямоточных” систем с любым количеством уровней и произвольными связями между видами соседних трофических уровней. При этом необходимым и достаточным условием устойчивости состояния равновесия системы, описывающей модель типа (4.4.12), будет выполнение аналогичного соотношения:

$$\lambda_n > \lambda_{n-1} > \dots > \lambda_2 > \lambda_1,$$

где $\lambda_i (i = 1, \dots, n)$ – коэффициент, выражающий энергосодержание единицы биомассы i -го уровня.

Этот ряд соотношений означает, что чем выше вид находится на трофической пирамиде, тем выше энергосодержание его биомассы, что согласуется с экспериментальными данными об энергосодержании видов разных трофических уровней.

4.5. СИСТЕМЫ С ФИКСИРОВАННЫМ КОЛИЧЕСТВОМ ВЕЩЕСТВА

При моделировании динамики численности видов в замкнутых экосистемах продуктивным оказался подход, когда переменными, входящими в уравнения, являются не биомассы видов, а общие массы того или иного вещества, содержащегося в организмах каждого вида. Такой подход позволяет учесть замкнутость системы по массе (Алексеев, 1976; Алексеев и др., 1978, 1980).

Рассмотрим циркуляции вещества в системе, состоящей из растений (продуцентов) ($M_1^{(i)}$), опада ($M_2^{(i)}$), редуцентов ($M_3^{(i)}$), минерализующих спад, и почвы (M_{Π}) (рис. 4.9). Перечеркнутыми стрелками обозначены потоки вещества, определяемые процессом отмирания живых организмов. Скорости этих процессов считаются пропорциональными биомассе соответствующих видов (линейные члены в уравнениях). Простыми стрелками обозначены потоки вещества, обусловленные активными взаимодействиями живых организмов друг с другом и с неживым веществом. Скорости таких потоков предполагали, следуя Вольтерра, пропорциональными вероятности встречи особей разных видов друг с другом, т. е. произведению масс вещества, заключенного в каждом из взаимодействующих блоков системы (билинейные члены в уравнениях).

Резервуар минеральных питательных веществ M_{Π} будет общим для n трофических пирамид, причем между видами на разных трофических уровнях могут осуществляться всевозможные взаимодействия. Чтобы не загромождать схему, на рис. 4.9 указаны лишь некоторые из потоков вещества между компонентами системы.

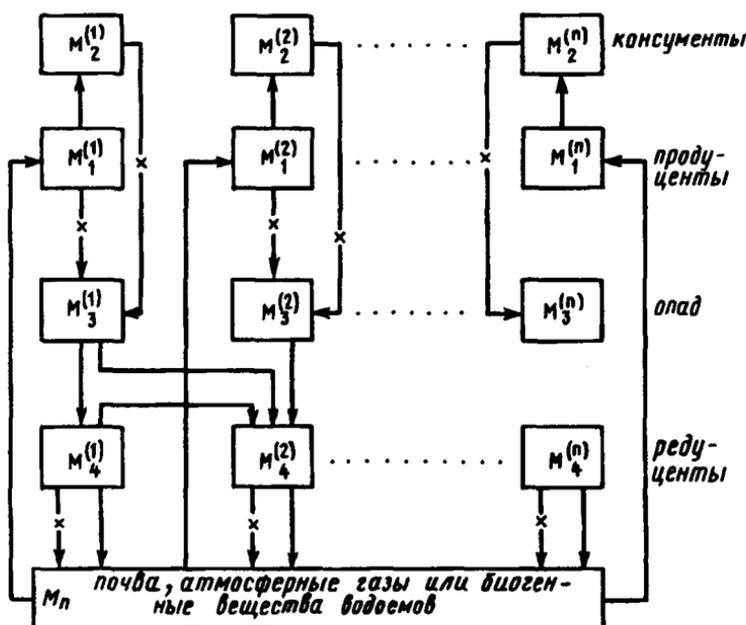


Рис. 4.9. Схема потоков вещества по трофическим пирамидам в замкнутой экосистеме

Система уравнений, описывающая потоки вещества, приведенные на рис. 4.9, имеет вид

$$dM_1^{(i)}/dt = -\varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} + \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_{\Pi},$$

$$dM_2^{(i)}/dt = \varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} - \sum_{k=1}^n \gamma_2^{(ik)} M_2^{(i)} M_3^{(k)},$$

$$dM_3^{(i)}/dt = -\varepsilon_3^{(i)} + \sum_{k=1}^n \gamma_3^{(ik)} M_2^{(k)} M_3^{(i)},$$

$$dM_{\Pi}/dt = \sum_{i=1}^n \left[\varepsilon_3^{(i)} M^{(i)} + \sum_{k=1}^n (\gamma_2^{(ik)} - \gamma_3^{(ik)}) M_2^{(i)} M_3^{(k)} - \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_{\Pi} \right]. \quad (4.5.1)$$

Здесь верхние индексы указывают номер трофической пирамиды, а нижние – номер трофического уровня, которому принадлежит соответствующий вид. Все ε и γ – постоянные положительные числа, $\varepsilon_1^{(i)}$ и $\varepsilon_3^{(i)}$ – коэффициенты естественной смертности продуцентов и редуцентов i -й пирамиды, $\gamma_1^{(i)}$ и $\gamma_3^{(i)}$ – коэффициенты роста продуцентов и редуцентов i -й пирамиды. Так как прирост биомассы редуцентов $\gamma_3^{(ki)}$ происходит только за счет опада от

всех n пирамид, константа скорости роста редуцентов $\gamma_3^{(ki)}$ не должна превышать константу поступления опада $\gamma_2^{(ik)}$, т.е. должны выполняться соотношения:

$$\gamma_2^{(ik)} \geq \gamma_3^{(ki)}.$$

В системе (4.5.1) сохраняется общая масса компонентов. Действительно, сложив уравнения (4.5.1), получим

$$d(M_{\Pi} + \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)})/dt = 0,$$

т.е.

$$M_{\Pi} + \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)} = \text{const}.$$

Обозначим через M массу всего биогеоценоза, будем иметь

$$M_{\Pi} = M - \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)}.$$

Выберем два произвольных уравнения из (4.5.1), пусть это будет p -е и k -е уравнения. Умножим первое из них на $\gamma_1^{(k)}/M_1^{(p)}$, а второе – на $\gamma_1^{(p)}/M_1^{(k)}$. Вычтем затем из первого уравнения второе:

$$d(\ln[M_1^{(p)}] \gamma_1^{(k)} / [M_1^{(k)}] \gamma_1^{(p)})/dt = \gamma_1^{(p)} \varepsilon_1^{(k)} - \gamma_1^{(k)} \varepsilon_1^{(p)},$$

интегрируем и получим

$$[M_1^{(p)}] \gamma_1^{(k)} / [M_1^{(k)}] \gamma_1^{(p)} = C \exp[(\gamma_1^{(p)} \varepsilon_1^{(k)} - \gamma_1^{(k)} \varepsilon_1^{(p)})t] = A,$$

где $C = \text{const}$. Пусть теперь

$$\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)} < \varepsilon_1^{(p)} / \gamma_1^{(p)}.$$

В этом случае $A \rightarrow 0$. Но величина $M_1^{(k)}$ ограничена сверху значением M . Поэтому $M_1^{(p)} \rightarrow 0$, т.е. p -й вид вытесняется k -м видом, у которого отношение $\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)}$ меньше. Условие равновесия видов, т.е. совместного бесконечно долгого существования на одном и том же трофическом уровне, имеет вид

$$\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)} = \varepsilon_1^{(p)} / \gamma_1^{(p)}.$$

Оно очень жесткое и в природе вряд ли может быть выполнено. Повторяя аналогичную процедуру для всех пар уровней (4.5.1), получим, что в результате конкурентной борьбы между продуцентами и в отсутствие консументов выживает вид s с наименьшим значением отношения коэффициента смертности $\varepsilon_1^{(s)}$ к коэффициенту роста $\gamma_1^{(s)}$, независимо от характера связей редуцентов с опадом. В фазовом пространстве, по осям которого отложены биомассы видов, траектории системы будут сходиться к одной устойчивой особой точке, соответствующей состоянию, в котором элиминируются виды всех трофических пирамид, кроме одной, где отношение $\varepsilon_1^{(s)}/\gamma_1^{(s)}$ наименьшее. Устойчивость подобной одной трофической пирамиды с учетом косной компоненты M_{II} была показана в 4.2.

Отношение $\varepsilon_1^{(s)}/\gamma_1^{(s)}$ определяется, с одной стороны, свойствами организмов, а с другой – внешними условиями: температурой, влажностью и химическим составом среды. Это позволяет сделать вывод, что, подбирая условия жизни биоценоза так, чтобы отношение $\varepsilon_1^{(s)}/\gamma_1^{(s)}$ было минимальным для интересующего нас вида, мы тем самым создаем условия для устранения нежелательных конкурентов.

Рассмотрение биогеоценоза как замкнутой по веществу системы позволяет дать математическое толкование роли консументов в сообществе (Алексеев, 1976).

Система со специализированными консументами в отличие от системы без консументов не вырождается в одну трофическую пирамиду: существуют устойчивые стационарные состояния, неуправляемые для нескольких видов продуцентов и соответствующих им специализированных консументов. Это объясняется тем, что введение специализированных консументов приводит к ослаблению конкурентного воздействия продуцентов друг на друга, так как соответствующий консумент ограничивает увеличение численности наиболее приспособленного продуцента и препятствует вытеснению остальных видов растений. Буферная система, состоящая из опада и редуцентов, определяет количество минерализуемого вещества, биомассу и количество пар продуцент – консумент, но не сказывается на взаимодействии между теми парами, для которых в данной системе существует стационарное состояние.

Таким образом, система со специализированными консументами более стабильна, чем без консументов, которая вырождается в конечном итоге в одновидовую систему и оказывается поэтому очень чувствительной к резким изменениям внешних условий. Однако если консументы неспециализированны, например один консумент поедает все продуценты системы, то, как и в случае отсутствия консументов, это приводит с течением времени к одной простой пищевой цепи, которая неустойчива по отношению к резким изменениям внешних условий.

В природе чаще всего наблюдается некоторый промежуточный случай, когда консументы преимущественно питаются одним или несколькими видами растений, причем роль специализации консументов ведущая в сохранении видового и генетического разнообразия растений, которое обеспечивает устойчивость биоценозов к изменению внешних условий.

Существование устойчивых стационарных состояний – это не единственное достоинство рассмотренных моделей сложных биоценозов как замкнутых по массе систем. В отличие от систем Вольтерра, в моделях систем, замкнутых по массе, не может быть негрубых особых точек типа центр. Зато появляются широкие возможности для существования автоколебательных и триггерных режимов, по-видимому, наиболее соответствующих природным ситуациям.

Еще более усложняется система при учете того факта, что незаменимых компонентов питания, необходимых живым организмам, много. В процессе жизнедеятельности может происходить такое перераспределение вещества в питательной среде, что процесс роста попеременно ограничивается разными биогенами. В работе Алексеева, Сазыкиной (1981) на примере замкнутой системы из двух видов водорослей и двух лимитирующих биогенов показано, что конкурентные отношения в такой системе достаточно сложные. Например, здесь существует область параметров с колебательным изменением переменных, а также области, имеющие вид двойных и тройных триггеров, причем исход конкуренции зависит от начальных плотностей популяций.

В системах с фиксированным количеством вещества могут возникать хаотические режимы. Интересные результаты о зарождении таких режимов и их свойствах получены в работах В.В. Алексеева с соавт. (Алексеев, Корниловский, 1982; Алексеев, Лоскутов, 1985) для 4-видовой системы, состоящей из двух хищников и двух жертв. В более ранних работах В.В. Алексеевым (1976) были предложены модели замкнутых по веществу сообществ, в которых насыщение процессов выражается в форме Моно. Для сообщества из N пар хищник—жертва такая модель запишется в виде

$$\begin{aligned} \frac{dM_1^i}{dt} &= \varepsilon_1^i M^i + \gamma_1^i \frac{M_1^i M_2^i}{1 + a^i M_1^i} + \beta^i \frac{M_1^i M_0}{1 + b^i M_0}, \\ \frac{dM_2^i}{dt} &= -\varepsilon_2^i M_2^i + \gamma_2^i \frac{M_1^i M_2^i}{1 + a^i M_1^i}, \quad i = 1, \dots, N, \\ \sum_{i=1}^N (M_1^i + M_2^i) + M_0 &= M = \text{const.} \end{aligned} \quad (4.5.3)$$

Здесь i – номер трофической пирамиды, M_1^i – биомасса (масса лимитирующего вещества) i -й жертвы, M_2^i – биомасса i -го хищни-

ка. Взаимодействие между трофическими парами осуществляется на уровне потребления общего ресурса M_0 .

В случае двух пар систему можно представить в виде

$$\begin{aligned} dx_k/dt &= f_k(x), \quad k = 1, \dots, 4, \quad x = \{x_1, x_2, x_3, x_4\}. \\ f_1(x) &= x_1 \left\{ -\frac{\delta\beta}{b} - \gamma_1 \frac{x_2}{1+ax_1} + \beta \frac{M}{1+bM_0} \right\}, \\ f_2(x) &= \gamma_2 x_2 \left(-\frac{\alpha}{a} + \frac{x_2}{1+ax_1} \right), \\ f_3(x) &= x_3 \left(-\frac{\delta'\beta'}{b'} - \gamma_1 \frac{x_4}{1+a'x_3} + \beta \frac{M_0}{1+b'M_0} \right), \\ f_4(x) &= \gamma_2' x_4 \left(-\frac{\alpha'}{a'} + \frac{x_2}{1+a'x_3} \right), \quad M_0 = M - \sum_{i=1}^4 x_i \geq 0. \end{aligned} \tag{4.5.4}$$

Здесь x_1, x_2 – биомассы жертв первой и второй пары, x_3, x_4 – биомассы хищников первой и второй пары:

$$\alpha = \frac{a\varepsilon_2}{\gamma_2} \geq 0, \quad \alpha' = \frac{a'\varepsilon_2'}{\gamma_2'} \geq 0, \quad \delta = \frac{b\varepsilon_1}{\beta} \geq 0, \quad \delta' = \frac{b'\varepsilon_1'}{\beta'} \geq 0.$$

От большинства моделей в обыкновенных дифференциальных уравнениях, имеющих области хаотического поведения, система (4.5.3), (4.5.4) отличается неполиномиальным заданием правых частей уравнений. Фазовым пространством системы является 4-мерный положительный конус. Путем численного эксперимента (Алексеев, Корниловский, 1982) здесь обнаружено существование странного аттрактора. Приближение системы при изменении параметров к квазистохастическому режиму осуществляется путем механизма Фейгенбаума – в результате последовательности бифуркаций удвоения периода предельного цикла. При этом траектории очень быстро притягиваются к странному аттрактору. Показано, что стохастическое движение стационарно и обладает сплошным спектром; в отличие от регулярного движения оно обладает положительной энтропией Колмогорова. Это означает, что система “забывает” начальные условия после первого же оборота в фазовом пространстве. Отметим, что хаотичность в этой системе обладает более сложной структурой, чем в одномерных дискретных системах, рассмотренных нами в §2.3.

В работах Алексеева и Лоскутова в моделях типа (4.5.3) обнаружена следующая последовательность перехода к квазистохастическому режиму: устойчивая особая точка – устойчивый предельный цикл – двумерный инвариантный тор – хаотичность. На основании численных расчетов установлено, что хаотическое

множество локально имеет вид произведения канторова множества на отрезок. Показано, что фрактальное множество, занимающее промежуточное положение между гладкой линией и гладкой поверхностью, т.е. его фрактальная размерность, дробное.

В этих же работах (Алексеев, Лоскутов, 1985) предложены интересные методы дестохастизации, дающей возможность управления квазистохастической системой. Естественно, что силовое воздействие на такую систему не может быть эффективным. Однако слабое параметрическое воздействие с периодом, близким к 1,5 собственного времени системы, позволяет вывести систему из области хаотичности на регулярный режим. При этом появляется возможность предсказать ход процессов в системе и управлять ею.

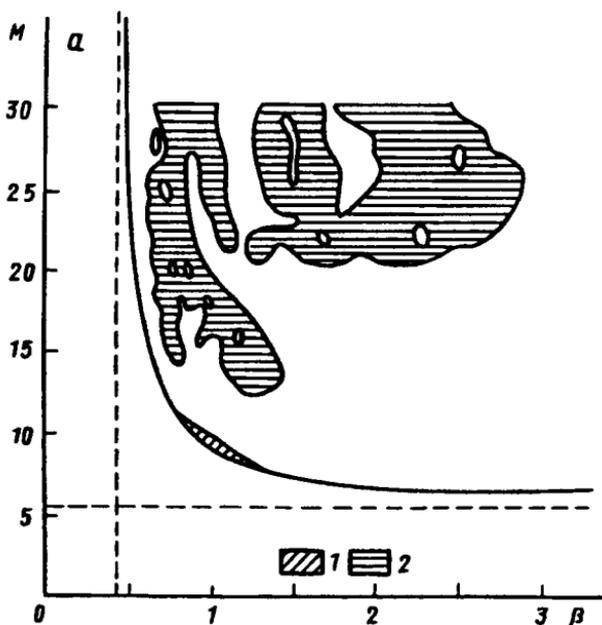


Рис. 4.10. Области устойчивости (1) и стохастичности (2) для системы (4.5.4) при $\alpha = 0,225$

Обратим внимание еще на одно обстоятельство. Границы зон динамической стохастичности в пространстве параметров, как правило, очень изрезаны (рис. 4.10). При наложении шумов на систему (а в реальности такие случайные воздействия на систему всегда присутствуют) границы будут размываться, и общий объем хаотических областей, по-видимому, увеличится. Поэтому при биологической трактовке моделей таких систем не следует придавать большого значения точным величинам параметров на границах областей стохастичности. Гораздо больший интерес

представляет вопрос, насколько велик общий объем таких параметрических областей и имеют ли параметры значения, близкие к реальным.

Количество видов в биогеоценозе с фиксированным количеством вещества определяется скоростью циркуляции вещества между уровнями системы: чем больше скорость такой циркуляции, тем большее число видов может сосуществовать в ценозе. Этот вывод, следующий из рассмотрения математической модели, позволил дать простое объяснение зависимости числа видов в экосистемах от географической широты (Alekseev, 1982).

Хорошо известно поширотное различие в качественном разнообразии живых организмов. В тропической зоне обилие видов значительно больше, чем в высоких широтах. Море Лаптевых населяют всего 400 видов животных, а в морях Малайского архипелага их насчитывается 40 000. То же наблюдается в наземной флоре и фауне. На 15 км² хорошо изученного тропического дождевого леса зоны Панамского канала насчитывается 20 000 видов различных насекомых, а на территории всей Франции – около нескольких сотен видов. В Венесуэле 12 000 различных видов покрытосеменных растений, а на Новой Земле – менее 200.

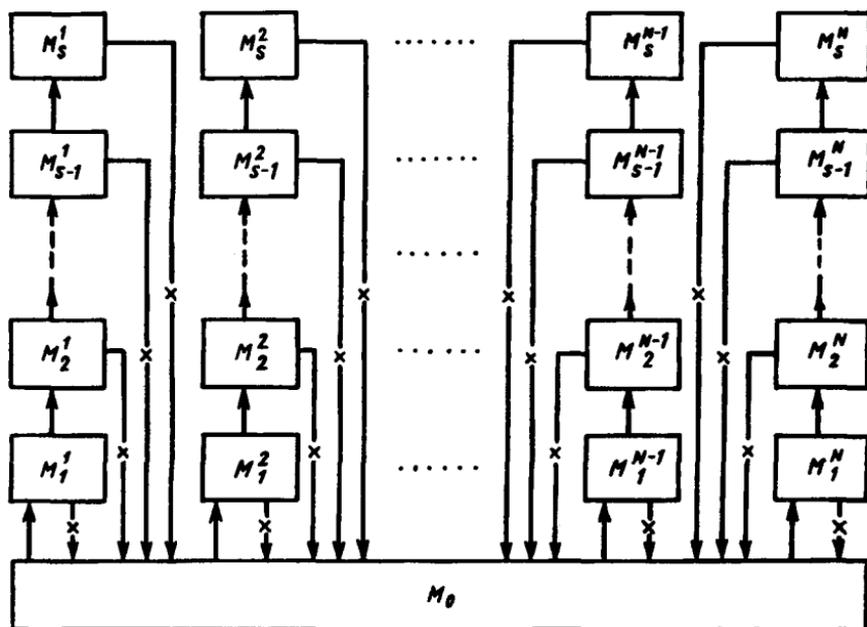


Рис. 4.11. Схема взаимодействия n -видовых трофических пирамид

Рассмотрим схему трофических связей в экосистеме, замкнутой по веществу (рис. 4.11). M_j^i – биомасса j -го вида, расположен-

ного на i -м трофическом уровне (как и ранее биомассы выражены в единицах лимитирующего биогенного элемента), M_0 – количество лимитирующего биогенного элемента в среде. Перечеркнутые стрелки – потоки вещества, определяемые процессами отмирания живых организмов, скорости этих процессов пропорциональны биомассам соответствующих популяций. Простые стрелки – потоки вещества, появляющиеся в результате активных взаимодействий организмов друг с другом и с неживой природой, скорости этих процессов выражаются билинейными членами. Сумма лимитирующего биогенного элемента в системе постоянна:

$$M = \sum_{i,j} M_j^i + M_0 = \text{const}.$$

Система уравнений, описывающая в вольтерровской форме динамику экосистемы, изображенной на рис. 4.11, имеет, таким образом, вид

$$\begin{aligned} dM_1^k/dt &= -\varepsilon_1^k M_1^k - \gamma_{12}^k M_1^k M_2^k + \beta_{01}^k M_1^k M_0, \\ dM_2^k/dt &= -\varepsilon_2^k M_2^k - \gamma_{23}^k M_2^k M_3^k + \beta_{12}^k M_1^k M_2^k, \\ &\dots \\ dM_{s-1}^k/dt &= \varepsilon_{s-1}^k M_{s-1}^k M_s^k + \beta_{s-2,s-1}^k M_{s-2}^k M_{s-1}^k, \\ dM_s^k/dt &= \varepsilon_s^k M_s^k M_s^k + \beta_{s-1,s}^k M_{s-1}^k M_s^k, \end{aligned} \quad (4.5.5)$$

Здесь $k = 1, \dots, N$; ε_j^k – коэффициенты естественной смертности организмов, β_{ij}^k – коэффициенты прироста биомассы, γ_{ij}^k – коэффициенты потребления. Отношение $\beta_{ij}^k/\gamma_{ij}^k$, которое показывает, какая часть потребляемой пищи идет на рост организмов, меняется в пределах 0,05–0,2 (Риклефс, 1979). Коэффициенты β и γ сильно зависят от температуры. Для морских фотосинтезирующих организмов в интервале от 7 до 28° изменение скорости фотосинтеза описывается уравнением Аррениуса. Зависимость метаболизма морских животных от температуры при полной акклиматизации также описывается уравнением Аррениуса (Биология океана. Т.1, 1977).

Таким образом, во всем диапазоне существования морских экосистем от 0 до 30° можно полагать

$$\beta_{ij}^k = \tilde{\beta}_{ij}^k e^{\nu t}, \quad \gamma_{ij}^k = \tilde{\gamma}_{ij}^k e^{\nu t}. \quad (4.5.6)$$

Здесь $\tilde{\beta}_{ij}^k$ и $\tilde{\gamma}_{ij}^k$ не зависят от температуры, t – температура (в градусах Цельсия). $\nu = \mu/RT_0$, где R – постоянная Больцмана, $T_0 = 273\text{K}$; μ – параметр, аналогичный энергии активации в

химической кинетике, значения которого во всех исследованных случаях мало разнятся между собой.

В работе (Алексеев, 1981) показано, что для существования всех видов в трофической схеме на рис. 4.12 необходимо, чтобы полная масса системы превосходила величину

$$M = \exp(-\nu t) \left[\varepsilon_1^1 / \tilde{\beta}_{01}^1 + \sum_{k=1}^N \sum_{n=0}^{(s-2)/2} (A_{2n+1}^k + B_{2n+2}^k) \right].$$

Применяя теорему о среднем, можно записать

$$M = \exp(-\nu t) P S, \quad (4.5.7)$$

где P – число видов в системе, S – среднее значение среди величин $\varepsilon_1^1 / \tilde{\beta}_{01}^1, A_{2n+1}^k, B_{2n+2}^k$, которые характеризуют среднее отношение смертности к интенсивности обмена при 0° . Величина S мало зависит от P . Перепишем (4.5.7) в виде

$$P = P_0 \exp(\nu t), \quad (4.5.8)$$

где $P_0 = M/S$.

На рис. 4.12 представлены экспериментальные точки (Зенкевич, 1968) и теоретическая кривая для $P_0 = 400, \nu = 0,154$. Видно, что формула (4.5.8) достаточно хорошо описывает зависимость числа видов от температуры, которая в свою очередь является монотонной функцией географической широты.

Приведенный результат позволяет пролить некоторый свет на события в истории животного мира нашей планеты. Климат на Земле менялся несколько раз, причем эти изменения сопровождались изменением флоры и фауны. Особенно катастрофическое обеднение животного мира произошло в конце мелового периода. В этот период увеличилась разница средних температур в различных широтах, причем резко уменьшилось число видов животных в средних и высоких широтах. Понижение

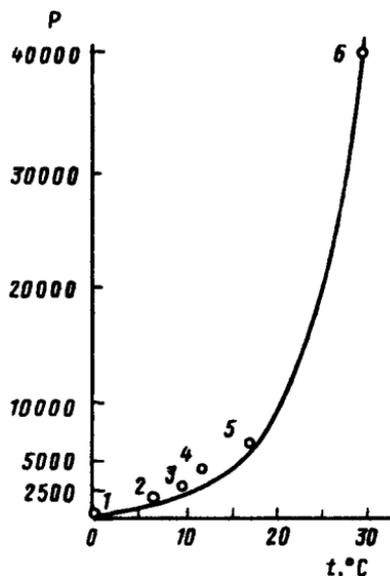


Рис. 4.12. Зависимость числа видов, обитающих на определенной географической широте, от средней температуры местообитания

температуры составило тогда в среднем 5° , что в соответствии с уравнением (4.5.8) должно привести к уменьшению числа видов наполовину. До этого число видов в средних и высоких широтах было примерно таким, как сейчас в тропиках. Неудивительно, что понижение температуры всего на $5-7^\circ$ означало настоящую геологическую катастрофу.

4.6. СТАТИСТИЧЕСКАЯ МЕХАНИКА ВОЛЬТЕРРОВСКИХ СИСТЕМ

Вольтерровские системы взаимодействия видов обладают одним важным свойством, установленным самим Вольтерра, — некоторые из них имеют интеграл движения, т.е. функцию, зависящую от численностей видов, неизменную во времени. Это позволяет использовать вольтерровские системы для построения статистической теории по аналогии со статистической физикой. В экологии за микроскопические переменные, соответствующие массе и скорости частицы, были приняты плотности популяций отдельных видов. Замкнутой считается система, в которой не происходят ни эмиграция, ни иммиграция.

В экологии нет такого общепринятого для описания экосистем набора макроскопических переменных, подобных давлению и температуре, которые были приняты в физике еще до того, как они получили объяснение на макроскопическом уровне в рамках статистической физики. В качестве макроскопических переменных могут выступать первичная продуктивность, биомасса, число видов, среднее и дисперсия числа особей, приходящихся на каждый вид, а также средняя амплитуда численности колебаний особей. Кажется весьма привлекательным выявить физический и биологический смысл этих (или других) обобщающих величин, которые характеризовали бы состояние всего сообщества в целом, причем для предсказания его развития не надо было бы определять численности отдельных составляющих сообщество видов. Установить связь между такими макропараметрами и микроскопическими переменными (биомассами отдельных популяций) — это и есть задача статистической механики популяций.

Впервые методы статистической механики использовал в экологии Кернер (Kerner, 1957, 1959), впоследствии их разрабатывали Лей (1965, 1968), Полищук (1969, 1971), Алексеев (1975, 1978). Рассмотрим кратко постановку задачи и наиболее интересные результаты.

Пусть имеется замкнутая экосистема, в которой сосуществуют k видов с биомассами N_1, N_2, \dots, N_k . Пусть изменение величин N_r во времени можно описать системой уравнений

$$dN_r/dt = \varepsilon_r N_r + \sum_s \alpha_{s,r} N_s N_r / \beta_r, \quad r = 1, \dots, k, \quad (4.6.1)$$

β_r для каждого вида с номером r – постоянный параметр. Предполагается, что внутривидовая конкуренция отсутствует, т.е. $\alpha_{rr} = 0$ для всех r . Предполагается также, что все взаимодействия в системе относятся к типу хищник – жертва, причем $\alpha_{sr} = -\alpha_{rs}$. При этом следует учесть, что если λ – единица биомассы жертвы, необходимой для создания одной единицы биомассы хищника, то в уравнении (4.6.1) величина N_r для вида хищника должна быть в λ раз больше фактической биомассы. В экосистеме с несколькими трофическими уровнями виды, образующие третий уровень, следует рассматривать с весами λ_1 , λ_2 , где λ_1 – эффективность превращения между первым и вторым уровнями, λ_2 – между вторым и третьим и т.д.

Обозначим координаты точки покоя (стационарные решения) системы через q_r , для которых имеем систему

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_s \alpha_{sr} q_s = 0.$$

Пусть все $q_r > 0$ и система (4.6.1) имеет единственное решение. Как показано выше, для этого необходимо, чтобы число k было четным и не все ε имели одинаковый знак.

Система (4.6.1) может быть переписана в виде

$$dv_r / \beta_r dt = \sum_s \alpha_{sr} q_s (\exp v_r - 1),$$

где

$$v_r = \ln n_r, \quad n_r = N_r / q_r,$$

или

$$dv_r / dt = \sum \alpha_{sr} \partial G / \partial v_r \quad (r = 1, \dots, k)$$

Функцию

$$G = \sum_r \beta_r q_r (\exp v_r - v_r) = \text{const},$$

поскольку q_r – координаты стационарного состояния, называют гамильтонианом системы.

Таким образом, величина G – интеграл движения. Соотношение $G = \text{const}$ означает, что такое вольтерровское сообщество можно рассматривать как изолированную систему. Обратим внимание на тот факт, что G представляет собой аддитивную величину – сумму членов $G = \sum_{r=1}^n G_r(v_r)$, по одному на каждый из видов. Каждый член имеет минимум $\beta_r q_r$, когда $v_r = 0$ и, следовательно, N_r равно q_r , т.е. своему равновесному значению. В фундаментальной работе Хинчина (1943) доказано, что для таких систем можно построить статистическую механику.

Рассмотрим, каким образом получается функция Гамильтона для вольтерровской системы из двух видов:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= \varepsilon_1 N_1 - \alpha_{12} N_1 N_2 / \beta_1, \\ dN_2/dt &= -\varepsilon_2 N_2 + \alpha_{21} N_1 N_2 / \beta_2. \end{aligned} \quad (4.6.2)$$

Уравнения для стационарных концентраций q_1, q_2 :

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 \beta_1 - \alpha_{12} q_2 &= 0, \\ \varepsilon_2 \beta_2 - \alpha_{21} q_1 &= 0. \end{aligned}$$

Откуда

$$q_1 = \varepsilon_2 \beta_2 / \alpha_{21}, \quad q_2 = \varepsilon_1 \beta_1 / \alpha_{12}. \quad (4.6.3)$$

Умножим первое уравнение системы (4.6.2) на α_{21}/β_2 , а второе — на α_{12}/β_1 и сложим левые и правые части. Получим

$$\frac{\alpha_{21}}{\beta_2} \frac{dN_1}{dt} + \frac{\alpha_{12}}{\beta_1} \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_1 \frac{\alpha_{21}}{\beta_2} N_1 - \varepsilon_2 \frac{\alpha_{12}}{\beta_1} N_2. \quad (4.6.4)$$

Теперь умножим первое уравнение (4.6.2) на ε_2 и разделим на N_1 , а второе — умножим на ε_1 и разделим на N_2 . Сложим левую и правую части:

$$\frac{\varepsilon_2}{N_1} \frac{dN_1}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = -\frac{\varepsilon_2}{\beta_1} \alpha_{12} N_2 + \frac{\varepsilon_1 \alpha_{21}}{\beta_2} N_1. \quad (4.6.5)$$

Вычитая (4.6.5) из (4.6.4), получим

$$\frac{\alpha_{21}}{\beta_2} \frac{dN_1}{dt} - \frac{\varepsilon_2}{N_1} \frac{dN_1}{dt} + \frac{\alpha_{12}}{\beta_1} \frac{dN_2}{dt} - \frac{\varepsilon_1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = 0. \quad (4.6.6)$$

Интегрируя (4.6.6), имеем

$$\alpha_{21} N_1 / \beta_2 - \varepsilon_2 \ln N_1 + \alpha_{12} N_2 / \beta_1 - \varepsilon_1 \ln N_2 = \text{const}.$$

Введя обозначения: $v_1 = \ln n_1$, $v_2 = \ln n_2$, где $n_1 = N_1/q_1$, $n_2 = N_2/q_2$, и выразив q_1, q_2 из (4.6.6), получим форму записи в виде Гамильтониана

$$G = \beta_1 q_1 (\exp v_1 - v_1) + \beta_2 q_2 (\exp v_2 - v_2) = \text{const}.$$

Используя тот факт, что величина G сохраняет свое постоянное значение, Кернер ввел понятие “температуры” системы θ ,

которая означает меру среднего квадратичного отклонения численности каждого вида от его равновесной численности. Для любого вида

$$\theta = \overline{\beta_r(N_r - q_r)^2} / q_r,$$

где черта — это усреднение во времени. Справедливость уравнения (4.6.7) означает, что колебания численности всех видов происходят с одинаковой “энергией”. Уравнение (4.6.7) аналогично закону статистической механики, согласно которому все частицы обладают одинаковой средней кинетической энергией.

Величина θ определяет вероятностное распределение численности видов, аналогичное распределению Максвелла—Больцмана. Вероятность того, что численность данного вида в любой момент времени лежит в интервале от n_r до $n_r + dn_r$, определяется выражением

$$p(n_r)dn_r = \text{const } n_r^{\frac{\theta_r - q_r}{\theta}} e^{-\frac{\theta_r q_r n}{\theta}} dn_r. \quad (4.6.8)$$

Рассмотрение вероятностных характеристик позволяет сделать некоторые выводы относительно устойчивости (или стабильности) сообщества. Действительно, к разрушению системы могут привести резкие отклонения численности видов от их равновесных значений, и чем чаще такие резкие отклонения, тем менее стабильно сообщество.

Введем величину x_i — нормализованное отклонение численности от равновесия:

$$x_i = \frac{N_i - q_i}{q_i}.$$

Среднее значение x_i равно нулю. Очевидно, что большие отклонения x_i от нуля будут встречаться реже, чем малые. Лей (1965) показал, что частота отклонений x_i от ее нулевого равновесного значения на величину a равна

$$(1/\pi) \exp(-q_i a^2 \sqrt{\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r / 2\theta}). \quad (4.6.9)$$

Таким образом, если минимизировать среднее значение (для всех видов) величины $\sum_{r=1}^k \alpha_{ir}^2 q_i q_r$, то мы тем самым минимизируем частоту резких отклонений численности отдельных популяций, одновременно максимизируя стабильность системы.

Лей минимизирует величину $\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r$ при условии, что суммарная продуктивность P экосистемы должна быть постоянной. При этом он считает, что среднее значение суммарной первичной

продукции равно $\sum \epsilon_r q_r$, где сумма берется по всем первичным продуцентам. Для системы из двух уровней эта сумма равна

$$P = (1/2) \sum_{r,s} |\alpha_{rs}| q_r q_s. \quad (4.6.10)$$

Приближение ее можно считать равным (4.6.10) и для более сложных систем. Нетрудно видеть, что при постоянном P величина $\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r$ будет минимизирована при условии, что все α_{ir} равны между собой. Это означает, что стабильность экосистемы возрастает при наличии большого числа слабых связей между входящими в ее состав видами, а не при наличии небольшого числа сильных связей. Некоторые конкретные структуры сообществ мы рассмотрим ниже. Здесь же можно отметить, что большое разнообразие пищевого рациона видов-консументов стабилизирует систему, также как и наличие большого числа видов-хищников, поедающих один вид-жертву.

Если принять, что все α_{ir} равны между собой, то при условии достаточно большого числа видов частота (4.6.9) пропорциональна

$$P \sqrt{(1/k) \exp(-q_i a^2 / 2\theta)} / B,$$

где B – суммарная биомасса системы $\sum_i N_i$, k – число видов.

Таким образом, если степень связности пищевой сети достаточно высока, стабильность системы возрастает при условии снижения продуктивности относительно биомассы (Смит, 1976).

4.7. МОДЕЛИ СИСТЕМ С ЛИМИТИРОВАНИЕМ

В различных условиях в зависимости от сезона, наличия того или другого вида пищи и т.д. характер жизнедеятельности живых существ и их поведение меняются. Соответственно должен меняться и вид уравнений, описывающих поведение биологического вида. Учет этих изменений может быть проведен различным образом. Например, в логистическом законе роста сам вид уравнения таков, что при малых численностях оно задает близкий к экспоненциальному рост популяций, а при больших – выход численности популяции на стационарный уровень. Изменение вида уравнений при некоторых условиях может быть проведено искусственным образом – “извне” системы, особенно просто это можно сделать при помощи вычислительной машины. Однако тогда встает вопрос о “сшивке” решений на границе областей, в каждой из которых поведение системы описывается “своими” уравнениями.

И.А. Полетаевым (1966) разработан класс дискретно непрерывных моделей, описываемых системами дифференциальных уравнений, структура которых меняется в определенные моменты времени, а последние в свою очередь зависят от значения решений

самих уравнений. Такие модели описывают весьма распространенные в биологии системы, функционирование которых определяется лимитирующим всю деятельность системы фактором (так называемый принцип Либиха).

И.А. Полетаевым эти системы названы системами с лимитирующим фактором, или Л-системами.

Самым простым примером Л-системы служит химическая реакция соединения нескольких веществ в одно, происходящая практически мгновенно. Вещества-реагенты могут взаимодействовать лишь в строго определенных стехиометрических соотношениях, и поэтому скорость рассматриваемой реакции определяется самой медленной в данный момент времени из скоростей притока каждого из исходных веществ в сферу реакции. Иными словами, свойства Л-системы определяются наличием узкого места и его сменой в процессе функционирования.

Разнообразие Л-систем очень велико, описание их как абстрактных объектов можно найти в специальной литературе (Гильдерман и др., 1970).

Рассмотрим метод описания биологического объекта как Л-системы на примере простой модели роста растения (Полетаев, 1973).

Основные процессы превращения вещества и энергии в растениях следующие.

1. Процесс возрастания биомассы (роста), идущий за счет фотосинтеза и поглощения веществ из почвы и атмосферы.

2. Процесс основного обмена (дыхания), поставляющий свободную энергию для жизнедеятельности биомассы за счет частичного расходования вещества, содержащегося в самой биомассе.

В результате протекания этих двух процессов количество биомассы меняется во времени вместе с размерами растения.

Примем, что в процессе дыхания расходуется некоторая часть общего количества биомассы, и предположим, что все остальные вещества, участвующие в процессе дыхания (например, кислород), имеются всегда в избытке, т.е. не накладывают ограничений на интенсивность дыхания.

Очевидно, для процесса роста биомассы необходимо также потребление различных агентов, получаемых из внешней среды (световая энергия, углерод, минеральные вещества, вода).

Блок-схема растения изображена на рис. 4.13. На этой схеме кружком обозначен запас вещества — биомассы, а треугольниками — процессы. Стрелки

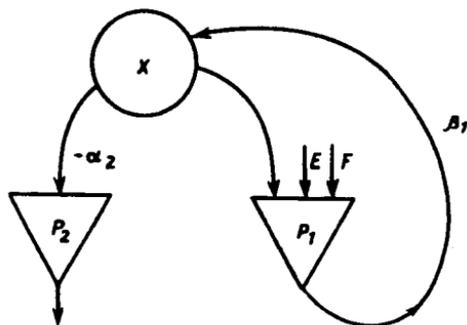


Рис. 4.13. Блок-схема растения как Л-системы. Пояснения в тексте

указывают направление течения веществ; процесс P_1 потребляет извне свет E и некоторое вещество F , дает прирост биомассы x ; процесс дыхания P_2 потребляет часть биомассы, поставляя свободную энергию для жизнедеятельности оставшейся части, а выделяет продукты, которые в данной модели не учитываются.

Предположим, что освещенность и температура среды постоянны. Введем следующие обозначения: $x(t)$ – значение биомассы в момент времени t . По смыслу задачи эта функция непрерывна и имеет производную. Пусть P_1 и P_2 – две действительные неотрицательные переменные – интенсивности роста и дыхания.

Для нашей модели (рис. 4.13) уравнение баланса для биомассы будет иметь вид

$$dx/dt = \beta_1 P_1 - \alpha_2 P_2. \quad (4.7.1)$$

Для того чтобы определить зависимость переменных P_1 и P_2 от состояния системы (т.е. от величин x) и состояния внешней среды (величины E, F), мы рассмотрим растение как Л-систему. Фактическая величина интенсивности процессов P_j в момент времени t определяется в Л-системе лимитирующей из всех входных компонент, т.е. той, которая обеспечивает наименьшую интенсивность P_j . Эта компонента, на которой достигается минимум интенсивности P_j , и будет лимитирующим фактором всего процесса j в момент времени t . Все остальные компоненты, потоки которых превышают минимальный, оказываются в избытке и потребляются лишь частично. Лимитирующий фактор j -го процесса меняется по величине со временем вместе с соответствующей ему интенсивностью P_j . Вследствие изменения со временем состояния системы компонента i^* , лимитирующая процесс в момент t_1 , может с течением времени перестать ею быть. Тогда начиная с момента t_2 лимитирующей станет уже другая компонента i^{**} .

В модели интенсивности процессов P_1, P_2 запишутся в виде

$$P_1 = \min\{x, E, F\}, \quad P_2 = \min(x). \quad (4.7.2)$$

Выражения (4.7.2) означают, что для протекания процесса роста с единичной интенсивностью требуются одновременно единица биомассы x , единица светового потока E и единица вещества F в единицу времени; при этом в единицу времени обеспечивается прирост биомассы $\beta_1 > 0$. Для протекания P_2 с единичной интенсивностью требуется α_2 биомассы в единицу времени. Процесс P_2 лимитируется в нашей модели всегда только одной компонентой x (для упрощения модели мы считаем, что при дыхании потребляется сама биомасса). Знак \min в P_2 будет излишним, и его можно опустить.

Величина потока компоненты i на вход процесса j в момент t зависит от имеющегося в системе количества этой компоненты

x , а для поступающих извне компонент (E , F) – от состояния среды. Поток внешней компоненты (вода, растворенные вещества) можно считать постоянным, пропорциональным наличию этой компоненты во внешней среде. Поток света E предполагается пропорциональным произведению интенсивности света E_0 на величину σ поглощающей поверхности растения. Если растение в процессе роста не меняет формы, т.е. сохраняет геометрическое подобие, то величину поверхности можно считать пропорциональной квадрату линейных размеров или квадрату корня кубического из величины биомассы (биомасса пропорциональна объему растений, или кубу линейного размера). Таким образом, величина потока света запишется в виде

$$E = E_0 k(x) x^{2/3}, \quad (4.7.3)$$

где $k(x)$ – коэффициент, отражающий форму растения, для простоты примем его равным единице.

Рассмотрим кинетику биомассы в соответствии с уравнением (4.7.1).

В силу (4.7.2) в зависимости от соотношений величины и параметров системы $\beta_1, \alpha_1, E_0, F$ величина P_1 может быть равна наименьшему из трех значений. Следовательно, решение распадается на три области $\kappa_1, \kappa_2, \kappa_3$, для которых выполняются следующие условия:

$$\begin{aligned} \kappa_1: & P_1 = x, \quad 0 \leq x \leq E_0 x^{2/3}, \quad x < F, \\ \kappa_2: & P_1 = E_0 x^{2/3}, \quad 0 \leq E_0 x^{2/3} < x, \quad E_0 x^{2/3} < F, \\ \kappa_3: & P_1 = F, \quad F < x, \quad F < E_0 x^{2/3}, \end{aligned} \quad (4.7.4)$$

В соответствии с этим в каждой области дифференциальное уравнение (4.7.2) после подстановки значения P_1 из (4.7.4) и $P_2 = x$ принимает вид

$$\begin{aligned} \kappa_1: & dx/dt = (\beta_1 - \alpha_2)x, \\ \kappa_2: & dx/dt = \beta_1 E_0 x^{2/3} - \alpha_2 x, \quad E_0 = \text{const}, \\ \kappa_3: & dx/dt = \beta_1 F - \alpha_2 x, \quad F = \text{const}. \end{aligned}$$

Решая эти уравнения в каждой из областей, получим

$$\begin{aligned} \kappa_1: & x^{(1)} = x_{10} e^{(\beta_1 - \alpha_2)t}, \\ \kappa_2: & x^{(2)} = \left[\frac{\beta_1}{\alpha_2} E_0 - \left(\frac{\beta_1}{\alpha_2} E_0 - x_{20}^{1/3} \right) e^{-\alpha_2 t/3} \right]^3, \\ \kappa_3: & x^{(2)} = \frac{\beta_1}{\alpha_1} F - \left(\frac{\beta_1}{\alpha_2} F - x_{30} \right) e^{-\alpha_2 t}. \end{aligned}$$

Каждое из приведенных решений справедливо лишь в своей области. На границе двух областей одно решение переходит в другое. При этом не происходит разрыва ни величины x , ни ее производной по времени dx/dt . Последнее имеет место потому, что на границах областей, например x_1 и x_2 , лимитирующие факторы x для x_1 и $E_0 x^{2/3}$ для x_2 равны по величине. Это означает, что правые части соответствующих уравнений для x в областях x_1 и x_2 равны и, следовательно, равны значения производной dx/dt в каждой точке границы областей лимитирования. Таким образом, кривая $x(t)$, построенная для всех областей x_1, x_2, x_3 , не будет иметь разрывов или изломов. Примеры модельных кинетических кривых изменения биомассы изображены на рис. 4.14. Заметим, упрощенная модель роста растений правильно отражает некоторые его свойства. Так, скорость роста увеличивается с освещенностью, предельный размер не превышает некоторой конечной величины, определяемой параметром F .

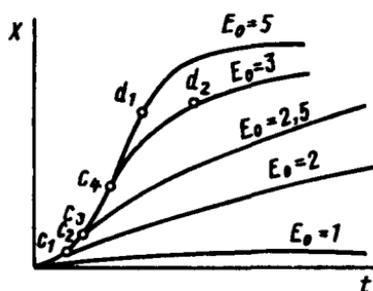


Рис. 4.14. Модельные кинетические кривые изменения переменных в модели растения как L -системы. Пояснения в тексте

Использование аппарата L -систем для моделирования физиологических процессов растения дает широкие возможности для составления, точной формулировки и проверки широкого спектра гипотез относительно влияния на развитие и рост растения таких внешних факторов, как температура (Полетаев, 1979) и освещенность, позволяет выявить роль внутренних факторов, таких, как способность к транспирации и пр. (Полетаев, 1980).

Остановимся более подробно на способе построения модели биогеоценоза как L -системы (Полетаев, 1966, 1979). Назовем компонентой биогеоценоза любое простое или сложное по составу вещество и любой вид энергии, которые присутствуют и обращаются в пределах биогеоценоза. Компоненты могут быть "зависимыми", т.е. одна из компонент входит в состав другой. Количества компоненты i обозначаются буквой с индексом, например, x_i .

Интенсивности процессов изменения компонент изображаются величинами производных во времени соответствующих переменных. Сами производные зависят от количества исходных компонент и от дополнительных величин, которые можно назвать "условиями". К числу условий относятся те величины, которые сами не изменяются ходом процесса, но влияют на интенсивность этого процесса. В модели такие величины служат параметрами. В среднем по времени для каждого организма выполняется

баланс прихода и расхода количества компонент, что является следствием закона сохранения вещества и энергии.

Каждый организм может проявлять различные "роды деятельности" или "типы активности": основной обмен, размножение, добыча различных типов кормов и т.п. Типы активности различаются индексом j ($j = 1, \dots, J$). Активность типа j может протекать с большей или меньшей интенсивностью. Введем меру активности $P_j \geq 0$. Организм не может увеличивать безгранично меру активности P_j любого типа, поскольку на совокупность активностей наложены некоторые ограничения, аналогичные пропускной способности производственного оборудования. Такого рода ограничений может быть несколько: по совокупности затрат времени, по развиваемой организмом средней и мгновенной мощности, по усвоению пищи и отдельных ее составляющих, по физиологическому пределу размножения и т.п. Предполагается, что известны все типы ограничений, каждое из которых может быть записано в виде неравенства.

Пусть на рассматриваемой траектории совместно существуют популяции k видов, использующие, хотя бы частично, общие типы кормов или попарно относящиеся друг к другу как хищник и жертва. Будем различать популяции индексом ($k = 1, 2, \dots, K$): численность или биомассу каждой обозначим Z_k .

Кинетика популяций и неживых компонентов биогеоценоза записывается в виде системы дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} dZ_k/dt &= G_k Z_k P_k - S_k Z_k - \sum_k \lambda_{kk'} Z_k Z_{k'} P_{kk'} \\ dx_l/dt &= C_l - \sum x_l Z_k \lambda_{lk} P_{lk}. \end{aligned} \quad (4.7.5)$$

Здесь Z_k - биомасса k -го вида в биоценозе; x_l - концентрация l -й компоненты биогеоценоза (первичного корма), P_k - активность размножения k -го вида, S_k - коэффициент естественной смертности или убыли k -го вида в результате отлова, k' - индексы видов хищников, которым вид k служит жертвой; $P_{kk'}$ - размер активности вида k' по добыче вида k ; $\lambda_{kk'}$ - эффективность добычи; C_l - коэффициент, характеризующий поток l -й компоненты извне.

Акты включения, выключения и изменения или регулирования размеров каждой из активностей со стороны организма являются по существу управляющими воздействиями в пределах биогеоценоза, которые не связаны с расходом вещества или энергии в заметных количествах, но тем не менее оказывают решающее воздействие на направление и характер процессов в биогеоценозе. Вместе с налагаемыми ограничениями они определяют однозначный общий характер динамической структуры биогеоценоза.

В моделях Полетаева предполагается, что основным принципом поведения всех видов является максимизация меры актив-

ности размножения P_k . Это предположение соответствует представлениям об эволюционном критерии “кинетического совершенства”, введенном С.Э. Шнолем в книге “Физико-химические факторы биологической эволюции” (1979).

Каждый индивид вида k , для того чтобы достичь максимума P_k в допустимой области значений активностей P_k^* , должен, выражаясь математически, “решить задачу” линейного программирования (в общем случае – нелинейного программирования) на оптимизацию функции P_k в пространстве переменных.

Решение достигается в некоторой точке P_k пространства P_k , принадлежащей допустимой области $\{P_k^*\} \in P_k$.

При этом, как всегда бывает в задачах оптимизации, некоторые из ограничений, накладываемых на систему переменных, выполняются со знаком равенства (на границе области), другие же – со знаком строгого неравенства. Первые относятся к тем компонентам и ограничениям, которые являются “дефицитными”, “критическими”, “лимитирующими” и фактически определяют ситуацию; вторые – к тем, которые в данной ситуации не ограничивают активности и имеются в избытке. Критические компоненты и ограничения образуют “узкое место” в режиме существования популяции вида k .

Рассмотрим простой биоценоз, состоящий из двух популяций различных биологических видов, один из которых (жертва) служит пищей другому (хищнику) (Полетаев, 1973 а).

Напомним, что такой биоценоз описывается моделью Вольтерра – системой из двух уравнений для изменения биомасс жертвы (x) и хищника (y):

$$\begin{aligned} dx/dt &= \alpha x - \lambda xy, \\ dy/dt &= \mu xy - \beta y. \end{aligned} \quad (4.7.6)$$

Здесь α , λ , μ , β – соответствующие коэффициенты популяционной динамики, $\alpha = a - b$ – разность констант скоростей естественного прироста и естественной гибели жертвы.

Нетрудно указать ситуации, когда модель (4.7.6) не соответствует действительности: например, при больших x и малых y количество пищи, поглощаемой хищниками, окажется фактически меньше, чем по (4.7.6), в силу ограниченности аппетита хищника. Рассмотрим два вида, взаимодействующих по принципу хищник – жертва, как Л-систему. Это позволяет в единой модели учесть различные факторы, способные оказать влияние на кинетику переменных и тем самым расширить класс ситуаций, для которых модель адекватна. Система уравнений относительно тех же неотрицательных действительных переменных x , y (биомасс жертвы и хищника) запишется в виде

$$\begin{aligned} dx/dt &= \beta_{x_1} P_1 - \beta_{x_2} P_2 - \beta_{x_3} P_3, \\ dy/dt &= \beta_{y_3} P_3 - \beta_{y_4} P_4. \end{aligned} \quad (4.7.7)$$

P_1, \dots, P_4 – виды активности соответствующих популяций. Это неотрицательные действительные переменные, характеризующие интенсивность различных процессов, а именно: P_1 – активность размножения жертвы, P_2 – естественной смертности жертвы, P_3 – поедания жертвы хищниками, P_4 – естественной смертности хищника. Запишем выражения интенсивностей процессов:

$$\begin{aligned}
 1) \quad P_1 &= \min\{x/\alpha_{x_1}, E/\alpha_F\}, \\
 2) \quad P_2 &= x/\alpha_{x_2}, \\
 3) \quad P_3 &= \min\{y/\alpha_{y_1}, \lambda'_{xy}/\alpha_y, E/\alpha_F\}, \\
 4) \quad P_4 &= y/\alpha_y, \quad E, F = \text{const}.
 \end{aligned}
 \tag{4.7.8}$$

Выражения (4.7.8) имеют следующий смысл.

1. Процесс размножения жертвы лимитируется либо общей биомассой x , либо некоторой величиной E , которая может быть задана как функция времени. E соответствует внешнему относительно популяции фактору, необходимому для размножения (например, общему количеству корма, доступному в единицу времени, размеру ареала, потоку света для растений и т.п.). Во внешней среде может иметься много подобных факторов одновременно, и все они записаны под знаком \min в выражении для P_1 . В каждой модели E – “самое узкое место” в экологическом окружении.

2. Процесс отмирания жертвы пропорционален ее численности.

3. Процесс размножения хищника P_3 лимитируется либо голодом популяции y , либо кормом, доставляемым поеданием жертвы (количество которого пропорционально числу встреч λ_{xy} в соответствии с механизмом Вольтерра), либо внешним фактором, подобным E в P_1 .

4. Интенсивность отмирания хищников пропорциональна их численности.

Естественно, под знак \min могут быть помещены и другие функции, определяющие процессы в каждой конкретной ситуации.

Опишем процесс решения системы (4.7.7). При заданных начальных условиях (x_0, y_0) система имеет единственное решение $x(t), y(t)$. Для получения этого решения следует подставить начальные условия (x_0, y_0) в выражения для значений активности P_j (4.7.8), а затем полученные значения P_j – в систему (4.7.7).

Таким образом, (4.7.7) превращается в автономную систему дифференциальных уравнений, ее частный вид зависит от той области κ , в которой лежат начальные значения x_0, y_0 . Полученная система должна быть проинтегрирована, причем траектория прерывается, если она пересекает границу области, и отмечается момент времени t , соответствующий этой точке пересечения $x_1(t), y_1(t)$. В момент времени t_1 в точке (x_1, y_1) , хотя бы в одном из

процессов P_j , изменится лимитирующий фактор, который можно определить, записав (4.7.8) для $x(t_1 + \varepsilon)$, $y(t_1 + \varepsilon)$, $\varepsilon > 0$. Новые значения надо вновь подставить в (4.7.7), получив тем самым систему дифференциальных уравнений нового частного вида для области, в которую переходит траектория.

Значения x_1 , y_1 для $t = t_1$ служат начальными условиями для решения новой системы уравнений, и описанный процесс интегрирования внутри области с повторением смены значения P_j на границе области продолжается до получения решения на заданном отрезке времени.

Исследование свойств модели показало, что в ней существует шесть областей, для каждой из которых можно выписать свою систему дифференциальных уравнений, представляющую собой частный случай системы (4.7.7). Модели в соседних областях связаны между собой, образуя единое целое. Не останавливаясь на подробном исследовании системы в каждой из областей x_1, \dots, x_6 , приведем лишь некоторые наиболее характерные типы фазовых траекторий, возможных при различном соотношении параметров системы (рис. 4.15).

Подобный анализ модели оказывается трудоемким, но дает в результате богатый каталог — набор различных частных случаев, которые можно использовать при анализе наблюдений или экспериментов, при оценке правильности системы гипотез, заложенных в данную модель.

При построении моделей систем с лимитирующими факторами И.А. Полетаев и его сотрудники исходили из методики Вольтерра; однако введение меры активности, ограничений и балансовых соотношений для компонент привело к типу моделей, отличных от Вольтерра по виду уравнений и по характеру решений. Так, даже для описанной выше простейшей модели хищник—жертва мы имеем незатухающие колебания и наличие устойчивых особых точек для гораздо более широкого класса случаев чем у Вольтерра, причем поведение модели существенно различно в зависимости от параметров и начальных значений переменных.

Рассмотрение биогеоценозов как систем с лимитирующими факторами позволяет “автоматически” следить за лимитированием каждого процесса. Особенно широкое применение нашел этот способ для описания микробных сообществ, где типы взаимодействия видов могут быть описаны сравнительно просто при помощи обыкновенных дифференциальных уравнений (разных, в различных областях лимитирования). В частности, в работах Абросова и Коврова (1972, 1977, 1984) на основе обширного экспериментального материала с использованием аппарата Л-систем проделан всесторонний теоретический анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных автотрофных и гетеротрофных организмов. Результаты исследования позволили сделать вывод, что для существования конкурирующих видов необходимо,

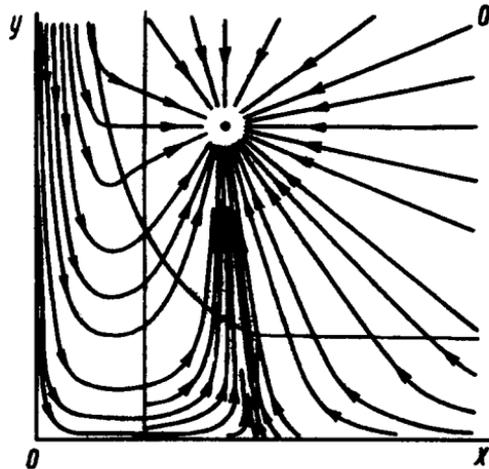
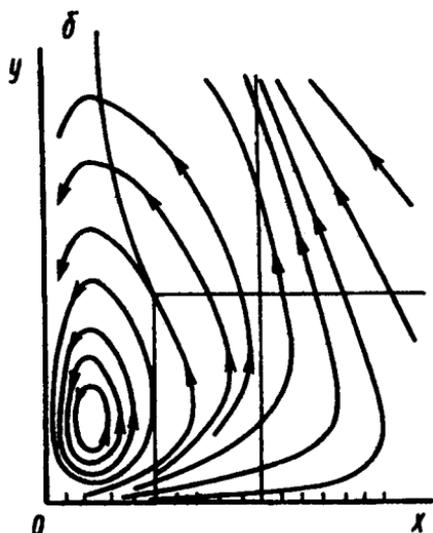
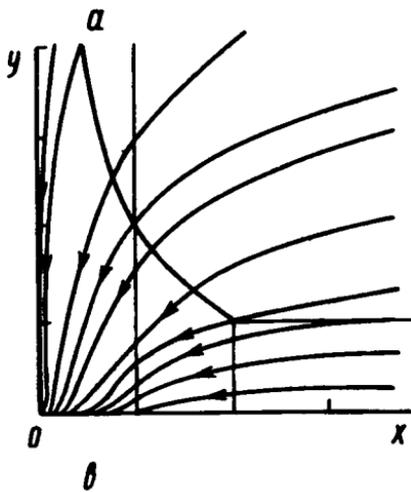
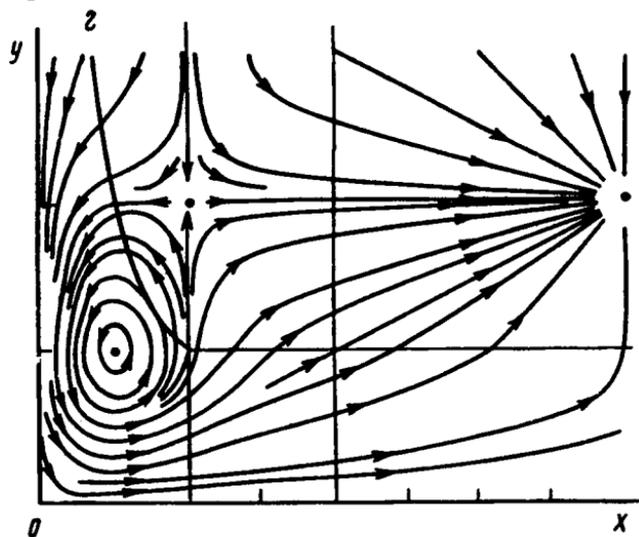


Рис. 4.15. Фазовые портреты системы (4.7.6)–(4.7.8) при различных значениях параметров (a, b, v, γ)



чтобы их коэффициенты приспособленности к элементам питания были таковы, чтобы виды имели различные определяющие факторы развития. Это условие позволяет каждому виду зависеть в большей степени от одного определенного фактора среды и в меньшей степени – от других. В случае конкуренции только за взаимозаменяемые элементы питания каждый вид имеет вообще один лимитирующий трофический фактор, отличающийся от лимитирующих факторов других видов. Эти свойства поликультур микроорганизмов необходимо учитывать при совместном культивировании нескольких видов, которое дает возможность путем изменения процентного содержания видов в сообществе регулировать химический состав суммарной биомассы и ассимиляционный коэффициент поликультуры в целом.

Таким образом, Л-системы являются эффективным аппаратом для изучения популяций в экологическом окружении с ограничениями, накладываемыми на их развитие наличием корма, местобитания и прочим. Устойчивые состояния и кинетика переходных процессов определяются при этом для популяции каждого вида и каждый момент времени конечным, и притом достаточно малым, числом критических ограничений для компонент узкого места. Очевидно, при таком способе построения структуры биогеоценоза в целом представляется достаточно обозримой, если сосредоточить внимание лишь на определяющих или критических взаимодействиях.

Естественно ожидать, что в различных фазах жизненного цикла и в различные сезоны давление критических условий не будет одинаковым. Опознавание критических компонент и ограничений в каждом отдельном случае и их количественное изучение являются задачей экспериментальной биологии. Применение формализованного принципа лимитирующих факторов позволяет при этом строже подойти к классификации явлений в биогеоценозе, а также более эффективно использовать результаты количественных измерений.

4.8. КОМПАРТМЕНТАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Имитационное моделирование ставит перед математической экологией задачу разработки методов аналитического исследования сложных многокомпонентных систем общего вида. В последние годы одним из наиболее эффективных подходов к сложным системам стал **компаратментальный анализ**. При таком подходе система разбивается на “компаратменты” и задаются законы для скоростей обмена веществом между этими “компаратментами”. При моделировании экологических систем под “компаратментам” обычно понимается популяция или ее группа (возрастная, половая или другая). В отличие от моделей классической популяционной

динамики переменными в модели будут не численности, а общие биомассы компартментов. Обычно предполагается, что общая биомасса всех компартментов, включая ресурс и внешнюю среду, остается постоянной, т.е. система лимитирована. Все переменные системы положительны. Функции, характеризующие скорости перетока вещества между компартментами, могут быть как линейными, так и нелинейными. Уравнения, описывающие процессы в системе, могут быть непрерывными и дискретными.

В рамках формализма компартментальных систем с лимитированием получены важные результаты, касающиеся устойчивости, существования периодических и квазистохастических режимов и управляемости биологических сообществ. Этим вопросам посвящены работы [Заславский (1984), Eisenfeld (1982), Walter (1984)]. Основные результаты подробно освещены в монографии (Заславский, Полуэктов, 1988).

На практике компартментальный анализ широко и успешно применяется при качественном исследовании и имитационном моделировании реальных экосистем, в частности водоемов закрытого типа. Поэтому теоретические результаты в этой области имеют особый интерес.

Анализ качественных свойств нелинейных компартментальных моделей требует привлечения современного математического аппарата. Даже такая сравнительно простая задача, как отыскание стационарных решений, осложнена не только нелинейностью рассматриваемых уравнений, но и тем, что исследуется существование лишь положительных решений. Для их отыскания используются теоремы о собственных векторах нелинейных операторов, оставляющих инвариантными конус банахова или евклидова пространства.

Вопросы устойчивости стационарных решений и существования ограниченных структур (стабильность) также осложнены сужением фазового пространства на положительный конус. В связи с этим аппарат функций Ляпунова оказывается неэффективным, и привлекаются более современные методы теорем сравнения и методы анализа оператора сдвига вдоль траекторий. В отличие от классических задач используется не только топологическая, но и порядковая структура пространства.

Динамика компартментального биологического объекта без лимитирования задается уравнением вида

$$X = F(X), \quad (4.8.1)$$

где $X \in R_t^m$ – вектор биомасс отдельных компартментов. Функция $F : R_t^m \rightarrow R^m$ обычно полагается непрерывной и такой, что при любом начальном условии $X(0) \in R_t^m$ уравнение (4.8.1) имеет единственное решение задачи Коши, определенное при $t \geq 0$. Правая часть уравнения (4.8.1) обладает следующими свойствами.

Функция F квазиположительна, т.е. каждая компонента $f_i(F)$ оператора F такова, что

$$f_i(x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_m) \geq 0 \quad (i = 1, \dots, m)$$

квазимоноотонна или положительно гомогенна, т.е.

$$f_i(x) \geq f_i(y) \quad \text{при } x \geq y \text{ и } (x)_i = (y)_i.$$

В моделях с дискретным временем вида

$$x_{t+1} = F(x_t) \quad (4.8.2)$$

условие квазиположительности заменяется на условие неотрицательности оператора, т.е. $F(x) \geq 0$ при $x \in R_+^m$ и условие квазимоноотонности на условие монотонности оператора, т.е.

$$F(x) \geq F(y) \quad \text{при } x \geq y \geq 0.$$

Как уже отмечалось в §7, любая биологическая, в том числе экологическая, система является лимитированной. Это означает, что скорости преобразования вещества и энергии (перехода из одного компартмента в другой) могут зависеть от количества этих субстанций как в некоторой части системы, так и во всей системе. Компартментальные системы с лимитированием бывают удобным аппаратом для описания систем, лимитированных по определенному биогенному элементу.

С математической точки зрения лимитирование означает, что на множестве факторов, определяющих динамику процесса, задана так называемая функция предпочтения φ .

В общем виде уровень лимитирования определяется размерами биологической системы по формуле $S = \varphi(x)$, где функция предпочтения $\varphi : R_+^m \rightarrow R_+^1$ на каждом ограниченном множестве имеет одну для всех точек константу Липшица, монотонна и положительно однородна, т.е.

$$\varphi(x) > \varphi(y) \quad \text{при } x > y \quad \text{и} \quad \varphi(\alpha x) = \alpha \varphi(x) \quad \text{при } \alpha > 0.$$

Например, лимитирующий фактор может задаваться функцией вида

$$\varphi(x) = \min(x_1, x_2, \dots, x_m),$$

или функцией

$$\varphi = \sum_{i=1}^m c_i x_i, \quad \text{где } c_i \geq 0 \quad \text{и} \quad \sum_{i=1}^m c_i > 0.$$

Скорость воспроизводства системы в условиях лимитирования определяется функцией $F(x, S)$. Если уровень лимитирования больше критического, т.е. при всех фиксированных $S \geq S_\infty$ все решения уравнений $dX/dt = F(x, S)$, начинающиеся в положительном конусе R_1^m , ограничены и не выходят из этого конуса.

В моделях с непрерывным временем компартментальные модели с лимитированием задаются системой уравнений

$$dX/dt = F(x, S), \quad S = \varphi(x). \quad (4.8.3)$$

Если система производит отбор биомассы с постоянной скоростью, то система принимает вид

$$\begin{aligned} dx_i/dt &= f_i(x_1, \dots, x_m, S) - Vx_i \quad (i = 1, \dots, m), \\ S &= \varphi(x_1, \dots, x_m). \end{aligned} \quad (4.8.4)$$

Наличие внешних источников (например, миграции из других пространственных камер) приводит к виду

$$\begin{aligned} dx_i/dt &= f_i(x_1, \dots, x_m, S) - Vx_i + b_i u, \\ S &= \varphi(x_1, \dots, x_m), \quad (i = 1, \dots, m). \end{aligned} \quad (4.8.5)$$

Здесь величина лимитирующего фактора S , структура внешних источников b_1, \dots, b_m и интенсивность уравнения изъятия V и разбавления u – величины неотрицательные.

В моделях с дискретным временем уравнения (4.8.3) заменяют их разностными аналогами:

$$x_{i+1} = F(x_t, \varphi(x_t)) + x_t. \quad (4.8.6)$$

В этом случае качественный характер поведения решений уравнений с непрерывным временем полностью совпадает с характером поведения решений, полученных в моделях с дискретным временем.

Остановимся на общих свойствах существования стационарных решений устойчивости компартментальных систем (Заславский, 1984).

Решения таких систем при некоторых условиях описывают свойства биологических систем, воспроизводящихся при неограниченных внешних ресурсах. При фиксированном $S < S_\infty$ величины x_i изменяются во времени экспоненциально и при этом соотношения $x_1(t) : x_2(t) : x_m(t)$ устанавливаются постоянными.

Таким образом, имеет место сбалансированный рост:

$$x_1(t) = e^{\lambda s t} h_1(s), \dots, x_m(t) = e^{\lambda s t} h_m(s),$$

где $h_i(s)$, ($i = 1, \dots, m$) – положительные константы-компоненты собственного вектора нелинейного оператора правой части системы (4.8.4) – (4.8.6), отвечающего собственному значению λ_S .

Для моделей динамики численности популяций с возрастной структурой это означает, что устанавливается устойчивое распределение по возрастам.

Для биологических систем с лимитированием исследование равновесных состояний показывает, что стационарное решение в моделях (4.8.3)–(4.8.4) существует, если моделируемая биологическая система не вырождена, т.е. переменные ее состояния при отсутствии лимитирования ($S = 0$) не стремятся к нулю.

Условия стационарного решения для модели с внешними источниками (4.8.5) сводятся к балансу между поступлением, воспроизводством и изъятием. Для моделей (4.8.3)–(4.8.6) доказана также непрерывная зависимость стационарных решений от параметров.

Устойчивость стационарных решений по Ляпунову зависит от типа лимитирования компартментальных систем. Следующие типы лимитирования гарантируют устойчивость.

1. **Равномерное лимитирование.** Его сдерживающий эффект в равной мере сказывается на всех компонентах системы:

$$f_i(x_1, \dots, x_m, S) = P(S)q_i(x_1, \dots, x_m), \quad i = 1, \dots, m.$$

$$P(S_y) < P(S) \quad \text{при} \quad S < S_*$$

2. **Автолимитирование.** В этом случае лимитирующий фактор влияет на компоненту компартментальной системы, которая определяет величину этого фактора:

$$S = x_i \quad \text{для некоторого} \quad 1 \leq i \leq m,$$

$$f_j(x_1, \dots, x_m, S) = f_j(x_1, \dots, x_m) \quad \text{при} \quad j \neq i.$$

К этому классу относится широко известный способ описания самолимитирования (внутривидовой конкуренции) в форме Ферхюльста ($-\alpha x_i^2$).

3. **Интегральное лимитирование.** При таком лимитировании биологическая система стремится стабилизировать значение лимитирующего фактора на определенном уровне.

Функция $f(x_1, \dots, x_m, S) = \sum_{i=1}^m (\partial\varphi/\partial x_i) f(x_1, \dots, x_m, S)$ удовлетворяет условиям $f(x_1, \dots, x_m, S) = \lambda_{S_0} \varphi(x_1, \dots, x_m)$ в некоторой точке $0 < S_0 < S_\infty$.

$$(f(x_1, \dots, x_m, S) - f(x_1, \dots, x_m, S_0))(S - S_0) < 0.$$

Стабильность системы, т.е. асимптотическую ограниченность ее решения, удается установить в следующих случаях. 1.

Лимитирующий фактор может принимать лишь конечные значения и уровень лимитирования зависит от всех компонент биологической системы. 2. Все компоненты системы равномерно вырождаются с приближением лимитирующего фактора к некоторому критическому уровню. Условие равномерного вырождения состоит в том, что

$$f_i(x_1, \dots, x_m, S_\infty) \leq 0, \quad i = 1, \dots, m$$

и существует непрерывная неотрицательная функция $f(S)$ такая, что оператор $f_i(x_1, \dots, x_m, S_\infty)/f(x)_{i=1}^m$ определен, непрерывен и неразложим. Другими словами, при равномерном вырождении рост лимитирующего фактора в равной мере замедляет скорости преобразования вещества или энергии во всех компартментах.

Если переменные системы асимптотически ограничены, а стационарное состояние неустойчиво, в системе могут возникнуть автоколебания. Для компартментальных систем типа (4.8.3)–(4.8.5) получен следующий результат. Система из одного или двух компартментов всегда имеет устойчивое стационарное решение. При $m \geq 3$ стационарное решение устойчиво, если $\partial f_i/\partial S$ ($i = 1, \dots, m$), вычисленные в стационарной точке, достаточно малы по абсолютной величине. Для некоторого класса систем, в частности систем с узким местом, на которое влияет лимитирующий фактор, при помощи модифицированного метода Малкина – Лурье получен аналитический критерий устойчивости периодических решений.

Отметим, что в моделях с немонотонным характером функций взаимодействия видов (не компартментальных) возможны автоколебания и множественные стационарные состояния, начиная с $m = 2$.

Компартментальное представление по существу имеет целый ряд преимуществ. Оно является обобщением балансового подхода, широко применяемого в имитационном моделировании. Кроме того, как мы видели выше, для компартментальных систем установлены некоторые общие свойства, касающиеся устойчивости, существования колебательных режимов и т.д. Однако возможность компартментального представления конкретных видов трофических взаимодействий представляет самостоятельную проблему, которой посвящена обширная литература. В качестве компартментальных систем изучаются системы взаимодействующих видов типа конкуренции, хищник—жертва, сложные пищевые цепи. Отметим, что частные случаи компартментальных систем с лимитированием модели систем, замкнутых по веществу, были предложены и подробно исследованы в работах В.В. Алексеева (1976), где получен целый ряд результатов относительно устойчивости и динамических режимов в трофических сетях различной структуры. Эти модели успешно используются при решении различных задач, в частности при описании миграции нуклидов в водных экосистемах (Крышев, Сазыкина, 1987).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.В.* О применимости методов статистической механики для описания биоценозов // *Биофизика*. 1975.
- Алексеев В.В.* Динамические модели водных биогеоценозов // *Человек и биосфера*. Вып. 1. М., 1976.
- Алексеев В.В.* Зависимость числа видов в стационарном сообществе от температуры // *Биофизика*. 1981. Т. 26.
- Алексеев В.В., Лоскутов А.Ю.* О возможности управления системой со странным аттрактором // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л., 1985. Т. 8.
- Апошкин Е.А., Апошкин Ю.М., Базыкин А.Д.* Анализ сложного динамического поведения в модели хищник—две жертвы // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л., 1982. Т. 5.
- Заславский Б.Г.* Математические модели управления биологическими системами: автореф. дис. докт. физ.-мат. наук. М. 1984.
- Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А.* Управление экологическими системами. М., 1988.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. М., 1963
- Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.* Математическое моделирование миграции нуклеотидов в водных экосистемах. М., 1986.
- Одум Ю.* Основы экологии. М., 1975.
- Свирижев Ю.М.* Вито Вольтера и современная математическая экология. // *Послесловие в кн.: В. Вольтера "Математическая теория борьбы за существование"*. М., 1976.
- Смит Дж.М.* Модели в экологии. М., 1976.
- Эман Г.И.* О некоторых математических моделях биогеоценозов // *Проблемы кибернетики*. Вып. 16. М., 1966.
- Kerner E.H.* A statistical mechanics of interacting biological species // *Bull. Math. Biophys.* 1957. Vol. 19.
- Ulanowicz R.E.* Mass and energy flow in closed ecosystems // *Theor. Biol.* 1972. Vol. 34.

ПРОДУКЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

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

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

При этом водные системы, в силу своей однородности, гораздо более уязвимы по отношению к техногенным воздействиям, чем сухопутные.

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

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

Математическая модель помогает разработать оптимальную стратегию управления водными системами, в том числе рыбным хозяйством. Дело в том, что наряду с ухудшением качества воды причиной падения продуктивности водоемов являются систематические переловы. Перелов в биологическом смысле приводит к такому состоянию рыбного стада, когда воспроизводительная способность популяции не может компенсировать убыль в результате вылова. Перелов в экономическом смысле – состояние стада,

когда его поголовье сокращается настолько, что промысел становится нерентабельным. В настоящее время в связи с высоким уровнем развития техники промысла биологический перелов, как правило, предшествует экономическому (Никольский, 1974).

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

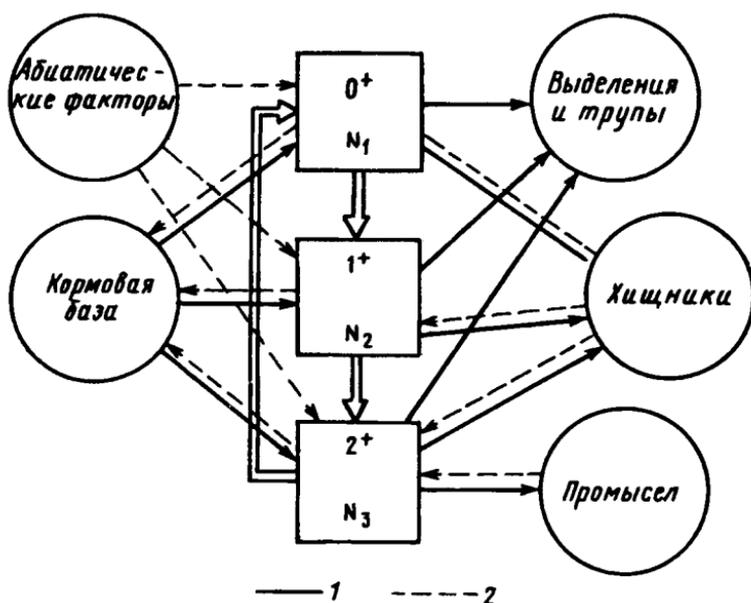


Рис. 5.1. Блок-схема популяции промысловой рыбы. Двойные линии — внутренние связи популяции. 1 — энергетические связи, 2 — информационные связи

Особенно большой вклад в моделирование рыбных популяций внес В.В. Меншуткин (1971), который представил схему взаимодействий элементов системы как контур с обратными связями: (рис. 5.1). Такая система может обладать устойчивым стационарным состоянием или, как мы видели в §2 гл. 2, в ней могут возникать автоколебания. Подобные схемы были положены в основу построения и изучения рыбного стада многих озер и морей.

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

5.1. ОПИСАНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

В основу отечественных моделей водных (в частности, морских) экосистем легли работы основоположника советской математической экологии Алексея Андреевича Ляпунова по моделированию экосистемы пелагиали тропических вод океана. Модель была разработана А.А. Ляпуновым совместно с сотрудниками Института океанологии АН СССР для 44-го рейса исследовательского океанологического судна "Витязь", задача которого состояла в изучении биологической продуктивности пелагиали тропических вод океана в соответствии с международной биологической программой (Ляпунов, 1972; Виноградов, 1968).

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

В качестве компонент биогеоценоза пелагиали тропических вод были выделены следующие.

1. Солнечный свет – его объемная плотность L .
2. Усвояемый азот – его концентрация C_N .
3. Усвояемый фосфор – его концентрация C_P .
4. Фитопланктон – его концентрация φ_1 .
5. Зоопланктон – его концентрация φ_2 .
6. Детрит – его концентрация ψ .

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

Рассмотрим основные обменные процессы, протекающие в толще воды.

Поглощение света водой и взвешенными в ней телами.

Фотосинтез, осуществляемый фитопланктоном с использованием солнечной энергии и биогенных элементов. При этом интенсивность процесса биосинтеза определяется по принципу минимума (см. 4.6).

Поедание фитопланктона зоопланктоном.

Каннибализм зоопланктона.

Поедание детрита зоопланктоном.

Размножение зоопланктона по схеме Вольтерра.

Отмирание зоопланктона и фитопланктона.

Производство детрита зоопланктоном (трупы и экскременты).

Растворение детрита с образованием биогенных элементов.

Гравитационное оседание фитопланктона и детрита.

Собственное движение зоопланктона.

Диффузия всех составляющих, вызванная турбулентностью океанических вод.

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

Относительно каждой из компонент биогеоценоза были сделаны следующие допущения.

Солнечный свет (L) поглощается водой, фитопланктоном, зоопланктоном и детритом (коэффициенты соответственно a , a_1 , a_2 , a_3). Свет принимает участие в фотосинтезе (коэффициент интенсивности фотосинтеза A).

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

Фосфор (C_P) участвует в тех же процессах, что и азот (коэффициенты h_P , $v_P \Delta$).

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

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

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

Детрит (ψ) образуется при отмирании зоопланктона (коэффициент ν), он растворяется (коэффициент μ). Он также образуется

из экскрементов зоопланктона в количестве, пропорциональном съеденной зоопланктоном пище в виде фитопланктона, зоопланктона и детрита (коэффициенты $\theta_1, \theta_2, \theta_3$). Детрит гравитационно оседает с коэффициентом ω_3 и подвергается турбулентной диффузии с коэффициентом Δ .

Для определения суммарной интенсивности фотосинтеза (биосинтеза) применим подход, изложенный в гл. 4. В биосинтезе участвуют солнечная энергия, а также ряд веществ, например N, P, CO₂, Ca, S. Из эксперимента известно, что лимитирующую роль для процесса биосинтеза могут играть только азот, фосфор и световая энергия, так как остальные компоненты в тропических водах океана находятся в избытке. При этом нужно ввести коэффициенты, характеризующие использование лимитирующих веществ и световой энергии для синтеза единицы биомассы. Реальная интенсивность синтеза определяется лимитирующим фактором, т.е. той компонентой, которая обеспечивает наименьшую интенсивность синтеза.

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

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

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

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

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

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

При $x = \chi$ должны быть заданы величины

$$\frac{\partial C_N}{\partial x}, \frac{\partial C_P}{\partial x}, \frac{\partial \varphi_1}{\partial x}, \frac{\partial \varphi_2}{\partial x}, \frac{\partial \psi}{\partial x}.$$

При $t = 0$ должны быть заданы начальные концентрации

$$C_N(x, 0), C_P(x, 0), \varphi_1(x, 0), \varphi_2(x, 0), \psi(x, 0).$$

Описанная выше модель сопоставлялась с экспериментальными результатами, полученными во время рейса "Витязь". Можно отметить три основных пункта, в которых обнаружилось расхождение между гипотезами, лежащими в основе этой модели, и тем, что наблюдается в действительности.

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

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

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

При конкретизации модели приходится учитывать известные из экспериментов и наблюдений сведения о параметрах системы и о виде функций взаимодействия компонентов биогеоценоза. Поскольку относительно входящих в уравнения (5.1.1) параметрах известно очень мало, для описания некоторых величин приходится использовать эмпирические формулы (Крапивин, 1978).

Например, известно, что скорость фотосинтеза на глубине z зависит от температуры воды t_z^0 , концентрации биогенов u_z и биомассы фитопланктона. При этом $\partial p / \partial z \rightarrow 0$, когда $u_z \rightarrow 0$ и $\partial p / \partial z \rightarrow \text{const}$ с возрастанием u_z . Известно также, что скорость фотосинтеза $\partial p / \partial z$ как функция освещенности имеет один максимум при некотором оптимальном значении E_{max} , убывая

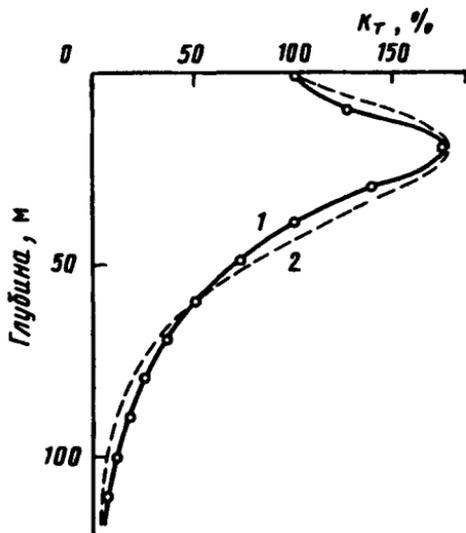


Рис. 5.2. Зависимость интенсивности фотосинтеза по вертикали от подводной освещенности: 1 — данные полевых измерений, 2 — кривая, вычисленная по формуле (5.1.2), $k=0,05$, $\alpha=0,015$, $E_{\max}=700$ ккал/м², $m=0,4$, $E_0=3000$ ккал/м² (Крапивин, 1978)

при увеличении и уменьшении освещенности от этого критического значения. Максимум фотосинтеза в тропических широтах в разные сезоны года располагается, как правило, на глубинах 10-30 м, в редких случаях (в открытых районах при повышенной прозрачности воды) он может наблюдаться на глубине ниже 30 м.

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

$$\frac{\partial P}{\partial t} = P_z = K_0(t_z^0, t) K_t (1 - 10^{-\gamma P}) (1 - 10^{-d_n})^\theta, \quad (5.1.2)$$

где

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

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

Согласно многочисленным экспериментальным данным, ассимиляционное число тропического фитопланктона в области максимального фотосинтеза в среднем составляет около 11-12 мгС/ч. При этом световое насыщение в экваториальных районах Атлантического океана достигается при 9 кал/см²·ч.

Таким образом, вместо величины A в формулах (5.1.2) для более точного соответствия приходится использовать величину P , вычисленную по формуле (5.1.1).

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

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

5.2. МОДЕЛЬ ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ПЕЛАГИАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

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

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

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

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

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

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

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

Простейшая трофическая схема планктонного сообщества состоит всего из трех компонентов: фитопланктон (содержание азота M_1), зоопланктон (содержание азота M_2) и неорганический азот M_0 .

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

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

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

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

$$M_1 + M_2 + M_0 = M. \quad (5.2.2)$$

В уравнениях (5.2.1) ε_1 , ε_2 - коэффициенты естественной смертности соответственно фито- и зоопланктона, γ_1 - коэффициент потребления фитопланктона зоопланктоном, а γ_2 - коэффициент усвоения пищи зоопланктоном. Все эти коэффициенты можно считать слабо зависящими от внешних условий. Величина β , как мы указывали выше, определяется интенсивностью фотосинтеза:

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

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

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

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

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

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

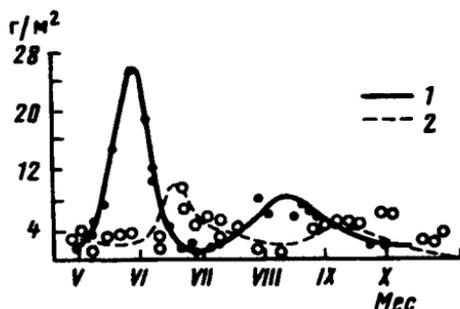


Рис. 5.3. Изменение биомассы фито- (1) и зоопланктона (2) с течением времени в модели биогеоценоза Белого моря (Алексеев, 1976) — точки а — $\sigma = 1$; б — $\sigma = 20$ (Степанкова цит. по Романовский и др., 1985) эксперимент

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

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

В модели также была сделана попытка учесть вертикальное распределение планктона путем введения гидродинамических потоков. Это оправдано, поскольку в Белом море планктон представлен в основном, немигрирующими видами.

С учетом турбулентного перемешивания уравнения (5.2.1) примут вид

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

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

$$\rho = a e^{-\alpha z} (1 - \sin(\omega t + \varphi)).$$

α определялась из натуральных наблюдений и равняется 1/3, 8, 1/м. Коэффициент вертикального турбулентного перемешивания D предполагался постоянным. Его величина определялась на основании данных измерений по изменению температуры с глубиной, которые проводились на тех же горизонтах, что и взятие проб фито- и зоопланктона. $D = 5 \text{ м}^2/\text{сут}$ (Конопля, 1973).

Если предположить, что в верхнем слое воды происходит равномерное перемешивание и верхний слой слабо связан турбулентным обменом с нижним слоем, то можно положить: $\partial \rho / \partial t = 0$. Отсюда следует

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

где M_0 и M – постоянные величины, т.е. мы пренебрегли выносом биогенных элементов с “дождем трупов”. Окончательно имеем систему уравнений

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

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

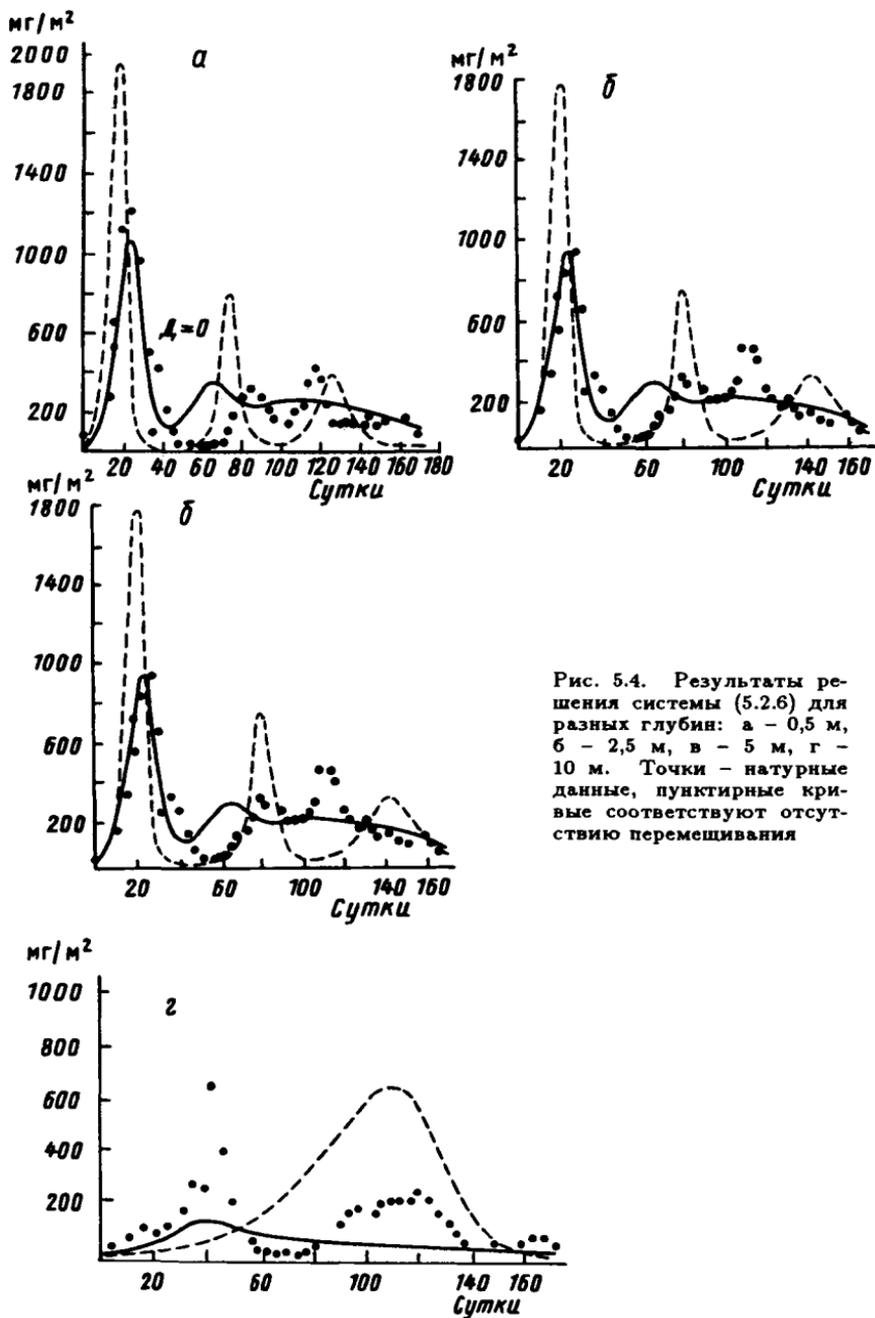


Рис. 5.4. Результаты решения системы (5.2.6) для разных глубин: а - 0,5 м, б - 2,5 м, в - 5 м, г - 10 м. Точки - натурные данные, пунктирные кривые соответствуют отсутствию перемешивания

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

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

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

5.3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА

В описанной выше модели планктонного сообщества Белого моря не рассматривались некоторые закономерности динамики фитопланктона, которые, по-видимому, играют особую роль в устойчивости сообществ этих исключительно важных для биосферы в целом организмов. К числу таких закономерностей относятся неравномерность пространственного распределения фитопланктона (пятнистость), временная периодичность в его динамике, не объяснимая климатическими факторами, и устойчивость видового разнообразия (парадокс планктона) (Hutchinson, 1967).

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

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

организмами фитопланктона и тем самым регулируя их скорость роста (Шварц и др., 1976; Иост, 1975).

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

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

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

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

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

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

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

Пусть при этом скорость роста фитопланктона линейно зависит от концентрации метаболита:

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

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

Таким образом, система описывается тремя дифференциальными уравнениями:

$$\begin{aligned} \partial x / \partial t &= x [(\alpha_0 + \gamma M) s - \delta] + D_x \partial^2 x / \partial r^2, \\ \partial s / \partial t &= (\alpha_0 + \gamma M) x s + c + D_s \partial^2 s / \partial r^2, \\ \partial M / \partial t &= \beta x + \varepsilon M + D_M \partial^2 M / \partial r^2. \end{aligned} \quad (5.3.3)$$

При $\gamma = 0$ первые два уравнения отделяются. Величины x и s в этом случае независимо от начальных условий и параметров стремятся к однородному по пространству стационарному распределению.

Учет влияния метаболита (третьего уравнения в системе (5.3.3)) существенно осложняет картину. Возникают неоднородные в пространстве решения (диссипативные структуры), которые имитируют существование устойчивых областей с повышенной плотностью (пятнистость распределения планктона).

Перейдем к безразмерным переменным по формулам

$$x = x'c/\delta, \quad s = s'c/\delta, \quad M = M'c/\delta, \quad t = t'/\delta s, \quad r = \rho(\mathcal{D}_M/\delta)^{1/2}$$

(далее штрихи опускаем). Система (5.3.3) запишется в виде

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

где

$$a = \alpha_0 c/\delta^2, \quad p = \gamma c^2/\delta^2, \quad b = \beta/\delta, \quad l = \varepsilon/\delta, \quad d_1 = \mathcal{D}_x/\mathcal{D}_M, \quad d_2 = \mathcal{D}_s/\mathcal{D}_M.$$

В первую очередь исследуем точечную систему (отбросив диффузионные члены):

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

Она имеет единственное стационарное решение:

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

Характеристическое уравнение для линеаризованной системы имеет вид

$$\begin{aligned} \lambda^2 + (\mu + l)\lambda^2 + [\mu(1 + l) - l + al/\mu]\lambda + l\mu &= 0, \\ \mu &= a + pb/l. \end{aligned} \quad (5.3.7)$$

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

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

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

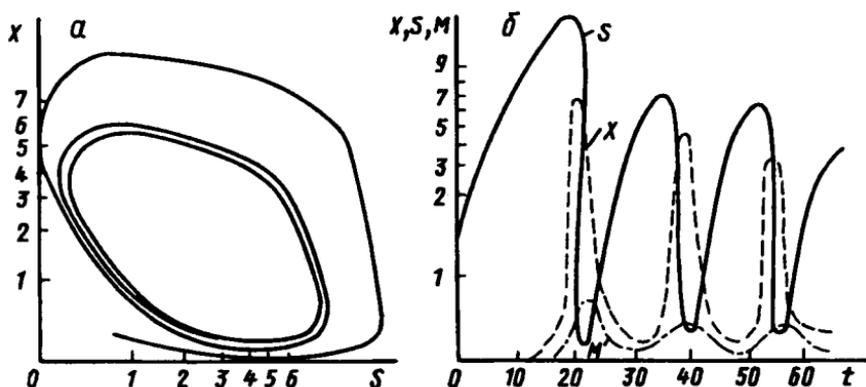


Рис. 5.5. Траектории модели (5.3.4) на фазовой плоскости (а) и во времени (б); x – биомасса фитопланктона, s – концентрация лимитирующего биогенного вещества, M – концентрация метаболита; $a = 0,1$, $b = 0,01$, $l = 1$ (логарифмический масштаб)

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

При $\mu_{**} < \mu < \mu_*$ особая точка, как показывают результаты численных экспериментов, окружена предельным циклом, на который наматываются все траектории. Фазовый портрет системы в проекции на плоскость (а) и кинетика переменных в логарифмическом масштабе (б) представлены на рис. 5.5.

Приведенные результаты свидетельствуют, что простейший механизм саморегулирования может привести к наличию автоколебаний биомассы фитопланктона. Как мы видели выше, причиной автоколебаний будет также запаздывание реакции организмов на изменение параметров внешней среды (п. 1.2) и существование взаимоотношений хищник—жертва (п. 5.2). Для выявления истинной причины автоколебаний необходим тщательный анализ конкретной изучаемой природной или лабораторной системы.

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

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

В теории колебаний хорошо известно, что периодическое внешнее воздействие на колебательную систему может привести к возникновению колебаний большой амплитуды с периодом, кратным периоду внешнего воздействия вблизи предельного цикла

автономной системы. Возникает своеобразное явление резонанса, которое может служить объяснением существования хорошо известных 9-10- и 3-4-годичных экологических циклов, непосредственную связь которых с каким-либо периодическим изменением среды обитания проследить не удается.

Рассмотрим механизм возникновения такого резонанса при периодическом воздействии на систему (5.3.5). Пусть интегральное воздействие сезонно меняющихся внешних факторов отражается на величине коэффициентов роста и продуктивности фитопланктона, при этом изменение во времени происходит по гармоническому закону. Уравнения (5.3.5) тогда можно записать:

$$\begin{aligned} dx/dt &= -x + [(1 + c\epsilon \sin \omega t)a + pM]xs, \\ ds/dt &= 1 - [(1 + c\epsilon \sin \omega t)a + pM]xs, \\ dM/dt &= b(1 + \epsilon \sin \omega t)x - lM. \end{aligned} \quad (5.3.9)$$

Здесь ϵ - амплитуда модуляции ($\epsilon < 1$), $c = \text{const}$, ω - частота модуляции внешних факторов. Предположим, что ϵ мало. Таким образом, речь идет о малом периодическом возмущении коэффициентов автономной системы (5.3.5), допускающей автоколебательное решение.

В области параметров, где система имеет устойчивую точку равновесия, при помощи разложений в ряды по малому параметру ϵ можно выписать аналитическое выражение для периодического (с периодом $T = 2\pi/\omega$, совпадающим с периодом колебаний внешних факторов) решения системы (5.3.9).

Рассмотрим систему (5.3.9) в той области параметров, где она имеет автоколебательное решение - периодическое решение $\xi(t)$ периода T_1 . Пусть величина собственного периода системы T_1 связана с периодом внешнего воздействия T соотношением

$$T = (N_1/N_2)(1 + \epsilon r)T_1,$$

где N_1, N_2 - целые числа, r - константа, или заданная функция $r(\epsilon)$. Можно показать, что в этом случае система имеет единственное T -периодическое решение в окрестности особой точки (5.3.6). Кроме того, вдали от точки равновесия система имеет еще одно периодическое решение, которое ответвляется от предельного цикла $\xi(t)$, существующего в системе при $\epsilon = 0$. Период этого решения равен N_2T .

Учет периодического изменения внешних факторов приводит к появлению устойчивых периодических режимов:

а) с периодом, равным периоду модуляции, и малой амплитудой порядка ϵ (около точки равновесия автономной системы);

б) колебаний большой амплитуды с периодом, кратным периоду модуляции (вблизи предельного цикла автономной системы).

Обнаруженный на модели (Домбровский, Маркман, 1983) 16-летний цикл может объяснить 14-15-летние периодические колебания численности планктона, наблюдаемые в озере Байкал (Кожова, Мельник, 1977).

Существование автоколебательных решений в точечной системе (5.3.5) служит предпосылкой возможности неоднородных стационарных режимов (диссипативных структур) в распределении модели (5.3.4). Устойчивая неоднородность пространственного распределения, обусловленная наличием у фитопланктона механизма эктокринного регулирования и диффузионными процессами, хорошо моделирует "пятнистость" распределения фитопланктона по акватории. Особенно ярко это проявление выражено в водоемах и районах океана, бедных биогенными элементами, где равномерное распределение фитопланктона не обеспечивало бы интенсивности первичного продуцирования, достаточного для развития высших трофических уровней.

Рассмотрим возможные стационарные режимы в системе (5.3.3). В первую очередь проведем анализ устойчивости однородного стационарного распределения со стационарными концентрациями фитопланктона субстрата s и метаболита M , задаваемыми формулами (5.3.6). В качестве бифуркационного параметра рассмотрим коэффициент экскреции b , определяющий степень эктокринного регулирования.

Зададим малые отклонения системы от гомогенного стационарного состояния:

$$\begin{aligned} \xi(\rho, t), \eta(\rho, t), \zeta(\rho, t); \\ x = x_0 + \xi, s = s_0 + \eta, M = M_0 + \zeta. \end{aligned}$$

Линеаризованная система для малых возмущений имеет вид

$$\begin{aligned} \partial \xi / \partial t &= \mu \eta + p \zeta / \mu + d_1 d^2 \xi / \partial \rho^2, \\ \partial \eta / \partial t &= -\xi - \mu \eta - p \zeta / \mu + d_2 \partial^2 \eta / \partial \rho^2, \\ \partial \zeta / \partial t &= l(\mu - a) \xi / p - l \zeta + \partial^2 \zeta / \partial \rho^2, \\ \mu &= (a + pb/l) > 0. \end{aligned} \tag{5.3.10}$$

Решение системы (5.3.10) ищем в виде произведения экспоненты, зависящей от времени и периодического по пространству множителя:

$$\xi(\rho, t) = \tilde{\xi} e^{\lambda t} \cos k\rho, \eta(\rho, t) = \tilde{\eta} e^{\lambda t} \cos k\rho, \zeta(\rho, t) = \tilde{\zeta} e^{\lambda t} \cos k\rho,$$

$\tilde{\xi}, \tilde{\eta}, \tilde{\zeta}$ - неизвестные числовые коэффициенты, волновое число k меняется непрерывно от 0 до ∞ , так как мы предполагаем, что среда обитания достаточно протяженная.

Характеристическое уравнение системы имеет вид

$$\begin{aligned} & \lambda^3 + \lambda^2[\mu + u(d_1 + d_2 + 1) + l] + \\ & + \lambda^2\{u^2(d_1 + d_2 + d_1d_2) + \\ & + u[d_1\mu + l(d_1 + d_2) + \mu] + \mu + l\mu + la/\mu - l\} + \\ & + (\mu + ud_1\mu + u^2d_1d_2)(l + u) - l(1 - a/\mu)ud_2 = 0. \end{aligned} \quad (5.3.11)$$

Здесь $u = k^2$. При $b = 0$, т.е. в отсутствие эктокринной регуляции, действительные части всех корней уравнения (5.3.11) отрицательны и, следовательно, однородное стационарное состояние устойчиво. С ростом b свободный член в уравнении (5.3.11) меняет знак, проходя при некотором b_* через нуль, что соответствует переходу через точку $\lambda = 0$ из левой комплексной полуплоскости в правую одного из корней уравнения. При этом от стационарного гомогенного решения отщепляется решение системы вида $\bar{y} = \bar{\varphi}(\rho)$, где $\bar{\varphi}(\rho)$ – периодическая функция пространственной координаты.

Численный анализ нелинейных уравнений (5.3.4) показывает существование устойчивых периодических по пространству решений системы. Наиболее соответствующие наблюдаемым результаты получаются при $d_1 \ll d_2$ (рис. 5.6, а, б). Такое соотношение коэффициентов диффузии соответствует натурным данным и вызвано сильным различием (на несколько порядков) в размерах клеток фитопланктона (переменная x) и молекул минеральных соединений азота или фосфора. Как видно на рис. 5.6, пространственное распределение биогенов является почти однородным, в то время как в распределении планктона выделяются резкие пики.

Учет механизма эктокринного регулирования позволяет объяснить еще одну особенность фитопланктона – в одном и том же месте обитания одновременно могут существовать сотни видов фитопланктона. При этом десятки сосуществующих видов принадлежат часто к одной таксономической группе и почти не отличаются друг от друга своими трофическими характеристиками и отношением к внешним факторам, т.е. занимают одну и ту же эконишу. Хатчинсон (Hutchinson, 1967) отметил, что такое видовое разнообразие противоречит принципу конкурентного исключения Гаузе (1934), и назвал это явление “парадоксом фитопланктона”.

Рассмотрим вольтерровскую модель конкурирующих за субстрат s видов x_1 и x_2 (см. гл. 2, §2), предположив дополнительно, что один из видов выделяет метаболит M , служащий регулятором роста обоих этих видов (параметры влияния π_1 и π_2):

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(\mu_1 S - \delta_1 + \pi_1 M), \\ dx_2/dt &= x_2(\mu_2 S - \delta_2 + \pi_2 M), \\ dS/dt &= -x_1(\mu_1 S + \pi_1 M) - x_2(\mu_2 S + \pi_2 M) + C, \\ M &= \gamma x_1 - \delta_3 M. \end{aligned} \quad (5.3.12)$$

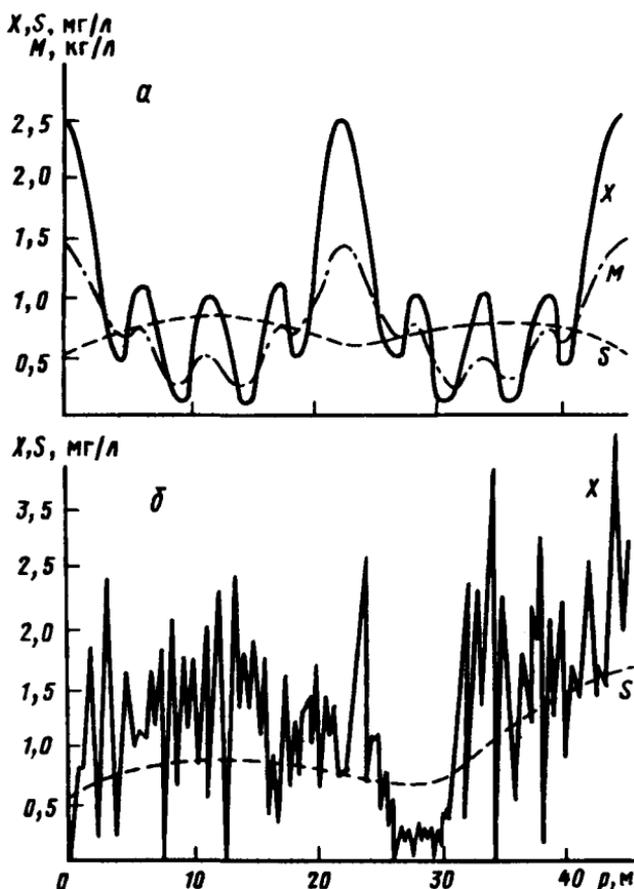


Рис. 5.6. Пространственное распределение компонентов системы (5.3.10): а - расчетные данные при $\alpha = 0,1$, $l = 7,2$, $p = 1$, $d_1 = 0,1$, $d_2 = 100$, б - результаты натуральных измерений

Здесь γ - коэффициент экскреции метаболита фитопланктоном, μ_1, μ_2 - скорости константы прироста биомассы первого и второго видов; δ_1, δ_2 - константы скорости их гибели; δ_3 - скорость разложения метаболита; C - скорость притока биогенов в сферу обитания фитопланктона, положительные значения π_1, π_2 соответствуют стимулирующему воздействию метаболита, отрицательные - ингибирующему.

Линейный анализ устойчивости стационарного состояния системы (§3.2) показывает, что необходимым условием устойчивости является выполнение неравенства

$$\pi_1/\mu_1 - \pi_2/\mu_2 < 0.$$

В частности, устойчивое сосуществование обеспечивается в системе, где более высокопродуктивный вид x_1 выделяет мета-

болит, стимулирующий вид x_2 . Ситуация, когда менее продуктивный вид ингибирует рост более продуктивного конкурента, неустойчива. Модель легко обобщается на случай произвольного числа n видов фитопланктона, конкурирующих за единственный ресурс S . В этом случае для устойчивого сосуществования достаточно, чтобы стимулирующие метаболиты выделяли $(n-1)$ -й из сосуществующих видов. Механизм взаимной стимуляции видов увеличивает разнообразие сообщества. Со временем условия среды могут измениться таким образом, что доминировавшие ранее виды окажутся плохо приспособленными к новой обстановке. С большой вероятностью в спектре видов, существование которых обеспечивалось ранее стимулирующими метаболитами, найдутся виды, хорошо приспособленные к новым условиям. Произойдет "смена лидеров", выполняющих функции по поддержанию разнообразия ценоза. Такое сообщество имеет преимущество перед сообществом невзаимодействующих видов. "Выживают не виды, а ансамбли" (Эйген, 1973).

5.4. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Озера по сравнению с морями относительно более однородные в пространственном отношении системы, и в них проще выделить иерархию структур и времен отдельных процессов. Поэтому здесь можно изолированно рассматривать отдельные сообщества и взаимодействующие популяции, используя опыт анализа классических объектов математической экологии, изученных нами в гл. 2-4.

Определяющую роль в озерном гомеостазе играют круговорот вещества и поток энергии, образующие продукционно-деструкционный цикл.

Сезонные колебания солнечной радиации и температуры вызывают сукцессию планктонных сообществ, а изменение водного баланса и состава вод притоков часто влечет за собой изменение трофического статуса озер.

Эффективным принципом выделения отдельных структур является метод малого параметра, известный в химии как метод квазистационарных концентраций. Теоретическое обоснование и условия применимости этого метода даны в известной теореме А.Н. Тихонова (1952).

Озерная система может быть охарактеризована целым рядом структур. Классические объекты изучения – трофическая и пространственная структуры, временная структура годового лимнического цикла и структуры биохимических циклов, а также возрастные, размерные и видовые структуры отдельных популяций и сообществ (Одум, 1975; Константинов, 1979; Федоров, Гильманов, 1980; Хатчинсон, 1969).

Основываясь на работах В.В. Селютина (1983, 1990), рассмотрим процедуру выделения подсистемы, связанной с фитопланктоном и первичной продукцией. Для описания биотического круговорота в озере воспользуемся компартментальной моделью (§4.7)

$$dx/dt = (P - P^T)e + P_{*0}(t) + P_{0*}(x, t), \quad (5.4.1)$$

где $x \in R_n^+$ – вектор состояния, компонентами которого являются концентрации или запасы организмов и веществ, выраженные в единицах лимитирующего биогенного элемента, $P = (P_{ij})$ – матрица элементарных потоков ($P_{ij}(x, t) \geq 0$) от j -го к i -му компоненту, $P_{*0}\xi, P_{0*}$ – векторы обменных потоков с внешней средой, e – единичный вектор-столбец.

Структура биологического круговорота определяется соотношениями элементарных потоков, входящих в правую часть (5.4.1). Начнем сравнительный анализ потоков с максимального уровня агрегирования. Пусть вектор состояния x состоит всего из двух переменных-концентраций минерального (s) и органического, включая биоту, вещества (y). Система (5.4.1) в этом случае сводится к двум уравнениям:

$$\begin{aligned} ds/dt &= R - A + P_{s0} - P_{0s}, \\ dy/dt &= A - R + P_{y0} - P_{0y}. \end{aligned} \quad (5.4.2)$$

Здесь A – валовая первичная продукция (ассимиляция); R – общая деструкция (минерализация); P_{s0}, P_{y0} – входные потоки s и y ; P_{0s}, P_{0y} – выходные потоки s и y . Второе уравнение эквивалентно уравнению потока энергии через систему.

Потоки $P_{s0}, P_{y0}, P_{0s}, P_{0y}$ в основном связаны с экзогенными факторами и составляют внешний по отношению к данному водоему круговорот, уравнение которого можно получить, сложив первое и второе уравнения:

$$dQ/dt = u_1 - u_2. \quad (5.4.3)$$

Здесь $Q(x, e)$ – общий запас (концентрация) вещества; $u_1 = (P_{*0}, e)$, $u_2 = (P_{0*}, e)$ – интегральные потоки. При этом поток u_2 состоит из двух основных частей:

$$u_2 = u'_2 + \Delta u, \quad (5.4.4)$$

где u'_2 – вынос из водоема со стоком, Δu – захоронение в донных отложениях.

При прогнозировании трофического статуса водоемов часто используют линейное представление для скорости выноса вещества (Reckhow Chanra, 1983):

$$Q = u_1 - (v + \sigma)Q, \quad (5.4.5)$$

где v – скорость потока, σ – скорость захоронения. Для скорости захоронения используют эмпирические зависимости: $\bar{\sigma} = \sqrt{\bar{v}}$, где $\bar{v}, \bar{\sigma}$ – среднегодовые скорости, 1/год (Vollen, Weider, 1976) или $\sigma = d/H$, где H – глубина водоема, м, $d = 10-30$ м/год – условная скорость седиментации (Bandorf, 1979).

В широком диапазоне скоростей потока $v = (0,1 - 9)$ 1/год поток захороняемого вещества составляет от 25 до 75% общего его количества, выводимого из круговорота, т.е. играет существенную роль во внешнем балансе вещества.

Внутренний круговорот включает процессы первичной ассимиляции и деструкции, ведущей к минерализации органического вещества.

Относительное значение внешнего и внутреннего круговорота в общем потоке вещества в водной системе можно охарактеризовать параметром: $\lambda = \bar{u}_1 / \min(\bar{A}, \bar{R})$, где \bar{A}, \bar{R} – среднегодовые первичная ассимиляция и общая деструкция, \bar{u}_1 – средний приток вещества в систему. Параметр λ уменьшается в ряду реки—эстуарии—водохранилища—озера—моря—океаны. Для участков рек $\lambda > 1$, для эстуариев и водохранилищ $\lambda \leq 1$, для озер и морей $\lambda \ll 1$. Часто также используется показатель $C = \min(\bar{A}, \bar{R}) / \bar{Q}$ – скорость внутреннего круговорота. Если водоем озерного типа, т.е. $\lambda \ll 1$, то $\bar{v} + \bar{C} \ll C$ и запас вещества Q можно рассматривать как медленную по отношению к внутреннему круговороту переменную.

Все компоненты экосистем, участвующие в биотическом круговороте, условно можно разделить на две группы, различающиеся скоростями трансформации вещества и энергии. Первая группа переменных (быстрый круговорот) включает фитопланктон, лабильное органическое вещество, бактерии, мирный зоопланктон (фильтраторы) и некоторые таксоны хищного зоопланктона. Вторая группа переменных (медленный круговорот) включает относительно консервативные компоненты – трудноокисляемое органическое вещество (водный гумус), донные отложения, популяции долгоживущих гидробионтов. Эта группа имеет скорости оборота существенно более низкие и контролирует лишь малую часть общего потока A и R . Таким образом, выполняются следующие соотношения:

$$\begin{aligned} (1 - \eta)cQ &= c_0q, \\ \eta &= \frac{k(Q - q)}{cQ} \ll 1. \end{aligned} \quad (5.4.6)$$

Здесь q – запас (концентрация) вещества, участвующего в быстром круговороте; $c_0 = (1 - \eta) \min(A, R) / q$ – скорость быстрого круговорота, $k \ll c$ – скорость медленного круговорота; η – часть общего потока, ответвляемая в медленный круговорот.

Скорость c_0 меняется в гораздо более узком диапазоне, чем c и близка к ее максимальным значениям 20-30 раз в год. Скорости k ; трансформации органического углерода (энергетический поток), фосфора, азота и других биогенных элементов не совпадают за счет различия в химическом составе компонентов и соответствующих потоков. Однако эти отличия не столь существенны.

Формальное описание структуры биотического круговорота может быть представлено в виде

$$\begin{aligned} T_c dr/dt &= F(r, w, \omega t, t/T_e) - \eta G_r + \lambda_r u_r, \\ T_c dw/dt &= \eta G_w + \lambda_w U_w. \end{aligned} \quad (5.4.7)$$

Здесь r – вектор быстрого круговорота, w – вектор медленно-го круговорота; G_r, G_w – вектор-функция медленного круговорота; F – вектор-функция быстрого круговорота; u_r, u_w – вектор-функция внешнего круговорота; $T_c \sim C_0^{-1}$ – характерное время быстрых переменных; $T_e \sim C_0^{-1}$ – характерное время естественных или антропогенных изменений; $\omega = 2\pi T^{-1}$ – частота годовых колебаний ($T=1$ год); $\lambda_r, \lambda_w, \eta$ – малые безразмерные параметры.

Для простоты рассмотрим случай: $\eta \sim \lambda_r \sim \lambda_w \sim \lambda, T_e = T_c \lambda^{-1}$. Тогда замена $t_1 = t T_c^{-1}$ приводит к системе

$$\begin{aligned} dr/dt_1 &= F(r, w, \lambda t_1) - \lambda G_r + \lambda U_r, \\ dw/dt_1 &= \lambda G_w + \lambda U_w, \end{aligned} \quad (5.4.8)$$

где $\lambda = T_c T_v^{-1}; T_v = (\bar{\sigma} + \bar{v})^{-1}$.

В случае, когда λ – малый параметр, т.е. $\lambda \rightarrow 0$, первое уравнение для быстрых переменных можно заменить алгебраическим и рассматривать отдельно медленный круговорот, играющий важную роль в задачах долгосрочного прогнозирования водных систем.

В свою очередь компоненты медленного круговорота можно рассматривать в качестве фиксированных параметров, изучая процессы быстрого круговорота. В последнем также можно выделить две структурные единицы: первичный круговорот (фито- и бактериопланктон, легко окисляющиеся органическое вещество и минеральный субстрат) и вторичный (высшие трофические уровни – консументы). Поступающая во вторичный круговорот доля общего потока вещества и энергии может служить малым параметром при дальнейшей редукции системы.

Таким образом, учет иерархии времен отдельных круговоротов (рис. 5.7, а) и применение метода малого параметра позволяют представить озерную экосистему в виде своеобразной “матрешки” – вложенных друг в друга процессов (рис. 5.7, б). При этом определяющим является первичный круговорот, и более медленные процессы можно рассматривать как его возмущения.

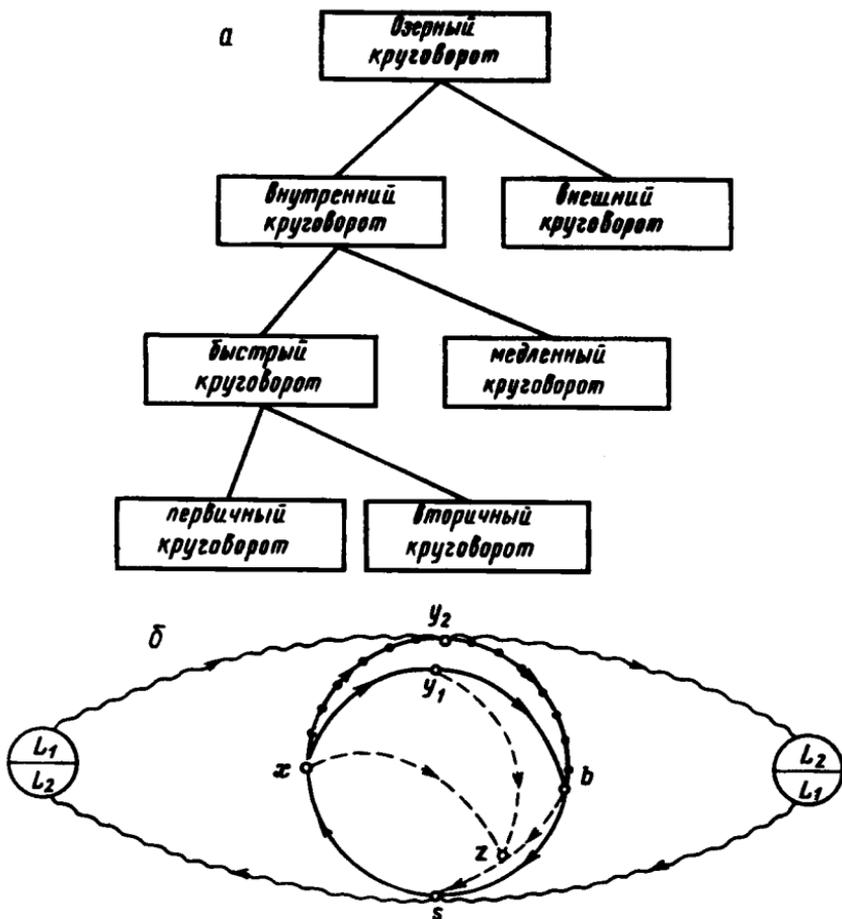


Рис. 5.7. Схема круговорота веществ в озере: а - схема взаимосвязи круговоротов, б - структура потоков вещества в системе "водосбор—озеро". x - фитопланктон, y_1 - лабильное органическое вещество, y_2 - водный гумус

В общем виде модель процессов первичного круговорота (фитопланктон—бактериопланктон—минеральные соединения биогенов) представляет собой систему

$$\begin{aligned}
 dx/dt &= r(x, y, s)x - \varepsilon(r)x, \\
 ds/dt &= k(y)y - r(x, y, s)x, \\
 dy/dt &= \varepsilon(r)x - k(y)y.
 \end{aligned}
 \tag{5.4.8}$$

Здесь x, s, y - концентрации фитопланктона, минерального субстрата и комплекса: лабильное органическое вещество - бактерии, выраженные в единицах лимитирующего биогена; $r(x, y, s)$,

$k(y)$, $\varepsilon(r)$ – относительные скорости ассимиляции, минерализации, убыли биомассы. На основании натуральных и лабораторных экспериментов можно сформулировать следующие гипотезы относительно характера этих функций:

- а) $r(x, y, 0) = 0$; $\partial r / \partial s \geq 0$, $\partial^2 r / \partial s^2 \leq 0$, $\partial r / \partial x \leq 0$,
 $(y - y_m) \partial r / \partial y \leq 0$, $\partial^2 r / \partial y^2 < 0$, $\partial k / \partial y < 0$,
- б) $d[k(y)y] / dy \geq 0$ – слабое ингибирование,
 $d[k(y)y] / dy < 0$ – сильное ингибирование,
- в) $(r - r_0) d\varepsilon / dr \geq 0$, $d^2\varepsilon / dr^2 > 0$.

В работе Селютин (1983) показано, что для системы (5.4.8) наиболее типично существование единичного устойчивого состояния равновесия, к которому стремятся переменные монотонно или в процессе затухания колебаний. Такое поведение качественно согласуется с кинетикой вегетативного периода и наиболее характерно для нормальных условий функционирования экосистем.

Однако внешние, в особенности антропогенные, воздействия могут привести к дестабилизации первичного круговорота. В большей мере это связано с нарушением баланса звеньев продукции и деструкции лабильного органического вещества.

Микробиологические исследования эфтрофированных водоемов показывают, что бактериальная деструкция органического вещества растет пропорционально его общему количеству лишь при малых концентрациях. При росте первичной продукции и соответствующем обогащении вод лабильным органическим веществом эта пропорциональность нарушается, в основном вследствие снижения концентрации кислорода. В особо неблагоприятных условиях снижается не только относительная скорость минерализации $k(y)$, но и абсолютная $R = k(y)y$. В качестве выражения $R(y)$ часто используют функцию

$$R = ky / [1 + (\lambda y)^2]. \quad (5.4.9)$$

Параметр λ здесь характеризует чувствительность деструкционной способности водоема к нагрузке органическим веществом.

Рассмотрим один из частных случаев системы (5.4.8), в которой скорость роста фитопланктона выражена в форме Моно, а скорость минерализации – в форме (5.4.9):

$$\begin{aligned} dx/dt &= [(1 - \eta)MS / (H + S) - \varepsilon]x, \\ ds/dt &= -MSx / (H + S) + ky / (1 + (\lambda y)^2), \\ dy/dt &= Q_1 - x - S. \end{aligned} \quad (5.4.10)$$

Типы поведения фазовых траекторий этой системы представлены трехмерным параметрическим портретом в пространстве параметров

$$\beta = \varepsilon / (1 - \eta) k, \quad \sigma_0 = \lambda \bar{S}, \quad q = \lambda Q_0, \\ \bar{\delta} = H / \gamma, \quad Q_0 = Q_1 - \bar{S}.$$

Плоский срез этого портрета в осях β, σ_0 при $q > q_k = (5,4 + 8,7\gamma) / (1 + \gamma)$ представлен на рис. 5.8. Он включает 12 пространственных областей.

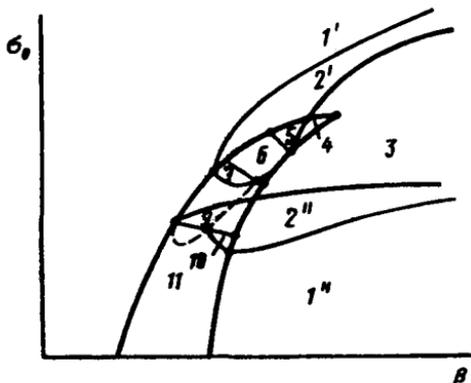


Рис. 5.8. Плоский срез параметрического портрета системы (5.4.10) в осях β, σ_0 ($q < q_R = (5,4 + 8,7\gamma) / (1 + \gamma)$) (Селютин, 1986)

Чтобы оценить возможность реальной реализации тех или иных режимов, необходимо вычислить значения безразмерных параметров.

В работе Селютина (1983) эти величины вычислены с учетом зональных и сезонных вариаций в предположении, что лимитирующим элементом является фосфор: $\lambda = 0,02 - 0,1$ (мгР), $H = 5 - 20$ мгР/м³; $Q_1 = 15 - 200$ мгР/м³; $M = 0,3 - 2$ 1/сут. $\varepsilon = 0,05 - 0,7$ 1/сут. Или переходя к безразмерным параметрам, имеем: $q = 1 - 20, \gamma = 0,1 - 20, \beta = 0,25 - 7, Q_0 = 0,01 - 5$.

Показано, что наиболее вероятные состояния системы: $1', 1'', 2, 2'', 3$ (рис. 5.9). В областях $1', 1''$ имеется единственное устойчивое равновесие, в 3 - устойчивый предельный цикл, а в $2, 2''$ - два предельных цикла, причем внутренний неустойчив. Поэтому границы v_1, v_3 области 3 являются "опасными", так как при переходе из 2 и $2''$ в 3 область притяжения устойчивого состояния равновесия стягивается в точку и происходит жесткое возбуждение колебательного режима большой амплитуды. Фазовый портрет (а) и кинетика переменных (б) в области 3 показаны на рис. 5.9.

При увеличении запаса лимитирующего биогена Q_1 имеются две возможности. Либо система плавно переходит от олиготрофного состояния 1 к эфтрофному $1''$ (через область 11), либо этот

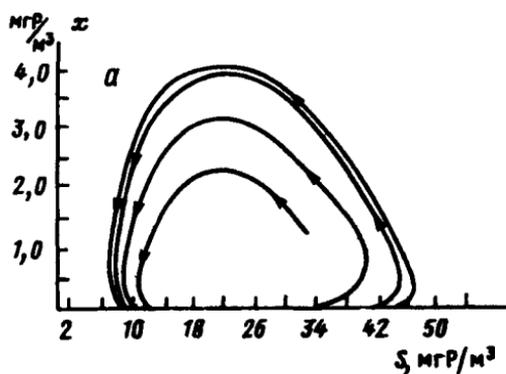
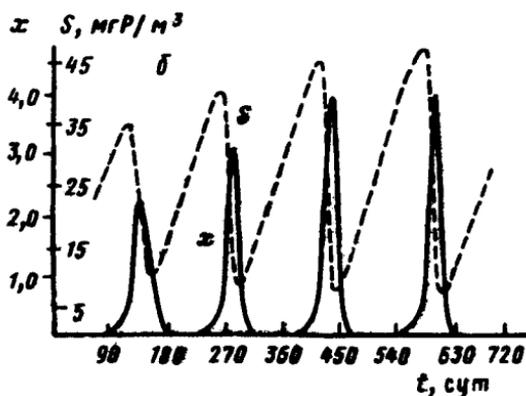


Рис. 5.9. Автоколебательный режим в области 3 рис. 5.8: а – предельный цикл на фазовой плоскости, б – динамика концентраций субстрата (s) и фитопланктона (x) во времени



переход сопровождается появлением колебательных режимов в мезотрофной области (2, 2''). Существование такой мезотрофной области со сложной структурой и кинетикой часто наблюдается при росте биогенной нагрузки (Margalef, 1975).

5.5. ДИНАМИКА РЫБНОГО СТАДА

В процессах динамики численности и биомассы рыбного стада и управления воспроизводством особую роль играет выживаемость личинок. Именно на этой стадии процессы воспроизводства больше всего страдают от гидротехнических мероприятий и загрязнения воды. Поэтому пригодными для прогнозирования здесь оказываются сложные имитационные модели, включающие в себя совокупность гидрологических, экономических, биологических процессов. Одну из таких моделей – модель Азовского моря, включающую модели популяций рыб, мы рассмотрим в §5.6. Здесь же остановимся на математическом представлении отдельных процессов в рыбной популяции (Тютюнов, 1987).

Количественное описание эффективности размножения определяется двумя основными параметрами: индивидуальной плодовитостью b и выживаемостью икринок и личинок l ($0 \leq l \leq 1$). Тогда численность пополнения можно определить формулой

$$N_1 = b \cdot l \cdot N_n, \quad (5.5.1)$$

где N_n - численность производящей возрастной группы.

Плодовитость особей мало варьирует в пределах популяции и очень сильно от вида к виду: от нескольких штук икринок у многих акул до трехсот миллионов икринок у луны-рыбы (Никольский, 1974). Показатель l может чрезвычайно сильно меняться в зависимости от условий. Для характеристики видовой выживаемости пользуются формулой Северцева

$$b = (1 + r)^{-pjs}, \quad (5.5.2)$$

где r - число выживаемых за один нерест икринок, p - период между двумя икрометаниями, j - возраст наступления половой зрелости, s - соотношение полов.

Другая формула Иоганзена (1955) опускает показатель соотношения полов, но учитывает число икрометаний k в течение жизни:

$$b = \sqrt[k]{r \cdot k}, \quad (5.5.3)$$

Чтобы определить показатель выживаемости, изучают связь численности производителей N_n и пополнения N_1 , для многих популяций функциональной связи между этими величинами не наблюдается, численность пополнения определяется только внешними условиями. Хотя очевидно, что при малом числе производителей никакие благоприятные условия не смогут увеличить малую численность пополнения, для видов рыб, обладающих высокой собственной плодовитостью, приходится пользоваться регрессионными зависимостями численности от внешних факторов. В качестве примера приведем такую формулу для пополнения азовского леща, используемую при моделировании рыбного стада Азовского моря (Домбровский, Маркман, 1983):

$$N_1 = 022A_{7\%} + 34.9T^{\circ} + 93.9W - 145,5.$$

Здесь $A_{7\%}$ - площадь ареала с соленостью 7‰ (критической для леща), T° - средняя за три месяца температура воды; W - средняя скорость ветра за тот же период.

Однако часто для численности пополнения используют и формулы, проанализированные нами в гл. 2, в которых от внешних условий зависят коэффициенты функций, стоящих в правой части. Это известная формула Риккера (1954):

$$J = bN_n, \quad J = -(\alpha + \beta N_n)J \quad (5.5.4)$$

с начальным условием $J(0) = bN_n$. Здесь J – число выметанных икринок, α – смертность, не зависящая от плотности; β – коэффициент выедания мальков взрослыми особями. Пусть $[0; \tau]$ – время, за которое икринки достигают фазы малька, недоступного для каннибалов. Решая (5.7.4), получим выражение для численности мальков:

$$N_1 = J(\tau) = bN_n e^{-(\alpha + \beta N_n)\tau} = CN_n e^{-\alpha N_n}. \quad (5.5.5)$$

Здесь C и α – эмпирические коэффициенты Риккера.

Сходное выражение было получено Бивертон и Холтом (1969) из других соображений. Пусть имеется некоторое фиксированное количество пищи F , которое может быть потреблено личинками. Тогда потребление одной личинки F/J . Время взросления личинки τ – величина, обратно пропорциональная количеству потребленной пищи: $\tau = kJ/F$. Уравнение динамики личинок

$$dJ/dt = -\alpha J$$

с начальным условием $J(0) = bN_n$ и временем интегрирования $\tau = kJ/F$.

Решая это уравнение, получим

$$N_1 = J(\tau) = bN_n e^{-\alpha\tau} = bN_n e^{-\alpha k b N_n / F} = bN_n e^{-\alpha N_n}.$$

Бивертон и Холт также рассматривали уравнение, аналогичное уравнению Ферхюльста—Пирла

$$dJ/dt = -(\alpha + \beta J)J$$

с тем же начальным условием. Его решение:

$$N_1 = c/(d + 1/bN_n). \quad (5.5.6)$$

Эта формула также применяется при описании популяций некоторых промысловых рыб.

Во всех случаях на скорость воспроизводства оказывают влияние гидрометеорологический и другие внешние факторы, поэтому параметры зависимостей (5.5.5), (5.5.6) естественно считать функциями этих факторов. Например, в формуле (5.5.5) параметр C есть функция внешних факторов $S = (S_1, \dots, S_n)$, при этом можно считать, что действия отдельных факторов независимы (Ворович и др., 1986):

$$C(S) = C_{\max} C_1(S_1), C_2(S_2), \dots, C_n(S_n), \quad (5.5.7)$$

где $C_i(S_i)$ – множитель, описывающий воздействие i -го фактора на эффективность нереста; C_{\max} – значение плодовитости в оптимальных условиях.

Авторы цитированной модели исходили из концентрации интервалов толерантности Шелфорда с использованием следующей параметризации:

$$C_i(S_i) = \exp(-(S_i - S_{i\text{opt}})^2/\sigma^2) + (S_i - S_{i\text{opt}})^3/A_i^3.$$

Здесь $S_{i\text{opt}}$ – оптимальное значение фактора; σ_i – стандартное отклонение, характеризующее ширину интервала толерантности; A_i – коэффициент асимметрии.

При необходимости учитывать возрастную структуру популяций применяют разбиение популяций на возрастные группы (матрицы Лесли 2.4) и непрерывные модели типа Ферстера, которые будут нами рассмотрены более подробно при изучении моделей микробных популяций (6.4).

Смертность рыбы может иметь естественный характер или быть связанной с выловом. Именно задача оптимального вылова имеет наибольшее практическое значение. Рассмотрим ее простейшую постановку.

Пусть пополнение рыбного стада постоянно во времени и вес рыбы w зависит линейно от возраста: $w = \alpha t$.

Мгновенный коэффициент смертности можно считать постоянной величиной ψ . Для неселективного вылова промысловую смертность можно описывать мгновенным коэффициентом φ .

Пусть динамика численности популяций описывается дифференциальным уравнением $dN/dt = -(\varphi + \psi)N$. Его решение: $N = N_0 \exp[-(\varphi + \psi)t]$.

Суммарный весовой вылов Y можно считать, интегрируя по всем элементарным количествам выловленной рыбы, начиная с возраста t_1 , при котором рыба достигает промыслового размера:

$$Y = \int_{t_1}^{\infty} \varphi N w dt = \alpha \varphi N_0 \int_{t_1}^{\infty} \alpha t \exp[-(\varphi + \psi)t] dt, \quad (5.5.8)$$

$$Y = \alpha \varphi N_0 \exp[-(\varphi + \psi)t_1] [t_1 + 1/(\varphi + \psi)]^2.$$

Пусть $t_1 = 0$, тогда $Y = 2\varphi N_0/(\varphi + \psi)^2$. Эта функция имеет максимум $Y_{\text{max}} = \alpha N_0/4\psi$ при $\varphi = \psi$.

Бивертон и Холт (1969) для описания роста рыбы использовали формулу Бергаланфи

$$W = W_{\infty} [1 - e^{-\alpha(t-t_0)}]^3. \quad (5.5.9)$$

Здесь W_{∞} – предельное значение веса рыбы, α , t_0 – эмпирически коэффициенты.

При этом величина вылова к моменту t_1

$$Y = W_{\infty} \varphi N_0 e^{-(\varphi+\psi)t_1} \sum_{n=0}^3 \frac{\Omega_n e^{-\alpha n(t_1-t_0)}}{\varphi + \psi + \alpha n} \cdot \left[1 - e^{-(\varphi+\psi+\alpha n)(t_2-t_1)} \right]. \quad (5.5.10)$$

Здесь $\Omega_0 = 1$, $\Omega_1 = -3$, $\Omega_2 = 3$, $\Omega_3 = -1$ – коэффициенты разложения кубов разности двух чисел, t_2 – возраст рыбы, при котором оканчивается промысловое воздействие.

Промысловые усилия и их результат определяются численностью рыбного стада и в большей мере размерами рыбы, которые определяются в свою очередь процессами ее питания и размножения.

Питание – важнейшая функция организма, обеспечивающая энергией все остальные функции. Кормовые объекты рыб очень разнообразны: детрит, растения, живые организмы от беспозвоночных до млекопитающих. Количество и состав потребляемой пищи зависят от множества причин: плотности пищевых объектов, наличия альтернативных видов корма (элективность при полифагии), плотности питающихся особей, межвидовой конкуренции, физиологической потребности потребителя в пище, калорийности корма и энергии, затраченной на его добычу, абиотических факторов среды и многих других.

Общая задача математического описания процессов питания может быть сформулирована как построение отображений пространства влияющих на питание факторов в пространство потребления разных видов пищи:

$$\varphi : (N \times P \times S) \rightarrow R. \quad (5.5.11)$$

Здесь $N = (N_1, N_2, \dots, N_n)$ – плотности n видов потребителей, $P = (P_1, \dots, P_m)$ – плотности m видов корма, R – пространство рационов размерности $n \times m$, координаты которого r_{ij} ($i = \overline{1, n}, j = \overline{1, m}$) обозначают количество j -го корма, поедаемого за единицу времени особью типа i -го, S – пространство абиотических факторов.

Наибольший вклад в построение системы зависимостей пищевых отношений внес Ивлев (1977). Им был предложен количественный показатель элективности (избирательности пищи)

$$E_i = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i}, \quad (5.5.12)$$

где r_i – относительное содержание i -го компонента питательного комплекса в рационе; P_i – относительное содержание i -го компонента в среде.

Эксперименты свидетельствуют, что элективность зависит от предпочтения хищником той или иной жертвы и степени ее доступности.

Результаты эмпирических исследований Ивлева, обработанные Теном (1970), легли в основу моделирования процессов питания в математических моделях водных экосистем. Рассмотрим систему, изученную Елизаровым и Гончаровым (1986).

Пусть хищник встречается с особями j -й популяции жертв с частотой λ_j , съедая при этом только часть e_j встреченных им особей. Величины e_j называются стратегиями питания хищника. Обозначим τ_i – среднее время, необходимое хищнику для отлова и поедания одной особи i -й популяции жертв. Тогда величина

$$V_j = e_j \lambda_j / (1 + \sum_{i=1}^n e_i \tau_i \lambda_i) \quad (5.5.13)$$

есть скорость питания хищника особями i -й популяции жертв (трофическая функция).

Пусть хищник выбирает стратегию питания $\bar{e}(e_1, e_2, \dots, e_n)$, максимизирующую трофический функционал (принцип полифагии Тена, 1970):

$$J = \sum_{j=1}^n \rho_j V_j(\bar{e}, \bar{\lambda}). \quad (5.5.14.)$$

Здесь ρ_j – трофическая цена особи j -й популяции жертв. Приведенная трофическая цена $\rho_j^0 = \rho_j / \tau_j$. Пронумеруем популяции жертв в порядке убывания этой величины:

$$\rho_1^0 > \rho_2^0 > \dots > \rho_m^0 > 0. \quad (5.5.15)$$

Тогда оптимальной для хищника будет одна из стратегий:

$$\begin{aligned} \bar{e}_1 &= (1, 0, \dots, 0), \\ \bar{e}_2 &= (1, 1, 0, \dots, 0), \\ &\dots \\ \bar{e}_n &= (1, 1, \dots, 1). \end{aligned} \quad (5.5.16)$$

Елизаровым и Гончаровым (1972) показано, что если выполняются неравенства

$$\sum_{i=1}^{k-1} \tau_i \lambda_i (\rho_i^0 - \rho_k^0) < \rho_k^0; \quad \sum_{i=1}^k \tau_i \lambda_i (\rho_i^0 - \rho_{k+1}^0) > \rho_{k+1}^0,$$

то оптимальная стратегия – \bar{e}_k .

При этом выполняется неравенство

$$\rho_{k+1}^0 < J(\bar{e}_k, \bar{\lambda}) < \rho_k^0.$$

А.Н. Гончаров приводит формулу, связывающую показатели стратегии питания с элективностью:

$$e_i = \frac{(1 - E_1)(1 + E_i)}{(1 + E_1)(1 - E_i)}. \quad (5.5.17)$$

В реальных моделях водных систем (Крогиус и др., 1979) вводят матрицы, элементы которых E_{ij} представляют собой вероятности того, что хищник i -й весовой группы поедает жертву j -й весовой группы при равной доступности и встречаемости всех групп жертв данного хищника.

В других имитационных моделях заполняются таблицы "Информация о хищнике" и "Информация о жертвах", включающие сведения о биомассе жертв данных видовых и весовых категорий. Затем заявки на корм со стороны хищника удовлетворяются в порядке приоритетности вида корма.

Необходимым этапом моделирования задачи об оптимальной структуре популяции, вычисления пищевых рационов, составления баланса вещества и энергии является моделирование динамики веса и размеров особей.

Наиболее широко применяется формула роста Берталанфи, в которой прирост веса определяется как разность процессов ассимиляции и диссимиляции:

$$dW/d\tau = HW^n - k_0W^m. \quad (5.5.18)$$

Здесь W – вес, τ – возраст, H, k_0, n, m – параметры.

В случае автотрофных и некоторых гетеротрофных организмов уравнению может быть придан следующий физиологический смысл:

$$dW/d\tau = HA_s - k_0W,$$

где A_s – площадь ассимилирующей поверхности организма; H – показатель синтеза массы за единицу поверхности, k_0 – показатель интенсивности диссимиляции на единицу массы.

Если положить $A_s = b_1 l^2$, $W = b_2 l^3$, где $l = l(\tau)$ – размер особи, получим

$$W(\tau) = W_\infty(1 - \exp(-k\tau))^3, \quad (5.5.19)$$

где W_∞ – максимально возможный вес особи данной популяции. Общее уравнение (Коуи и др., 1983)

$$dW/d\tau = C_1W + C_2W^n, \quad n > 0$$

имеет решение:

$$(W(\tau))^{1-n} = W_{\infty}^{1-n} + k \exp(-tmn^{n/(n-1)}/W_{\infty}),$$

где $m = \frac{n-1}{n} C_1 \left(\frac{C_2 n}{C_1} \right)^{1/(1-n)}$ – темп роста в точке перегиба кривой $W(\tau)$.

В более реалистических моделях рост рассматривается как сложный процесс, зависящий от состава и объема потребляемой пищи. Если процесс питания количественно описан, т.е. рассчитаны реальные рационы, задача моделирования роста состоит в построении соотношения

$$W(t+1) = f(W(t), r(t), t),$$

где $W(t)$ – вес особи в момент t ; $r(t) = (r_1(t), \dots, r_m(t))$ – рацион-темпы потребления различных видов пищи.

При энергетическом подходе к моделированию процессов роста учитывают калорийность рациона (Крогиус и др., 1969).

При питании организм получает количество энергии, равное калорийности пищи на коэффициент, пропорциональный коэффициенту переваривания пищи k_1 и коэффициенту усвоения пищи k_2 .

Часть полученной энергии расходуется на обмен, остальная энергия идет на прирост биомассы:

$$dW = (1/C_2)(rk_1k_2C_1 - Q). \quad (5.5.20)$$

Здесь C_2 – калорийность тела потребителя корма.

Траты на обмен можно выразить не в энергетических единицах а в единицах веса тела потребителя корма Q_2 . Тогда формула (5.5.20) переписывается в виде

$$dW = (C_1/C_2)(rk_1k_2 - Q_2).$$

Выполнение условия $dW \leq 0$ есть признак голодания, при котором повышается естественная смертность.

В цитированной выше модели оз. Дальнего прирост биомассы определяется максимальным рационом k и тратами на обмен Q_2 . Оба этих параметра зависят от видовой принадлежности и веса тела рыбы, т.е. каждой весовой группе прививаются определенные R и Q_2 .

Все описанные выше жизненные процессы в рыбном стаде имеют свою специфику в зависимости от фаз миграции цикла, который может быть весьма сложным. Модель одного из таких циклов – для азовской хамсы подробно будет описана в §5.6.

5.6. ИМИТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ АЗОВСКОГО МОРЯ

До сих пор мы изучали модели экологических процессов изолированно от множества других аспектов функционирования сложных экологических систем (метеорологических, геологических, экономических и проч.). Такое абстрагирование необходимо для выявления собственно экологических закономерностей, связанных с ростом и размножением отдельных видов организмов и взаимодействием этих видов. Однако для решения практических задач эксплуатации и управления природными и искусственными экосистемами оказывается обязательным комплексное рассмотрение процессов, протекающих в изучаемой экосистеме. При этом следует принимать во внимание все известные сведения об объекте. В частности, погодные факторы могут служить переключателями генетической программы, вызывать сезонные миграции. Антропогенные воздействия на систему носят очень сложный, часто опосредованный характер.

Для адекватного представления сложной реальной системы, причем не отдельных ее аспектов, а множества разнообразных характеристик, необходимо строить сложную имитационную модель этой реальной системы. Одна из наиболее полных имитационных моделей в нашей стране как по учету протекающих в системе процессов, так и по обеспеченности естественнонаучной информацией – имитационная система “Азовское море” (Горстко и др., 1984).

Экосистема Азовского моря включает огромное число компонентов, в том числе 104 вида рыб, 332 вида фитопланктона, 185 видов зоопланктона, 180 видов бентоса и пр. В распоряжении создателей модели были данные более чем полувековых регулярных наблюдений за экосистемой моря, отражающее жизнедеятельность всех элементов экосистемы. Анализ и количественная обработка имеющихся натуральных и экспериментальных данных позволили выявить и количественно описать взаимосвязь абиотических и биотических факторов, выбрать наиболее существенные для моделирования компоненты и процессы в экосистеме. Были выбраны 120 основных и 31 резервный компоненты вектора состояния системы.

Приведем список учтенных компонентов:

- x_1 – соленость воды;
- x_2 – концентрация растворенного кислорода в верхнем слое;
- x_3 – концентрация растворенного кислорода в нижнем слое;
- $x_4 - x_8$ – концентрация азотсодержащих соединений (нитритный, нитратный, аммонийный, азот органический и общий азот);
- $x_9 - x_{11}$ – концентрация соединений фосфора (фосфатный, органический и общий фосфор). $x_{12} - x_{16}$ – резервуар блока “биогенные элементы”.

$x_{17} - x_{20}$ - концентрация загрязняющих веществ (нефтепродукты, фенолы, детергенты, пестициды). $x_{21} - x_{24}$ - резерв блока "качество вод".

$x_{25} - x_{44}$ - удельная биомасса фитопланктона доминирующих видов.

$x_{45} - x_{47}$ - резерв блока "фитопланктон".

$x_{48} - x_{59}$ - удельная масса зоопланктона доминирующих видов.

$x_{60} - x_{67}$ - биомасса доминирующих видов бентоса.

$x_{68} - x_{74}$ - резерв блоков "зоопланктон" и "бентос".

$x_{75} - x_{80}$ - биомасса и численность возрастных групп бычка-кругляка;

$x_{81} - x_{86}$ - то же, судака;

$x_{87} - x_{92}$ - то же, леща;

$x_{93} - x_{98}$ - то же, тарани;

$x_{99} - x_{122}$ - то же, осетровых (белуги, осетра, севрюги);

$x_{123} - x_{128}$ - то же, тюльки;

$x_{129} - x_{132}$ - то же, хамсы;

$x_{133} - x_{148}$ - то же, прочих рыб;

x_{149} - содержание азота в детрите;

x_{150} - содержание азота в продуктах метаболизма;

x_{151} - содержание фосфора в детрите.

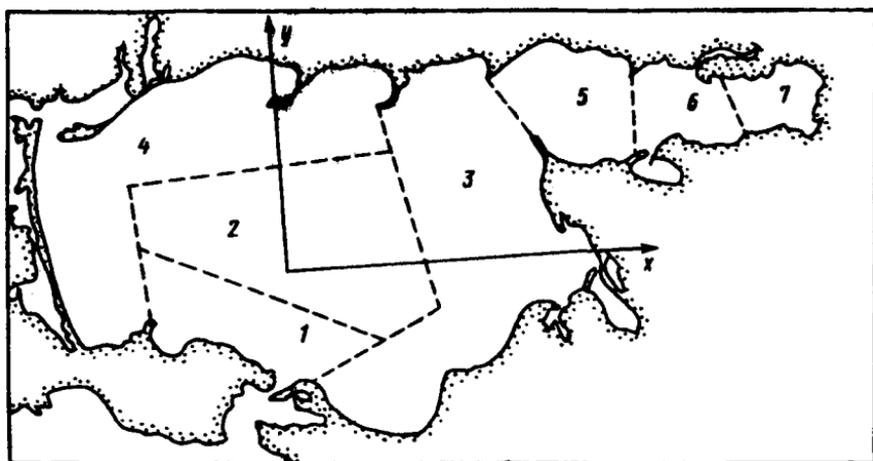


Рис. 5.10. Схема районирования Азовского моря

Временный шаг модели составлял 5 сут. В акватории Азовского моря было выделено 7 районов (рис. 5.10.), в пределах каждого из которых система считалась однородной. Мелководность моря и интенсивное перемешивание его вод позволили выделять два

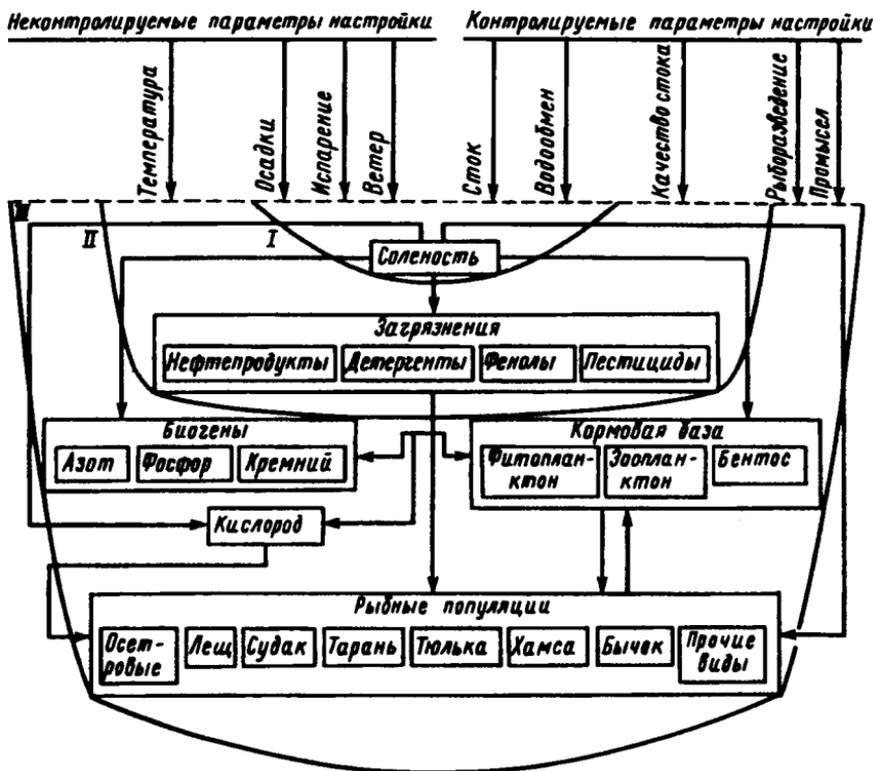


Рис. 5.11. Схема регулирования процессов в экосистеме Азовского моря (Горстко и др., 1984)

вертикальных слоя лишь в отдельных случаях (например, для описания динамики концентрации растворенного кислорода).

Общая схема регулирования процессов в экосистеме Азовского моря представлена на рис. 5.11. Независимый контур представляет регулирование солености. Оно определяется стоком рек, испарением с поверхности моря, осадками на его поверхность, ветровой ситуацией, режимом водообмена через Керченский пролив. Численные значения этих параметров подаются на вход системы, на выходе получают динамику солености в каждом из 7 районов моря.

Вторую цепь регулирования составили физико-химические и биохимические процессы распада веществ. Интенсивность этих процессов определяется уровнем солености, концентраций биогенных элементов, кислорода и температурой. На вход этой цепи подается информация о качестве и количестве речного стока, сбросах в прибрежную зону, уровне солености, содержании растворенного кислорода и температуре. Если количество рас-

творенного кислорода велико, эта цепь регулирования работает независимо. Если же содержание кислорода ниже определенного порогового уровня, то процессы распада загрязняющих веществ происходят по другим биохимическим законам. В этом случае цепь перестает работать самостоятельно и соединяется с цепями регулирования биогенов кормовой базы и рыбных сообществ. На выходе этой цепи регулирования получают динамику содержания загрязнений в каждом из семи районов моря в зависимости от исходных параметров. Динамика биогенных веществ, фито- и зоопланктона и рыбных популяций, использующих планктон в качестве кормовой базы, не могут быть рассмотрены изолированно, в силу их тесной взаимосвязи. Они описаны в модели в рамках единой схемы со многими входами, выходами и перекрестными связями. На вход этой системы подаются значения солености, концентрации загрязняющих веществ, температуры, биогенного стока, характеристики ветровой ситуации, нормы изъятия отдельных рыбных популяций, величины пополнения рыбных стад путем рыборазведения. Описанная система организует все 220 параметров модели в группы, соответствующие отдельным звеньям регулирования. Выделяется 16 отдельных относительно автономных блоков модели. Перечислим их, определяя информационные связи и характеристики моделируемых блоками процессов.

Блок **ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ** моделирует выпадение осадков, испарение, изменение ветровой обстановки, сток рек, вынос биогенных элементов и загрязнений, управление рыбным хозяйством. В данной модели эти величины задаются. Проверка поведения системы при различных заданных "сценариях" поведения этих величин и представляет собой задачу моделирования.

Блок **ДИНАМИКА ВОД** описывает изменение наклона зеркала вод, перемешивание водных масс, водообмен с Черным морем, перераспределение инградиентов между районами моря. При моделировании использовались как гидродинамические уравнения, так и соотношение баланса водных масс отдельных районов, учитывающее специфику гидрологического режима Азовского моря.

Блок **БИОГЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА** описывает вынос биогенных элементов водами рек, поступление их с материалами абразии (разрушение берегов волнами), осадками, обмен на границе сред вода—грунт. Здесь же описаны возможные превращения соединений (например, азота) друг в друга.

В блоке **КИСЛОРОД** описаны аэрация и потребление кислорода при биохимических процессах.

Блок **КАЧЕСТВО ВОД** моделирует распространение загрязняющих веществ по акватории и самоочищение водоема.

Блок **ФИТОПЛАНКТОН** описывает фотосинтез, рост, гибель фитопланктона, потребление биогенов, выделение кислорода.

Блок ЗООПЛАНКТОН – питание, рост, метаболизм, гибель зоопланктона, переход по возрастным группам.

Блок БЕНТОС – питание, рост, метаболизм, гибель бентоса, изменение пространственной структуры биоценозов.

Остальные восемь блоков описывают важные для народного хозяйства рыбные популяции: бычок, судак, лещ, осетровые, тюлька, хамса, пр. Моделируются их рост, метаболизм, гибель особей, нагульные и нерестовые миграции, нерест, промысловые воздействия.

Учитывая сложность протекающих в экосистеме Азовского моря (как и в любой другой экосистеме) процессов, понятно, что воздействие внешних факторов на величину рыбного стада носит опосредованный характер. Ответить на вопрос о последствиях такого воздействия даже качественно, а уж тем более количественно не представляется возможным без рассмотрения “промежуточных” процессов – гидрологических и биологических, составляющих единую цепь причинно-следственных связей от “внешнего воздействия” (например, речного стока) до численности стада того или иного вида рыбы. В модели для математического описания отдельных процессов использовались разнообразные подходы. В некоторых случаях ставились краевые задачи, численные значения параметров в которых задавали на базе большого статистического материала. При этом использовали как регрессионные соотношения, так и эмпирические зависимости. Для описания роста отдельных популяций и их взаимодействий использовали подходы математической экологии, изученные нами в гл. 1–4.

В 5.5 мы рассмотрели основные процессы, определяющие динамику численности и биомассы рыбного стада, и методы их математического описания. Большую сложность при моделировании на ЭВМ представляют миграционные процессы. В качестве примера здесь опишем миграционный цикл одного из видов азовской рыбы-хамсы и формализованное представление его в блоке имитационной модели “Азовское море” (блок ХАМСА).

Хамса – одна из наиболее многочисленных рыб Азовского моря и по численности уступает только тюльке. Среднегодовые количественные показатели стада хамсы изменяются в широких пределах: численность от 9 до 107 млрд особей, биомассы от 30 до 560 тыс. т.

Хамса представляет собой ценный промысловый объект, однако в связи с изменением режима моря и падением уровня его общей биологической продуктивности, по сравнению с 1931–1951 гг., структура популяции хамсы, ее численность и биомасса также претерпели нежелательные изменения.

Жизнедеятельность популяции в большой мере определяется факторами среды.

Азовская хамса – типично морская, пелагическая, теплолюбивая рыба, встречающаяся при температуре воды от 6 до 28°. При

охлаждении до 5° и ниже она цепенеет и погибает, поэтому хамса обитает в Азовском море только в теплый период года, мигрируя на зиму в Черное море.

Зимует хамса в малоподвижных скоплениях, практически не питаясь. С началом прогрева черноморских вод она становится подвижной и мигрирует по направлению к Керченскому проливу. Продолжительность массового хода рыбы через пролив в среднем равна 22 дням и совпадает с прогревом воды на 10-15°. Заканчивается миграция в первые две декады мая при температуре воды в проливе и прилежащих частях моря 16-16,5°.

В период массового хода в Азовское море проникает от 68 до 99,8% нерестовой популяции хамсы, в среднем 84%. Она распределяется по акватории Азовского моря в зависимости от прогрева воды и расположения изотерм: рыба избегает районов, где вода холоднее 10-14°. Распространение хамсы в Таганрогском заливе в большей мере определяется минерализацией воды: рыба избегает опресненных участков (соленость менее 7-8‰) В этот период хамса интенсивно питается планктоном и планктобентосом, проходя стадию преднерестового нагула.

В рационе хамсы преобладают организмы тех видов, плотность которых наибольшая. Ее кормовой коэффициент составляет 8-11 весовых единиц корма на единицу прироста.

Интенсивный нерест хамсы происходит в конце мая - июне в широком диапазоне температур от 18-24°. Вся хамса созревает в годовалом возрасте, продолжительность ее жизни составляет 2-4 года. Возрастной состав нерестовой популяции ежегодно меняется, причем в последнее десятилетие доля годовиков составляет до 89%. Изменчивы и размерно-весовые параметры популяций.

Статистический анализ многолетних данных показал, что обеспеченность хамсы кормом в период нереста достаточная, и величина нового урожая определяется численностью нерестовой популяции, причем зависимость можно аппроксимировать формулой

$$S = 4,95/x^2 + 27,78/x - 0,078, \quad \sigma = 0,24, \quad (5.6.1)$$

где S - количество сеголеток (штуки) на каждого нерестившегося производителя (без учета половых различий), x - количество зашедших в данный район производителей хамсы, млрд шт., σ - среднеквадратичное отклонение.

Мальки хамсы быстро растут, питаясь молодью веслоногих рачков и к осени достигая 65-75 мм в длину, их питание уже не отличается от питания половозрелых рыб.

Хамса, закончившая размножение, приступает к посленерестовому и предмиграционному откорму, длительность которого определяется состоянием базы и моментом начала миграции, зависящим от температуры.

Миграцию начинает молодь, массовый ход которой начинается в сентябре – октябре. Оканчивается ход хамсы из Азовского моря в ноябре при температуре 7–10°. В отдельные годы при низкой упитанности рыб выход их из Азовского моря задерживается и часть популяции погибает из-за низких температур.

Промысел ведется во время осенней миграции и в меньшей степени во время осенней зимовки в Черном море. Структура улова связана с тем, что в начале промысла (октябрь) молодь и крупная хамса мигрируют одновременно. Доля молоди в улове составляет около 24%.

Наибольшая естественная смертность (около 50% численности поколения) наблюдается в течение третьего и четвертого годов жизни, а наибольшее изъятие – на первом и втором году жизни. Смертность во время зимовки в Черном море определяется величиной энергетического запаса, накопленного стадом во время нагула в Азовском море, температурным режимом зимы, количеством штормовых дней, динамикой вод на местах зимовки и др.

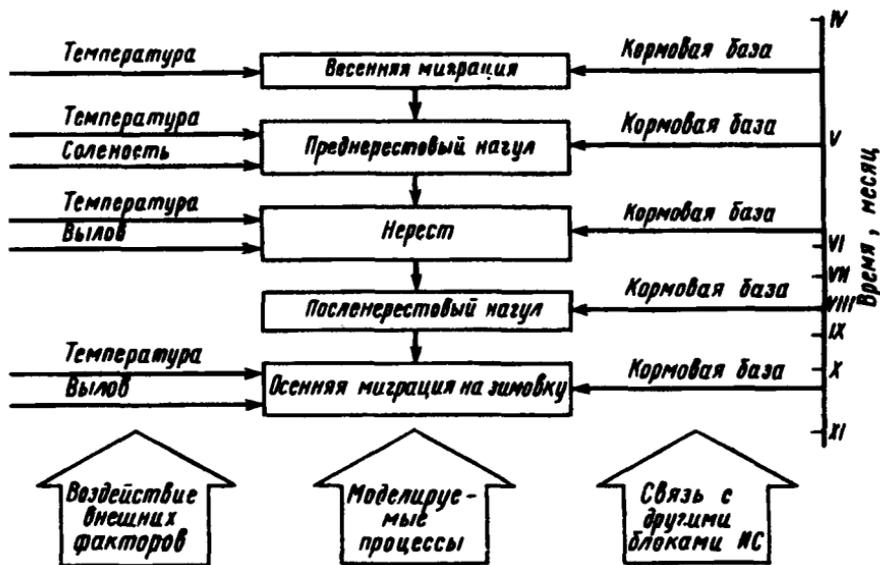


Рис. 5.12. Схема процессов жизненного цикла хамсы, моделируемых в имитационной модели Азовского моря (блок ХАМСА) (Горстко и др., 1984)

Таким образом, жизненный цикл хамсы, схематически изображенный на рис. 5.12, чрезвычайно сложен, связан с временными и пространственными изменениями, в большей мере определяется внешними факторами (в частности, температурными условиями) и не может быть описан единой формулой или группой формул.

Субмодель, его описывающая, включает логические операции, использует величины, являющиеся результатом расчетов, проведенных в других субблоках модели "Азовское море".

Блок ХАМСА описывает жизненный цикл популяций в течение только решающего "азовского периода", т.е. от начала захода хамсы из Черного моря в Азовское через Керченский пролив и до осенней миграции популяции из Азовского моря в Черное на зимовку. Состояние популяции описывается векторами численности и биомассы возрастных групп: x_{129}^i – численность молоди до года; x_{131}^i – биомасса молоди; x_{130}^i – численность взрослых рыб; x_{132}^i – их биомасса; Внутренние переменные блоки описывают размерно-весовой и возрастной составы популяций. Из других блоков поступает информация о температуре, солености и плотности корма по всем видам кормовой базы.

Количество хамсы, заходящей в Азовское море, определялось с учетом естественной смертности в течение зимнего периода, зависящей от состояния стада осенью предшествующего года и промыслового изъятия.

Рассмотрим автономное функционирование блока. Алгоритм начинает работать ("весна") с проверки температуры в районе 1 (см. рис. 5.12) Если условие $T_1 \geq 8^\circ$ не выполняется, то осуществляется переход к следующему временному шагу (следующей пятидневке). При выполнении температурного условия считается, что весенняя миграция хамсы через Керченский пролив началась. В модели принято, что за первую пятидневку в Азовское море заходит небольшая часть популяции, а затем моделируется массовый равномерный ход с длительностью его в четыре пятидневки.

Распределение хамсы по участкам моря производится в предположении о равномерном распределении по акватории с допустимыми значениями факторов температуры ($T > 10^\circ$) и солености ($x_1 > 7\%$). На каждом шаге алгоритм проверяет изменения в пространственном распределении температуры и солености и при необходимости производит перераспределение хамсы заново (процедура ВЕСЕННЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ).

Начало процедуры НЕРЕСТ определяется температурным фактором: проверяются условия $T > 18^\circ$ во всех районах обитания хамсы. Для фиксации номера пятидневки, соответствующей началу нереста в j -м районе, используются внутренние переменные блока TN_j . Предполагается, что эффективность нереста обуславливаются численностью нерестящейся популяции. Численность пополнения рассчитывают по формуле

$$x_{129i}^i = x_{129i}^{i-1} + k_1 k_2 x_{130i}^i.$$

Здесь k_1 – коэффициент, определяющий долю производителей, участвующих в размножении в одну пятидневку периода нереста;

k_2 – коэффициент, характеризующий влияние остальных факторов среды на эффективность воспроизводства; s задается формулой (5.6.1). На каждом шаге рассчитывается также изменение численности и биомассы за счет естественной смертности. Период нереста предполагается равным 14 пятидневкам – средней продолжительности нерестового периода.

Моделирование питания хамсы выделено в отдельную процедуру КОРМ, которая присутствует во всех моделях популяций рыб. Учитываются качественные различия состава корма хамсы в разные периоды, величина рационов и селективность питания различных возрастных групп.

На основании весового прироста “средней рыбы” и кормового коэффициента определяется пятисуточный рацион. Определяется изменение биомассы рыбного стада, а также фитопланктона, зоопланктона и бентоса по всем районам. Моделируется процесс посленерестового распределения хамсы по районам, как и ранее, предполагается, что распределение по акватории равномерное.

После окончания нереста векторы численности и биомассы подвергаются только воздействию процедуры КОРМ и процедуры, учитывающей естественную смертность.

Осенняя миграция хамсы предполагалась функцией температуры в первом (ближайшем к Керченскому проливу) районе моря. При $T_1 \leq 15^\circ$ процедурой ОСЕННЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ моделируется сосредоточение хамсы в первом и втором районах. Начало хода хамсы в Черное море происходит при снижении температуры воды в первом районе до 12° .

Процедура ИЗЪЯТИЕ начинает работать на том же шаге, что и ОСЕННЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ. Данные о планируемом улове поступают из блока ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ. Проверка адекватности блока показала хорошее соответствие расчетных и фактических величин. Средняя ошибка составляла 6% в обычные и 16% в аномальные годы.

ЛИТЕРАТУРА

Айзатуллин Т.А., Шамардина И.П. Математическое моделирование экосистем континентальных водотоков и водоемов, // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 5. Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР. М. 1980. С. 154–228.

Алексеев В.В. и др. Динамика биомассы фитопланктона и зоопланктона в пелагиали Белого моря // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 2. С. 5–10.

Алексеев В.В. Динамические модели водных биогеоценозов // Человек и биосфера. Вып. 1. М., 1976. С. 3–137.

Алексеев В.В. и др. Динамика и статистическая механика биогеоценозов с фиксированной массой лимитирующего биогенного элемента // Человек и биосфера. Вып. 2. М., 1978.

Алексеев В.В., Сазыхина Т.Г. Модель конкуренции между водорослями в замкнутом фитоценозе // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 3. С. 448–455.

Беллев В.И. Моделирование экосистемы шельфа // Системный анализ и моделирование процессов на шельфе Черного моря. Севастополь, 1983. с. 8-18.

Биология океана. Т. I. Биологическая структура океана. М., 1977.

Вилберг Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 11. С. 1619-1630.

Домбровский Ю.А. Пространственно неоднородные модели водных экосистем. Построение, исследование, приложения: дис. докт. физ.-мат. наук. М., 1985.

Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. 1983.

Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В. О связи видового разнообразия с территориальными размерами изолятов // Экология. 1987. № 3. С. 3-8.

Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А. Методы управления эколого-экономическими системами. М., 1984.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М., 1963.

Ивалев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955.

Крапивин В.Ф. О теории живучести сложных систем. М., 1978.

Ляпунов А.А. О кибернетических вопросах биологии // Проблемы кибернетики. Вып. 25. М., 1972.

Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., 1971.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М., 1974.

Одум Ю. Основы экологии / Пер с англ. под ред. Н.П. Наумова. М., 1975.

Селютин В.В. Модельный подход к анализу системы "водосбор—озеро" // Редакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. Л., 1983. с. 202-217.

Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продукции водоемов. Ростов-на-Дону, 1990.

Тютюнов Ю.В. Математическое моделирование в исследовании устойчивости и прогнозировании динамики пространственно-неоднородных популяций гидробионтов: Автореф. канд. физ.-мат. наук. М., 1988.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1970.

Экологические системы. Адаптивная оценка и управление / ред. Э. Холлинга. М., 1981.

Jorgensen S.E. State of the art of eutrophication models // State-of-time-Art in ecological Modelling. 1979. Vol. 7. P. 293-298.

Jorgensen S.E. Lake management. Oxford, 1980.

Okubo A. Diffusion and ecological problems: mathematical models. Berlin, 1980.

Voinov A.A., Svirezhev Yu.M. A minimal model of eutrophication in freshwater ecosystems // Ecol. Modelling. 1984. Vol. 23. P. 278-292.

МОДЕЛИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Отличительный признак микроорганизмов – малые размеры – отражен в самом их названии. В большинстве своем микроорганизмы – одноклеточные, они имеют высокое отношение поверхности к объему и поэтому высокие интенсивности обмена с окружающей средой. Из-за малых размеров микроорганизмов все видимые проявления их жизнедеятельности связаны с наличием большого числа одновременно функционирующих особей – с популяциями микроорганизмов, что делает их удобным объектом для популяционных и микроэволюционных исследований.

Математическое описание микробных популяций опирается на аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений. В отношении микробиологических систем такое детерминистическое описание оказалось гораздо более адекватным, чем в применении к наземным и даже водным высшим организмам. Это обусловлено в первую очередь многочисленностью микробных популяций.

Действительно, даже в лабораторных исследованиях, в пробирке приходится иметь дело с количеством особей порядка 10^{10} и выше. В большом промышленном ферментере могут одновременно функционировать 10^{16} – 10^{17} дрожжевых клеток. Вспомним, что отклонения численности от средних значений, вызванные случайными причинами, пропорциональны $1/\sqrt{N}$, где N – численность популяции. Второй фактор – относительная однородность культуры микроорганизмов в объеме культиватора. Это позволяет пренебречь пространственными эффектами.

В настоящее время в литературе насчитывается очень большое количество работ, в которых математические модели используются для описания процессов в микробных популяциях или оптимизации процессов культивирования. Отметим некоторые монографии (Романовский и др., 1975, 1984; Блохина и др., 1980, 1983; Печуркин и др., 1976, 1978; Абросов и др., 1984; Перт, 1978; Станишкис, 1984; Бирюков, Кантере, 1985).

Современная микробиология является одной из немногих областей биологии, где математическое моделирование стало обычным действенным методом научной и практической работы. Естественно, мы не сможем сколько-нибудь подробно изложить все проблемы математической микробиологии. Остановимся лишь на основополагающих моделях, знание которых необходимо для работы в области моделирования микробиологических продукционных процессов, эти модели изложены ниже достаточно подробно.

Кроме того, рассмотрим некоторые проблемы математической микробиологии, разработка которых нам представляется наиболее перспективной.

6.1. НЕПРЕРЫВНАЯ КУЛЬТУРА МИКРООРГАНИЗМОВ. МОДЕЛЬ МОНО

Культуры микроорганизмов принято разделять по способам культивирования на **периодические** и **непрерывные**. При периодическом культивировании в культиватор одновременно закладывают все необходимое для роста микроорганизмов (субстраты) и некоторую “затравку” биомассы, после чего популяция микроорганизмов растет и развивается по своим законам, и в некоторый момент времени производится снятие урожая биомассы. Иногда в процессе роста культуры проводят ее подпитку лимитирующими субстратами.

Непрерывные культуры организмов – это культуры, в которые все время добавляется питательная среда, а часть содержимого, в том числе живые организмы, постоянно удаляется. Условия среды и развития микроорганизмов в установках непрерывного культивирования в лабораториях и на промышленных предприятиях находятся под контролем и могут быть стабилизированы. Это дает возможность установить зависимости между параметрами среды и свойствами клеток, тем самым открывая путь к обобщению имперических данных при помощи математических моделей и их экспериментальной проверке.

Для микроорганизмов, особенно для автотрофных бактерий и дрожжей, условия, необходимые для успешного поддержания непрерывной культуры, довольно просты. Организмы выращивают в жидкой среде, представляющей собой раствор солей и простых органических соединений. Культуру содержат при постоянной температуре и перемешивают, причем из резервуара в нее непрерывно поступает стерильная среда (рис. 6.1).

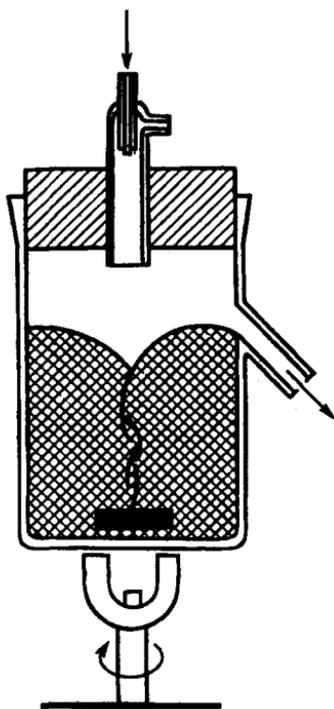


Рис. 6.1. Простейшая схема аппарата непрерывного культивирования

При построении моделей клеточных популяций в непрерывной культуре микроорганизмов в качестве равноправных переменных обычно используют как концентрации биомассы, так и концентрации различных растворимых органических и неорганических веществ (субстратов, ферментов, продуктов). Особенность микробиологических задач заключается в том, что здесь общепринят эмпирический подход к составлению модели. Из всех факторов, влияющих на рост клетки, в каждой конкретной ситуации выбирают лимитирующий и опытным путем находят зависимость скорости роста от его концентрации. Особый класс составляют задачи, где в процессе роста происходит смена лимитирования.

Рассмотрим общий вид уравнения, описывающего кинетику концентрации клеток в непрерывной культуре:

$$dx/dt = x(\mu - \nu). \quad (6.1.1)$$

Здесь x – концентрация клеток в культиваторе; μ – функция, описывающая размножение популяции. Она может зависеть от концентрации клеток x , концентрации субстрата (обычно обозначается S), температуры, pH среды и прочих факторов; ν – скорость вымывания.

В хорошо перемешиваемой культуре скорость вымывания зависит только от скорости притока. Если объем культиватора равен V , а скорость притока f , то величина, называемая разбавлением, определяется как $D = f/V$, и тогда скорость вымывания микроорганизмов из культиватора

$$\nu = -D. \quad (6.1.2)$$

Итак, рост биомассы (без учета вымывания клеток) описывается уравнением

$$dx/dt = \mu x. \quad (6.1.3)$$

При неограниченных ресурсах питательных веществ величина μ постоянна, и уравнение (6.1.3) описывает экспоненциальный рост культуры клеток. Если же какие-либо причины начинают лимитировать рост, величина μ будет уменьшаться. Для микробиологических систем показано, что, как правило, величина, лимитирующая скорость роста популяции величиной, есть концентрация субстрата. Наиболее распространена форма записи, учитывающая насыщение скорости роста культуры по питательному субстрату, предположенная Моно:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\mu_m S}{K_s + S} x. \quad (6.1.4)$$

Здесь μ_m – максимальная скорость роста организмов при данных условиях; K_s – константа, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста культуры равна половине максимальной. График функции величины скорости роста $dx(S)dt$ от концентрации субстрата приведен на рис. 6.2.

Преимущество закона Моно заключается в том, что вид кинетических уравнений в этом случае аналогичен формулам Михаэлиса—Ментен в ферментативной кинетике. Это не только формальное сходство. Действительно, в основе жизнедеятельности любой клетки лежат ферментативные реакции. Скорость роста биомассы определяется в конечном счете скоростью переработки лимитирующего субстрата ферментом узкого места в цепи этих ферментативных реакций. Пусть концентрация фермента на единицу биомассы равна E_0 . Тогда, согласно закону Михаэлиса, скорость переработки субстрата единицей биомассы определяется формулой

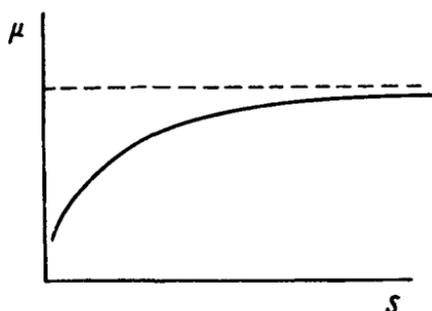


Рис. 6.2. График функции скорости роста $\mu(S)$

$$\frac{1}{x} \frac{dS}{dt} = - \frac{k E_0 S}{K_m + S}, \quad (6.1.5)$$

где K_m – константа Михаэлиса, k – константа скорости реакции. Вся биомасса концентрации x обладает количеством фермента $E_0 x$, и, следовательно, суммарная скорость убыли субстрата будет равна

$$\frac{dS}{dt} = - \frac{k E_0 S x}{K_m + S}. \quad (6.1.6)$$

Предположим теперь, что прирост биомассы пропорционален убыли субстрата:

$$\frac{dx}{dt} = - \frac{1}{\alpha} \frac{dS}{dt}. \quad (6.1.7)$$

Обозначив $K_m = K_s$ и $\mu_m = \frac{k E_0}{\alpha}$, получим формулу (6.1.4). В формулах (6.1.4) и (6.1.6) имеются важные различия. Формула Михаэлиса—Ментен (6.1.6) относится к отдельной ферментативной реакции, и все константы, входящие в нее, выражаются через скорости соответствующих химических реакций. В формуле же Моно (6.1.4) константы скорости K_s и μ_m являются эффективными

величинами и определяются по эмпирической зависимости скорости роста культуры от концентрации питательного субстрата $\mu(S)$. При этом предполагается, что в формулу входит концентрация субстрата, лимитирующего рост. На самом деле при исследовании конкретных условий выращивания часто бывает нелегко выделить лимитирующий фактор. Здесь может играть роль соотношение коэффициентов растворимости различных веществ или проницаемости мембраны клеток культуры по отношению к этим веществам. Только специально поставленные эксперименты могут выявить в каждой конкретной ситуации управляющее звено – тот лимитирующий субстрат S , который входит в формулу (6.1.4).

В стационарном состоянии процессы вымывания и размножения популяции должны быть уравновешены. В непрерывной культуре состояние равновесия может достигаться либо подбором скорости потока, равной скорости размножения популяции, либо созданием таких условий, при которых скорость размножения популяции сама становится равной скорости потока.

При непрерывном культивировании подбором скорости потока можно заставить скорость роста популяции в любой точке на восходящей ветви кривой роста популяции, в частности в заданной точке фазы экспоненциального роста. Для этого применяются различные способы управления скоростью потока. Основное их свойство – наличие обратной связи между приростом концентрации биомассы и удалением части популяции из ферментера. В различных культурах применяются различные физико-химические методы для поддержания плотности культуры на заданном уровне: турбидостатный, основанный на регулировании оптической плотности культуры, рН-статный для процессов, в которых имеется прямая связь между приростом биомассы и изменением рН культуры, оксигенный – для аэробных микроорганизмов (Печуркин, 1978). Такие способы управления дают возможность изучать поведение популяции при развитии их с максимальными скоростями в условиях нелIMITированного роста, когда скорость прироста биомассы определяется лишь собственной (естественной) способностью популяции к размножению. При этом достигаются огромные скорости, например, в условиях нелIMITированного роста в турбидостате светящиеся бактерии размножались со скоростью, соответствующей средней продолжительности поколения – около 5 мин (Фиш, Чумакова, 1968). Такие высокие скорости роста особенно важны для успешного исследования микроэволюционного процесса.

Для поддержания культуры в области нелIMITированного роста требуются внешние регуляторы. Если же скорость роста лимитируется внешним фактором, например недостатком субстрата, то поддержание плотности популяции на постоянном уровне осуществляется за счет саморегулирующих механизмов популяции. Это имеет место в наиболее распространенном типе непрерывных

культиваторов – хемостате, где задается скорость разбавления культуры, или скорость потока. Скорость роста культуры в хемостате зависит от концентрации лимитирующего рост вещества в культуральной жидкости. Наиболее устойчиво работает хемостат в пределах скоростей потока, малых по сравнению с максимальной удельной скоростью роста культуры. В области сравнимых значений этих величин малые колебания скорости потока могут приводить к заметным изменениям концентрации биомассы и даже к вымыванию культуры из культиватора. Теория таких систем разработана Моно (Monod, 1950) и Гербертом (Herbert et al., 1956).

Рассмотрим простейшую теорию хемостата. Пусть в культиватор подается среда, лишь один (известный) компонент которой ограничивает рост популяции. Например, это может быть глюкоза, если бы она служила единственным источником углерода для микроорганизмов. Модель содержит две переменные: концентрацию, или плотность, биомассы микроорганизмов (x) и концентрацию лимитирующего вещества – субстрата S .

При непрерывном перемешивании весь объем культиватора можно считать однородно заполненным и концентрации субстрата и клеток в каждой точке культиватора одинаковыми, что позволяет описывать поведение этих концентраций во времени при помощи системы обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} dx/dt &= \mu(S)x - \mathcal{D}'(x), \quad (a) \\ dS/dt &= -\alpha\mu(S)x - \mathcal{D}'(S^0 - S), \quad (б) \\ \mu(S) &= \frac{\mu_m S}{K_m + S}. \quad (в) \end{aligned} \tag{6.1.8}$$

Здесь S – концентрация субстрата; x – концентрация клеток в культиваторе; S^0 – концентрация субстрата, поступающего в культиватор; \mathcal{D}' – скорость потока (разбавления) культуры; α^{-1} – “экономический коэффициент”, показывающий, какая часть поглощенного субстрата идет на построение биомассы.

Поясним смысл членов, входящих в правые части уравнений. Член $\mu(S)x$ в уравнении (а) представляет собой прирост биомассы за счет поглощения субстрата; $-\mathcal{D}'x$ – отток биомассы из культиватора. В уравнении (б) член $-\alpha\mu(S)x$ характеризует количество субстрата, поглощенного клетками культуры, $\mathcal{D}'S$ – приток культуры в культиватор и, наконец, $-\mathcal{D}'S$ – отток неиспользованного субстрата из культиватора. Скорость роста биомассы μ предполагается зависящей только от концентрации субстрата в соответствии с формулой Моно (в).

Методы качественной теории дифференциальных уравнений позволяют исследовать вопрос о том, какие стационарные концентрации биомассы и субстрата возможны в проточном культиваторе, описываемом системой (6.1.8), определить тип устойчивости

этих состояний, а также рассмотреть переходные процессы выхода культиватора на стационарный режим.

Введем безразмерные концентрации:

$$x' = \alpha x / K_s, \quad y = S / K_s, \quad y_0 = S^0 / K_s,$$

безразмерное время $t' = t \mu_m$ и скорость протока $\mathcal{D} = \mathcal{D}' / \mu_m$.

В новых переменных система будет иметь вид

$$\begin{aligned} dx/dt &= \mu(y)x - \mathcal{D}x, \\ dy/dt &= -\mu(y)x + \mathcal{D}(y_0 - y), \\ \mu(y) &= y/(1 + y). \end{aligned} \quad (6.1.9)$$

Штрихи у безразмерного времени и безразмерной концентрации биомассы отброшены.

В первую очередь найдем стационарные концентрации биомассы и субстрата, устанавливающиеся в культиваторе в состоянии равновесия. Для этого приравняем правые части системы уравнений (6.1.9) нулю:

$$\begin{aligned} \left(\frac{\bar{y}}{1 + \bar{y}} - \mathcal{D} \right) \bar{x} &= 0, \\ -\frac{\bar{y}}{1 + \bar{y}} \bar{x} + \mathcal{D}(y_0 - \bar{y}) &= 0. \end{aligned} \quad (6.1.10)$$

Система алгебраических уравнений (6.1.10) имеет два решения, и, следовательно, система дифференциальных уравнений (6.1.9) имеет две особые точки с координатами

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{y}_1 = y_0, \quad (6.1.11)$$

$$\bar{x}_2 = y_0 - \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D}), \quad \bar{y}_2 = \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D}). \quad (6.1.12)$$

Учитывая, что безразмерная концентрация клеток x имеет смысл только при значениях $x > 0$, а безразмерная концентрация субстрата y ограничена сверху значением $y_0 = S_0/K_s$ (концентрация притекающего субстрата), легко видеть, что ненулевое стационарное решение для биомассы (6.1.12) имеет смысл только в том случае, когда безразмерная скорость протока \mathcal{D} меньше определенной величины

$$\mathcal{D} \leq y_0/(1 + y_0) = \mathcal{D}_b. \quad (6.1.13)$$

Граничное значение скорости протока \mathcal{D}' называется скоростью вымывания:

$$\mathcal{D}'_b = \mu_m \mathcal{D}_b = \mu_m y_0 / (K_s + y_0). \quad (6.1.14)$$

При скоростях протока, больших $D'_в$, прирост биомассы не может уже компенсировать ее отток, и культура полностью вымывается из культиватора.

Определим теперь характер устойчивости особых точек (6.1.11), (6.1.12), используя метод Ляпунова. Введем новые переменные, характеризующие малые отклонения x и y от стационарных значений:

$$\xi = x - \bar{x}, \quad \eta = y - \bar{y}.$$

Напомним, что характер поведения фазовых траекторий системы вблизи особой точки определяется видом корней характеристического уравнения линеаризованной системы, записанной для малых отклонений ξ и η :

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{dt} &= [\mu(\bar{y}) - \mathcal{D}]\xi + d\mu/dy|_{\bar{y}} \bar{x}\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} &= -\mu(\bar{y})\xi + \left[d\mu/dy|_{\bar{y}} \bar{x} - \mathcal{D} \right] \eta. \end{aligned} \quad (6.1.15)$$

Характеристический определитель системы (6.1.15) имеет вид

$$\begin{vmatrix} \mu(\bar{y}) - \mathcal{D} - \lambda & \bar{x}/(1 + \bar{y})^2 \\ -\mu(\bar{y}) & \bar{x}/(1 + \bar{y})^2 - \mathcal{D} - \lambda \end{vmatrix}. \quad (6.1.16)$$

Исследуем сначала характер устойчивости режима вымывания — особой точки с координатами $\bar{x}_1 = 0$, $\bar{y}_1 = y_0$. В этом случае $\mu(y_0) = y_0/(1 + y_0) = \mathcal{D}_в$ и характеристический детерминант принимает вид

$$\begin{vmatrix} \mathcal{D}_в - \mathcal{D} - \lambda & 0 \\ -\mathcal{D}_в & -\mathcal{D} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (6.1.17)$$

Корни характеристического уравнения (6.1.17) $\lambda_1 = -\mathcal{D}$, $\lambda_2 = \mathcal{D}_в - \mathcal{D}$ действительны и имеют различные знаки при $\mathcal{D} < \mathcal{D}_в$, т.е. при скоростях разбавления, меньших скорости вымывания. При этом точка $(0, y_0)$ неустойчива (седло). Если же $\mathcal{D} > \mathcal{D}_в$, оба корня отрицательны и особая точка $(\bar{x}_1 = 0, \bar{y}_1 = y_0)$ является устойчивым узлом, что соответствует полному вымыванию культуры из культиватора ($\bar{x} = 0$). Концентрация субстрата в культиваторе равна при этом концентрации поступающего субстрата S_0 .

Для второй особой точки с координатами

$$\bar{x}_2 = y_0 - \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D}), \quad \bar{y}_2 = \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D})$$

характеристический определитель имеет вид

$$\begin{vmatrix} -\lambda & (\mathcal{D}_в - \mathcal{D})(1 + y_0)(1 - \mathcal{D}) \\ -\mathcal{D} - (\mathcal{D}_в - \mathcal{D})(1 + y_0) & (1 - \mathcal{D}) - \mathcal{D} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (6.1.18)$$

Корни уравнения (6.1.18) соответственно равны

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -\mathcal{D}, \\ \lambda_2 &= -(\mathcal{D}_в - \mathcal{D})(1 + y_0)(1 - \mathcal{D}).\end{aligned}$$

Напомним, что состояние равновесия (6.1.12) существует в положительном квадранте лишь при значениях скорости разбавления $\mathcal{D} < \mathcal{D}_в$ (условие (6.1.13)). Так как $\mathcal{D}_в = y_0/(1 + y_0) < 1$, все три сомножителя, входящие в выражение для λ_2 , положительны и, следовательно, $\lambda_2 < 0$, т.е. точка (\bar{x}_2, \bar{y}_2) – устойчивый узел. Это и есть рабочее состояние проточного культиватора. Фазовые портреты системы для двух значений скоростей разведения $\mathcal{D} < \mathcal{D}_в$ и $\mathcal{D} > \mathcal{D}_в$ приведены на рис. 6.3, а, б. Уравнение изоклины горизонтальных касательных можно получить, приравняв правую часть уравнения для dy/dt (6.1.9) нулю, это кривая

$$x = \mathcal{D}(y_0 - y)(1 + y)/y. \quad (6.1.19)$$

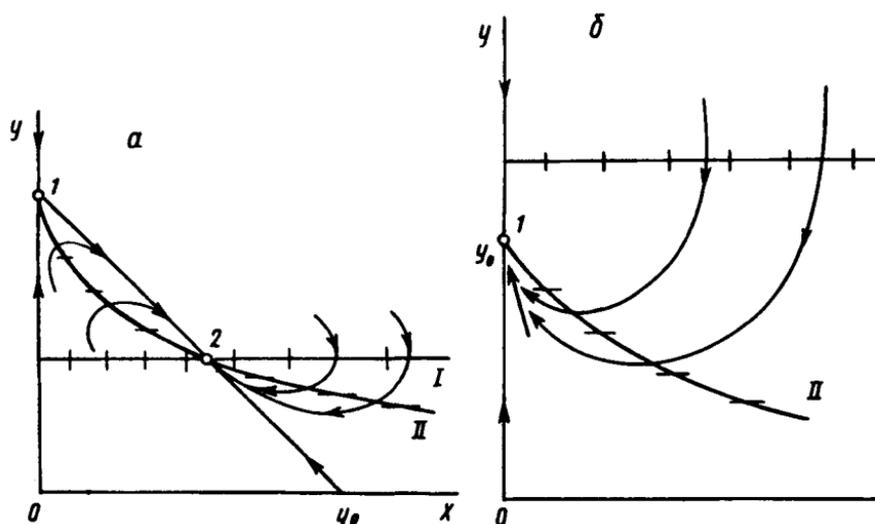


Рис. 6.3. Фазовые портреты системы (6.1.9): а – $\mathcal{D} < \mathcal{D}_в$ точка 1 – седло, 2 – устойчивый узел, б – $\mathcal{D} > \mathcal{D}_в$ точка 1 – устойчивый узел, I – изоклина вертикальных, II – горизонтальных касательных

Изоклины вертикальных касательных – ось $x = 0$ и прямая

$$y = \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D}). \quad (6.1.20)$$

В случае $\mathcal{D} < \mathcal{D}_в$ (рис. 6.3, а) главные изоклины пересекаются в положительном квадранте, и точка их пересечения является

устойчивым узлом, а точка пересечения кривой (6.1.19) с осью $x = 0$ – седлом. В случае $D > D_v$ (рис. 6.3, б) главные изоклины (6.1.19) и (6.1.20) пересекаются вне положительного квадранта, и устойчивым узлом будет особая точка ($\bar{x}_1 = 0, \bar{y}_1 = y_0$), соответствующая режиму вымывания.

Естественно, рассмотренная модель слишком упрощенная и далеко не всегда соответствует реальным процессам, хотя и позволяет оценить наиболее общие закономерности непрерывного культивирования. Так, на скорость роста биомассы может оказывать влияние концентрация продуктов метаболизма в среде, окружающей клетки. Тогда к двум основным уравнениям, описывающим динамику концентрации биомассы и субстрата в непрерывном процессе, добавляется третья, выражающее динамику концентрации продуктов метаболизма:

$$dP/dt = \alpha\mu x - DP.$$

Зависимость удельной скорости роста от концентрации субстрата и продукта можно записать в виде

$$\mu = \frac{\mu_m K_P S}{(K_s + S)(K_P + P)} \quad (6.1.21)$$

(формула Моно—Иерусалимского).

Исследование модели, учитывающей ингибирующее действие продукта, показывает, что значение скорости вымывания в такой системе совпадает с величиной D_v , полученной при использовании модели Моно. В то же время ингибирующее влияние продукта ведет к значительному уменьшению стационарных концентраций при всех значениях скоростей протока. Подробное исследование этого и других типов зависимости удельной скорости роста клеток от концентраций субстрата и продукта можно найти в работах Н.В. Степановой (Романовский, Степанова, Чернавский, 1975, 1984). Там же наряду с моделями культуры в протоке рассматриваются модели непроточных культур, урожай которых снимается периодически по достижении определенной концентрации биомассы. По такой методике выращиваются культуры, образующие большие колонии, некоторые виды дрожжей, грибов, а также бактерий, углеродное питание которых доставляется в газообразном виде.

6.2. РОЛЬ ПРОЦЕССА ОТМИРАНИЯ И ЛИЗИСА

Рассмотренные в 6.1 модели не учитывали процессов отмирания клеток. Это вполне оправдано в случае, когда цель культивирования состоит в получении биомассы. В непрерывных культурах, имитирующих природные открытые системы, отмиранием

клеток, их лизисом часто можно пренебречь. Однако в целом ряде микробиологических производств процессы отмирания и лизиса имеют решающее значение.

Под отмиранием понимают переход живых клеток в нежизнеспособные, т.е. неспособные расти и делиться в благоприятных условиях. Лизис – распад отмерших клеток на органические и неорганические составляющие. Эти процессы особенно существенны при периодическом культивировании и производстве лечебных препаратов, например колибактерина.

Процессы отмирания и лизиса оказывают влияние на рост и развитие популяции микроорганизмов, не только подверженных воздействию повреждающих факторов, но и растущих в относительно благоприятных условиях. Причем продукты лизиса, накапливающиеся в среде, обладают угнетающим действием на рост живых клеток и ускоряют их отмирание.

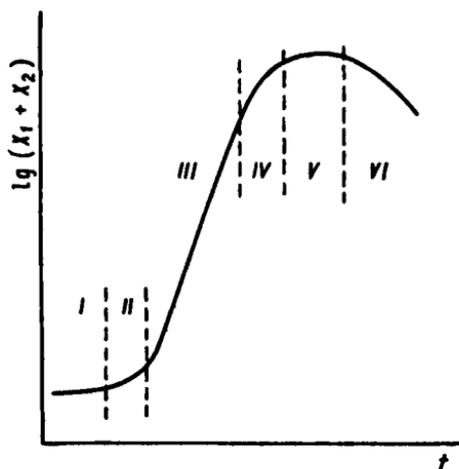


Рис. 6.4. Кривая роста микроорганизмов при периодическом культивировании. x_1 – концентрация биомассы живых клеток; x_2 – концентрация биомассы нежизнеспособных клеток. I – лаг-фаза; II – фаза ускорения роста; III – фаза экспоненциального роста; IV – фаза замедления роста; V – фаза стационарная; VI – фаза отмирания культуры

При периодическом культивировании популяция микроорганизмов последовательно проходит следующие стадии роста: лаг-фазу (отрезок кривой (I) на рис. 6.4), фазу ускорения роста (II), логарифмическую, или фазу экспоненциального роста (III), фазу замедления роста (IV), стационарную фазу (V) и фазу отмирания культуры (VI).

В период лаг-фазы происходит адаптация клеток к новой среде. Число микроорганизмов при этом не увеличивается, но идет активный синтез рибонуклеиновых кислот (РНК). После лаг-фазы клетки начинают делиться с максимальной для данного вида микроорганизмов и данной среды скоростью. В результате активного роста они используют весь субстрат, рост прекращается и наступает стационарная фаза, в которой процессы размножения

и гибели уравниваются. После стационарной наступает фаза отмирания, где уменьшается общее число клеток из-за лизиса нежизнеспособных клеток.

Влияние процессов отмирания на развитие культуры особенно сказывается в тех случаях, когда она находится в неблагоприятных условиях, например под воздействием радиации, УФ-излучения, низкой или высокой температуры, недостатка или избытка кислорода, ингибиторов естественной или искусственной природы. В случае периодической культуры неблагоприятные для популяции условия создаются в стационарной фазе и фазе отмирания. В экспоненциальной фазе, где условия роста оптимальны, процессы отмирания обычно не существенны.

Наиболее очевидной причиной отмирания культуры является исчерпание лимитирующего субстрата. Однако в случае, когда субстрат периодически добавляется, кривая роста периодической культуры носит тот же характер (рис. 6.4). Причин этому несколько. К гибели клеток могут вести ошибки при автосинтезе и неблагоприятные мутации, накапливающиеся в клетках популяций, содержащих более 10^8 клеток.

Сами процессы отмирания и лизиса иногда меняют метаболизм живых клеток и приводят их к гибели в результате изменения состава среды (аутоингибирование). В частности, в среде накапливаются продукты перекисного окисления липидов, влияющих на проницаемость мембран. Механизм отмирания в результате перекисного окисления мембранных фосфолипидов – один из наиболее общих в живой природе и показан как для эукариотических, так и для прокариотических клеток.

Другим возможным механизмом отмирания является процесс необратимой деградациии РНК – одной из самых важных и лабильных макромолекул клетки. Именно поэтому большинство моделей, в которых рассматриваются процессы деградациии и гибели клеток, учитывают концентрацию РНК в качестве самостоятельной переменной.

В моделях микробных популяций процессы отмирания учитывают двумя способами. Вводить в уравнение члены, характеризующие “самоограничение” численности популяции, как это обычно делается в моделях экологии (см. гл. 2–4). Или вводить некоторые дополнительные переменные (ингибиторы, интермедиаты), концентрация которых определяется процессами метаболизма живых клеток или продуктами лизиса мертвых клеток и которые в свою очередь оказывают угнетающее действие на рост культуры. В некоторых случаях такие вещества играют и роль активаторов, как это видно из гл. 5, §3.

Простейшая система уравнений (Романовский и др., 1975) для живых (x_1), нежизнеспособных (x_2) клеток и субстрата имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1 - k_2 x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= k_2 x_1^2, \\ \frac{dS}{dt} &= -k_3 \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1.\end{aligned}\tag{6.2.1}$$

Здесь удельная скорость роста микроорганизмов представлена в форме Моно, μ_m – максимальная удельная скорость. Самоограничение микробной популяции представлено ферхюльстовским членом $-k_2 x_1^2$.

Попытки проникнуть в механизмы отмирания привели к созданию моделей, включающих некий ингибитор P , взаимодействие которого с живой биомассой x_1 приводит к отмиранию клеток. В классической работе Рамкришна с соавт. (Ramkrishna et al., 1967) общая модель имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1 - k_2 P x_1, \\ \frac{dS}{dt} &= -k_3 \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1, \\ \frac{dP}{dt} &= k_4 \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1 + k_5 k_2 P x_1.\end{aligned}\tag{6.2.2}$$

Процесс отмирания может приводить к уменьшению количества ингибитора ($k_5 < 0$), не влиять на него ($k_5 = 0$) и увеличивать концентрацию ингибитора ($k_5 > 0$). Первый член в правой части третьего уравнения описывает образование ингибитора в процессе роста живой биомассы.

Если концентрация ингибитора увеличивается при отмирании клеток и ингибитор частично накапливается в результате лизиса нежизнеспособной биомассы x_2 , модель принимает вид

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1 - k_2 P x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= k_3 k_2 P x_1 - k_4 x_2, \\ \frac{dS}{dt} &= -k_5 \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1, \\ \frac{dP}{dt} &= k_6 \mu_m \frac{S}{k_1 + S} x_1 + k_7 k_4 x_2.\end{aligned}\tag{6.2.3}$$

Очевидно, что скорость процессов рождения, роста и отмирания клеток определяется не “валовой” биомассой, а содержанием

в микроорганизмах отдельных веществ, степенью проницаемости мембран, характеристиками генетического аппарата и множеством других обстоятельств. В модели невозможно учесть все факторы, влияющие на рост культуры. Были сделаны попытки выделить из них главные, определяющие. Как мы уже отмечали, особенно важный показатель жизнеспособности клеток – содержание в них РНК.

Детализируя систему (6.2.3), Рамкришна и др. предлагают модель, разделяющую биомассу на белок и нуклеиновые кислоты. Это разделение положило начало целому направлению так называемого структурного моделирования микробных популяций, в котором с той или иной степенью детализации рассматривается “структура” биомассы микроорганизмов. Это направление, интегрирующее модели популяционной динамики и биохимические представления о метаболизме клеток и системах регуляции их жизнедеятельности, представляется нам особенно перспективным. На нем мы остановимся в §6.4.

Модель, в которой структура определяется двумя составляющими: белками x и РНК y , запишется в виде

$$\begin{aligned}
 \frac{dx_1}{dt} &= F - k_1px_1, \\
 \frac{dy_1}{dt} &= E - k_1py_1, \\
 \frac{dx_2}{dt} &= k_1px_1, \\
 \frac{dy_2}{dt} &= k_1py_1, \\
 \frac{dS}{dt} &= -k_2F - k_3E - Hx_1, \\
 \frac{dP}{dt} &= k_4Hx_1 + k_5F - k_6px_1.
 \end{aligned}
 \tag{6.2.4}$$

Здесь y_1 – концентрация РНК в живой биомассе; y_2 – концентрация РНК в биомассе нежизнеспособных клеток; F – скорость синтеза биомассы, причем

$$F = \begin{cases} f_1(y_1, S) & \text{– в режиме лимитирования рибосомами;} \\ f_2(x_1, S) & \text{– в режиме лимитирования субстратом;} \\ 0 & \text{– в режиме глубокого голодания;} \end{cases}$$

E – скорость синтеза РНК, причем

$$E = \begin{cases} E(x_1, S) & \text{– в режиме лимитирования рибосомами;} \\ 0 & \text{– в режиме лимитирования субстратом} \\ & \text{и голодания;} \end{cases}$$

H – функция расхода субстрата на жизнедеятельность биомассы, причем

$H = \text{const}$ – в режимах лимитирования
рибосомами и субстратом;

$H(S)$ – в режимах голодания;

k_i ($i = 1 \div 6$) – кинетические параметры модели.

В модели Рамкришна и др. функции скорости роста РНК и биомассы представлены в виде

$$F = k_5 \frac{S y_1 x_1}{(k_6 + S)(k_7 + y_1)}, \quad E = k_8 \frac{S y_1 x_1}{(k_9 + S)(k_{10} + y_1)}. \quad (6.2.5)$$

Ингибитор P может образовываться либо в результате синтеза живой биомассы и деструкции нуклеиновых кислот, либо в результате синтеза нуклеиновых кислот и отмирания живой биомассы.

Разработке моделей типа (6.2.4), их идентификации для конкретных культур микроорганизмов и оптимизации процессов культивирования посвящены работы Г.А. Угодчикова и др. (Блохина, Угодчиков, 1980; Блохина и др., 1983; Олешко, 1983).

Структурные модели, подобные (6.2.4), предполагают постоянным содержание отдельных компонентов (например, белка и нуклеиновых кислот) в единице объема, что, вообще говоря, несправедливо. На это обстоятельство обратил внимание Frederickson (1976). С учетом возможного изменения содержания компонентов и их роли в ростовых характеристиках клеток он предложил следующую общую модель.

Пусть $m(t)$ – биомасса в культиваторе в момент времени t , \hat{V} – объем, соответствующий единице биомассы (размерность $[V]/[m]$), $c_j(t)$ – концентрация j -го компонента биомассы (например, нуклеиновых кислот) в единице объема. Тогда $m(t)\hat{V}c_j(t)$ – общая масса j -го компонента биомассы в системе.

Скорость изменения этой величины определяется процессами при переработке субстрата внутри системы и на ее границах. Пусть r_{ij} – скорость прироста j -го компонента в i -м процессе в единице объема. Тогда

$$\frac{d}{dt}(m\hat{V}c_j) = m\hat{V} \sum r_{ij}.$$

Продифференцировав правую часть, будем иметь

$$\hat{V}c_j \frac{dm}{dt} + \frac{dc_j}{dt} m\hat{V} = m\hat{V} \sum r_{ij}$$

или

$$\frac{dc_j}{dt} = \sum r_{ij} - \mu c_j, \quad (6.2.6)$$

где $\mu = \frac{1}{m} \frac{dm}{dt}$ — относительная скорость роста биомассы.

Наличие члена $-\mu c_j$ существенно. Он отражает факт некоторого “разбавления” биологического материала в ходе роста клеток, например уменьшение концентрации нуклеиновых кислот в процессе ее роста. Важно иметь в виду, что r_{ij} представляет собой константы роста “внутренних компонентов” клетки, но величины их для представления в формуле должны соответствовать единице объема культуры клеток. Часто процедура такого пересчета внутриклеточных концентраций на единицу объема культиватора представляет значительные трудности. Поэтому большинство исследователей, ориентирующих свои модели на практическую микробиологию, продолжают придерживаться старой методологии построения моделей без учета непостоянства процентного содержания компонентов в объеме клетки.

Для характеристики процесса отмирания используют понятие “жизнеспособность культуры”. Под жизнеспособностью G понимают отношение числа живых микроорганизмов x_1 к общему числу клеток x :

$$G = x_1/x.$$

Жизнеспособность клеток часто выражают в процентах.

Существует целый ряд методов определения величины жизнеспособности. Некоторые из них основаны на способности некоторых красителей различным образом окрашивать живые и нежизнеспособные клетки. Как правило, в живые клетки краситель не проникает, а мертвые проницаемы для красителя. Другие оценки основаны на дыхательной способности популяции. Наиболее надежен метод определения числа живых клеток по числу образовавшихся колоний при высеве культуры после разведений на твердые питательные среды.

Для периодического культивирования можно выделить три типа кривых изменения жизнеспособности в зависимости от фаз роста (рис. 6.5).

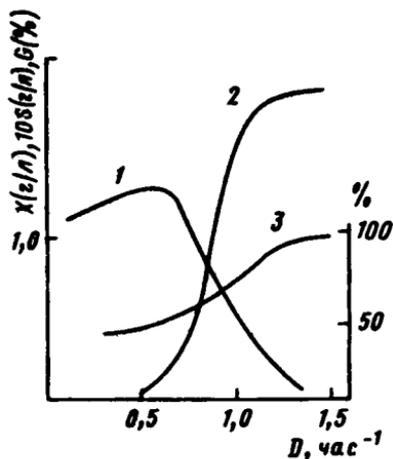


Рис. 6.5. Зависимость стационарных концентраций общей биомассы $x = x_1 + x_2$ (1), субстрата S (2) и процента жизнеспособности (3) бактерий кишечной палочки штамм М-17 от скорости протока D при непрерывном культивировании (Олешко, 1985)

Первый тип характеризуется постоянной жизнеспособностью культуры в конце экспоненциальной фазы, в фазах замедления роста и стационарной. В кривых второго типа жизнеспособность увеличивается при переходе культуры из экспоненциальной к фазам замедления роста и стационарной. Такая кривая может иметь минимум, если жизнеспособность инокулята была высокой. Кривые третьего типа характеризуются падением жизнеспособности в конце экспоненциальной, в фазах замедления роста и стационарной. Кривые могут иметь максимум при низкой жизнеспособности инокулята.

По-видимому, эти три типа кривых отражают различные механизмы ингибирования роста микроорганизмов. В настоящее время не существует модели, которая бы описывала кривые всех типов. Кривые первого типа хорошо описываются в рамках простой модели Моно (x_1, x_2, S – концентрации живых клеток, мертвых и субстрата):

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= (1-k)\mu_m \frac{S}{k_1+S} x_1 - \mathcal{D}x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= k\mu_m \frac{S}{k_1+S} x_1 - \mathcal{D}x_2, \\ \frac{dS}{dt} &= -k_2\mu_m \frac{S}{k_1+S} x_1 - (S_0 - S)\mathcal{D}.\end{aligned}\tag{6.2.7}$$

Для этой модели жизнеспособность G постоянна и равна

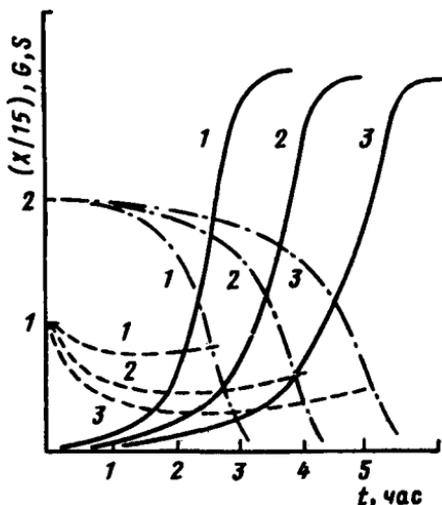
$$G = \frac{x_1}{x_1 + x_2} = 1 - k.$$

Для описания кривых второго типа хорошо работает подтверждаемое экспериментом предположение о том, что основной причиной отмирания клеток является избыток субстрата в культуральной среде. Если при этом удельная скорость отмирания клеток прямо пропорциональна концентрации субстрата, модель принимает вид

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \mu_m \frac{S}{k_1+S} x_1 - k_2 S x_1 - \mathcal{D}x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= k_2 S x_1 - \mathcal{D}x_2, \\ \frac{dS}{dt} &= -k_3 \mu_m \frac{S}{k_1+S} x_1 + (S_0 - S)\mathcal{D}.\end{aligned}\tag{6.2.8}$$

В этом случае по мере исчерпания субстрата снижается его ингибирующее действие, и кинетические кривые изменения биомассы x , субстрата S и жизнеспособности G имеют вид, представленный на рис. 6.6.

Рис. 6.6. Динамика изменения общей биомассы (сплошная линия), субстрата (штрихпунктир) и величины жизнеспособности G (пунктир) при периодическом культивировании кишечной палочки, рассчитанные по модели (6.2.8) при разных значениях коэффициента смертности K_2 : 1 - $K_2 = 0,1$; 2 - $K_2 = 0,3$; 3 - $K_2 = 0,4$. ($\mu_m = 1,3$; $K_1 = 0,002$; $K_3 = 0,11$)



Для описания кривых третьего типа необходимо учитывать роль РНК в процессах роста. Для многих организмов, в том числе для кишечной палочки, изученной в работе (Олешко, 1985), связь между удельной скоростью роста и содержанием РНК на единицу биомассы будет линейной. Для этой культуры оказалась адекватной модель, представляющая собой частный случай модели (6.2.4), не включающая специального ингибитора. Сделаны следующие предположения.

1. Продукты лизиса служат аутоингибиторами, концентрация которых пропорциональна концентрации продуктов лизиса.

2. Расходом субстрата на поддержание жизнедеятельности живых клеток можно пренебречь.

3. Концентрация живой биомассы много больше концентрации РНК, вкладом которой в биомассу можно пренебречь.

Выражения для удельных скоростей роста и отмирания выбираются по аналогии с формулами для скоростей ферментативных реакций. Скорость лизиса нежизнеспособных клеток считается постоянной. Модель имеет вид

$$\frac{dx_1}{dt} = \mu_{1m} k_1 \frac{S}{k_2 + S} \frac{k_3}{k_3 + k_4} x_4 - \mu_{2m} \frac{k_4 + k_5 x_3}{k_4 + x_3} x_1 - D x_1,$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \mu_{2m} \frac{k_4 + k_5 x_3}{k_4 + x_3} x_1 - \mu_{3m} x_2 - D x_2,$$

$$\frac{dx_3}{dt} = k_6 \mu_{3m} x_2 - D x_3,$$

$$\frac{dx_4}{dt} = k_7 \frac{S}{k_8 + S} x_1 - D x_4,$$

$$\frac{dS}{dt} = -k_9 \mu_{1m} k_1 \frac{S}{k_2 + S} \cdot \frac{k_3}{k_3 + x_3} x_4 + (S_0 - S)D.$$

Здесь x_1, x_2 – концентрация живой и мертвой биомассы; x_3 – концентрация продуктов лизиса клеток; x_4 – концентрация РНК; μ_{1m} – максимально возможная для данной популяции скорость роста; μ_{2m} – минимальная скорость отмирания клеток в отсутствие продуктов лизиса; μ_{3m} – скорость лизиса нежизнеспособных клеток.

Мы привели лишь несколько примеров моделей роста микроорганизмов. В зависимости от изучаемой культуры, условий и целей культивирования в микробиологии и микробиологической промышленности используются десятки модификаций таких моделей. Обсуждение круга проблем математического моделирования в микробиологии можно найти в многочисленных специальных статьях и монографиях.

6.3. МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В МИКРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

С развитием проточного культивирования стала возможна надежная экспериментальная проверка адекватности детерминированного математического описания взаимодействий видов: одного трофического уровня – смешанные культуры и разных трофических уровней – хищник—жертва и паразит—хозяин (Печуркин, 1978; Абросов, Ковров, 1977; Перд, 1978; Блохина, Угодчиков, 1980; Абросов и др., 1988). Результаты исследований показали, что, несмотря на сложность и специфику отдельных ситуаций, базовые модели математической экологии, основу которых заложил В. Вольтерра, достаточно хорошо соответствуют природным процессам, протекающим в популяциях микроорганизмов.

Еще более важную роль играют микробные популяции как объект изучения микроэволюционных процессов. Проведем простое сравнение. Пусть требуется изучить микроэволюционный процесс в популяции, протекающий в течение 100 генераций: проследить результат резкого повышения фона радиации. В популяции однолетних организмов (например, сельскохозяйственных культур) для проведения такого исследования не хватит всей жизни одного исследователя. Для человеческой популяции на сто поколений потребуется больше 2000 лет. А для микробной популяции с временем генерации $g = 20$ мин наблюдение 100 генераций займет около полутора суток.

Рассмотрим некоторые типы задач популяционной микробиологии, которые могут быть решены методами математического моделирования.

Восстановление популяции после воздействия неблагоприятного фактора. В природе важным условием выживания

популяции является ее способность к быстрому восстановлению после снятия действия неблагоприятного фактора. Посмотрим, как будет происходить этот процесс в условиях непрерывного культивирования. Предположим, что в микробной популяции, развивающейся в протоке (скорость протока постоянна), в результате неблагоприятного внешнего воздействия погибает значительная часть клеток. Затем действие неблагоприятного фактора снимается, и в популяции должен происходить процесс восстановления активного состояния. Действительно, в результате действия протока количество мертвых клеток будет уменьшаться за счет их вымывания из культиватора, а количество живых клеток будет определяться не только их вымыванием, но и нарастанием за счет размножения. Следовательно, доля живых клеток в популяции возрастает, все большее количество клеток становится способным к размножению и популяция возвращается к активному состоянию. Рассмотрим систему дифференциальных уравнений, описывающих процесс восстановления популяции. Разделим все клетки на два типа: потерявшие способность к размножению (неживые клетки, образовавшиеся в результате действия неблагоприятного фактора) и сохранившие способность к размножению, растущие с удельной скоростью роста в благоприятных условиях после снятия отрицательного воздействия. Динамика живых и мертвых клеток популяции определяется системой уравнений (Печуркин, Терехов, 1975)

$$\begin{aligned}
 dx_{\text{ж}}/dt &= \mu(S)x_{\text{ж}} - \mathcal{D}x_{\text{ж}}, \\
 dx_{\text{н}}/dt &= -\mathcal{D}x_{\text{н}}, \\
 dS/dt &= \mathcal{D}(S_0 - S) - \alpha\mu(S)x_{\text{ж}}, \\
 x_{\text{ж}} + x_{\text{н}} &= x,
 \end{aligned}
 \tag{6.3.1}$$

где $x_{\text{ж}}$ – концентрация живых клеток; $x_{\text{н}}$ – концентрация неживых клеток; x – общая концентрация клеток популяции; S – концентрация лимитирующего рост субстрата. Функция $\mu = \mu(S)$, характеризующая зависимость скорости роста размножающихся клеток от концентрации лимитирующего субстрата, может быть представлена в форме Моно (6.1.4).

Если воздействие неблагоприятного фактора было сильным и погибла большая часть популяции, потребление субстрата, по крайней мере в начальные моменты процесса восстановления, будет незначительным. Поэтому концентрация субстрата в среде, окружающей клетки, существенно повысится за счет его постоянного поступления, что выведет процесс развития популяции из области лимитирования недостатком субстрата. При этом можно предположить, что $\mu = \mu_{\text{max}} = \text{const}$.

Тогда анализ кинетики процесса восстановления сведется к рассмотрению простой системы первых двух уравнений (6.3.1).

Решая их, нетрудно получить соотношение, определяющее долю живых клеток в популяции в любой момент времени t :

$$\frac{x_{\text{ж}}}{x} = \frac{a_0 \exp(\mu_{\text{max}} t)}{1 + a_0 \exp(\mu_{\text{max}} t)}, \quad (6.3.2)$$

где $a_0 = x_{\text{ж}}/x_{\text{н}0}$ - отношение концентраций живых и неживых клеток в начальный момент времени t_0 .

Из формулы (6.3.2) видно, что нарастание доли живых клеток в популяции существенно зависит от исходного ее состояния - начального соотношения живых и мертвых клеток. Определим время восстановления популяции

$$u = t/g = (\ln a - \ln a_0)/0,693, \quad (6.3.3)$$

где $a_0 = x_{\text{ж}}/x_{\text{н}}$ - отношение концентраций живых и неживых клеток в начальный момент времени t . В формуле (6.3.3) сделан переход к относительному времени, характеризующемуся числом генераций исходной популяции.

С помощью формулы (6.3.3) можно определить время, необходимое растущей популяции для устранения последствий неблагоприятного воздействия. Пусть в результате восстановления в популяции в момент времени t_0 отношение числа живых и неживых клеток (или концентраций биомассы) достигло величины $100 : 1$, т.е. в популяции имеется одна неживая клетка на сто живых и процесс восстановления можно считать практически законченным. Найдем время, в течение которого происходит восстановление, если начальное отношение живых клеток к неживым составляло $1 : 100$. Подсчет по формуле (6.2.3) дает $t_{\text{восст}} = 13,4$, т.е. для изменения отношения числа живых и неживых клеток в 10^4 раз необходимо примерно 13,5 генерации исходной культуры. Отметим, что даже при очень сильном неблагоприятном воздействии на популяцию, например $a_0 = 10^{-7}$, время восстановления до 90% уровня живых клеток составляет только 27 генераций. Это объясняется логарифмической зависимостью времени восстановления от отношения живых и неживых клеток.

Генетическая гетерогенность и отбор. Исходный материал для эволюции в популяциях любых организмов составляет мутационный процесс. В популяциях высших организмов обычно половое размножение, ведущее к свободному комбинированию генов, что в конечном счете увеличивает способность организмов реагировать на изменяющиеся условия внешней среды. В микробных популяциях также возможны подобные половые процессы размножения, однако ведущим механизмом изменения наследственной информации остается мутационный процесс.

Мутационный процесс является направленным и в большинстве случаев спонтанным. Частота мутаций в зависимости от

свойств и состояния организма и внешних условий может составлять $10^{-4} - 10^{-8}$ на клетку за генерацию (Захаров, Квитко, 1987; Браун, 1968). Несмотря на малую частоту мутаций, в микробных популяциях, имеющих высокую численность, число мутантов может быть большим.

Любой ген подвержен мутациям. Поэтому в популяции всегда присутствуют мутантные формы различных типов, в первую очередь "неактивные" мутанты, аппарат функционирования которых в результате мутации ухудшился по сравнению с исходным типом.

Математическая модель позволяет оценить численность таких мутантов в популяции (Печуркин, 1978).

Пусть в исходной популяции происходят мутации определенного типа с частотой мутирования на одно поколение, равной $k_{i \rightarrow m}$ (стрелкой обозначено образование мутанта с индексом m из исходной формы с индексом i). Скорость образования данного мутанта в единицу времени равна

$$k_i = k_{i \rightarrow m} / g; \quad g = k_{i \rightarrow m} \mu_i / \ln 2. \quad (6.3.4)$$

Здесь время генерации выражено через скорость роста: $g = \ln 2 / \mu$. В протоке скорость изменения концентрации мутанта можно описать с помощью уравнения

$$dx_m / dt = \mu_m x_m - D x_m + k_{i \rightarrow m} \mu_i x_i / \ln 2. \quad (6.3.5)$$

Здесь μ_m, μ_i - удельные скорости роста мутантной и исходной форм соответственно; x_m, x_i - концентрации мутантных и исходных клеток в популяции. Первый член в правой части (6.3.2) определяет прирост мутантной популяции за счет размножения мутанта, второй член - вымывание мутанта из ферментера, третий - образование мутантов за счет мутирования исходной формы.

Аналогично для концентрации исходной формы имеем

$$dx_i / dt = \mu_i x_i - D x_i - k_i \mu_i x_i / \ln 2. \quad (6.3.6)$$

Третий член в правой части (6.3.6) определяет уменьшение численности исходной популяции за счет процессов мутирования. Поскольку образуется целый спектр мутантов с различными скоростями роста, общая скорость мутирования исходного типа равна сумме скоростей образования всех мутантов:

$$k_i = \sum_{j=1}^N k_{i \rightarrow m, j}.$$

Здесь j - число типов мутантов.

Мутантная форма в свою очередь также подвержена мутациям, которые происходят с общей скоростью мутирования k_m . Поэтому уравнение (6.3.5) следует переписать в виде

$$dx_m/dt = \mu_m x_m - k_m \mu_m x_m / \ln 2 - \mathcal{D} x_m + k_{i \rightarrow m} \mu_i x_i / \ln 2. \quad (6.3.7)$$

Система уравнений (6.3.5)–(6.3.7) описывает динамику концентраций исходной и мутантной форм в хемостате. Условия сосуществования этих форм будут определяться ненулевыми значениями стационарных концентраций. Приравняем правые части уравнений (6.3.5) и (6.3.7) к нулю. Из (6.3.6) имеем

$$\mu_i(1 - k_i / \ln 2) - \mathcal{D} = 0,$$

или

$$\mu_i = \mathcal{D} / (1 - k_i / \ln 2). \quad (6.3.8)$$

Приравнивая к нулю правую часть уравнения (6.3.4), получим

$$[\mu_m(1 - k_m / \ln 2) - \mathcal{D}] \bar{x}_m + k_{i \rightarrow m} \mu_i \bar{x}_i / \ln 2 = 0,$$

откуда

$$\frac{\bar{x}_m}{\bar{x}_i} = \frac{k_{i \rightarrow m} \mu_i / \ln 2}{\mathcal{D} - \mu_m(1 - k_m / \ln 2)}. \quad (6.3.9)$$

Подставив вместо μ_i выражение (6.3.8) в формулу (6.3.9), получим отношение стационарных концентраций неактивных мутантов к исходному типу микроорганизмов.

Рассмотрим некоторые крайние случаи. Даже для летальных мутантов ($\mu_m = 0$) стационарный уровень не будет нулевым:

$$\bar{x}_m / \bar{x}_i = k_{i \rightarrow m} / (1 - k_i / \ln 2).$$

Для мутантов с $\mu_m = \mathcal{D}$ также будет существовать конечный предел концентраций, величина которого определяется выражением

$$\frac{\bar{x}_m}{\bar{x}_i} = \frac{k_{i \rightarrow m}}{k_m} \frac{\ln 2}{1 - k_i / \ln 2}.$$

Доля таких мутантов будет малой, поскольку обычно скорость образования отдельного мутанта много ниже, чем общая скорость мутирования. Для нейтральных мутаций, по кинетическим характеристикам не отличающихся от нейтральной формы,

$$\mu_m = \mu_i = \mathcal{D} / (1 - k_i / \ln 2).$$

Можно показать, что при $x_m \ll x_i$ приближенно концентрация нейтрального мутанта линейно возрастает во времени:

$$x_m = (k_{i \rightarrow m} / \ln 2) \mathcal{D} x_i t + x_{m0}.$$

Эксперименты в непрерывной культуре показали, что за линейным накоплением мутантов со временем следует резкое уменьшение их численности (рис. 6.7). Такие резкие скачки связаны с отбором новых активных форм. Когда активный мутант замещает в ферментере исходную популяцию, то с ней вымываются и все ее медленно растущие мутанты. Затем у новой популяции происходит накопление своих неактивных мутантов до следующей генетической перестройки. Такой периодический отбор играет важную роль не только в судьбе неактивных или нейтральных мутантов, но и всей популяции.

Несмотря на то что частота мутаций, приводящих к "улучшению" некоторого признака, чрезвычайно низка, именно такие мутанты вытесняют исходную форму за счет действия естественного отбора. Давление отбора σ на микробную популяцию принято выражать через скорость изменения соотношения x_m/x_i во времени (Moser, 1958):

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{x_m}{x_i} \right) = \sigma \frac{x_m}{x_i}. \quad (6.3.10)$$

Знак σ определяет направление отбора, величина σ — скорость микроэволюционного процесса. В случае нелимитированного роста и без учета дальнейших мутаций

$$\frac{x_m}{x_i} = \frac{x_{m0} e^{\mu_m t}}{x_{i0} e^{\mu_i t}} = \frac{x_{m0}}{x_{i0}} e^{(\mu_m - \mu_i)t} = \frac{x_{m0}}{x_{i0}} e^{\sigma t}$$

или

$$\sigma = \mu_m - \mu_i.$$

Учет явлений отмирания приводит к соотношению

$$\sigma = (\mu_m - \varepsilon_m) - (\mu_i - \varepsilon_i),$$

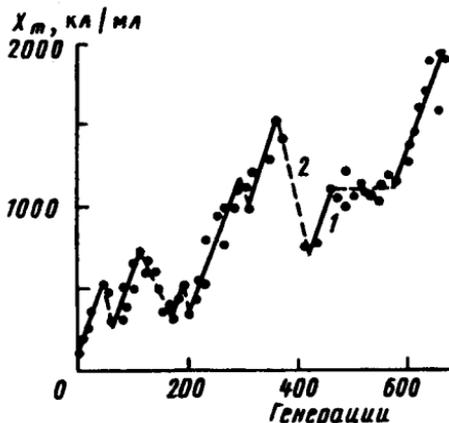


Рис. 6.7. Периодический отбор мутантов, резистентных к фагу T5 в культиваторе *E. coli* B/2 в хемостате с лимитированием по триптофану (Novick, 1958). $x_i = 25 \cdot 10^8$ клеток/мл. 1 — линейное нарастание, 2 — падение численности мутантов x_m

где ϵ_m, ϵ_i – удельные скорости отмирания мутантной и исходной популяций. Таким образом, действие отбора подвергаются мутации, прямо или косвенно связанные с изменением скоростей размножения или отмирания. В книге Н.С. Печуркина (1978) проанализировано совместное действие мутаций и отбора, описаны типы мутантов, выделяющихся на протоке. Это следующие типы мутантов.

1. Мутанты, способные более полно утилизировать имеющийся субстрат, т.е. имеющие отличную от исходной формы зависимость $\mu = f(S)$.

2. “экономичные” мутанты, имеющие больший коэффициент утилизации субстрата.

3. Более “резистентные” мутанты, менее чувствительные к воздействию вредного фактора.

4. Более жизнеспособные мутанты, выживающие в условиях, когда исходная форма отмирает.

5. Мутанты с пониженными скоростями отмирания.

6. Менее “мутабельные” мутанты.

7. Быстро растущие и быстро отмирающие мутанты. Для того чтобы отбор происходил в их пользу, необходимо выполнить условие $(\mu_m - \epsilon_m) > (\mu_i - \epsilon_i)$.

8. Мутанты с увеличенной максимальной скоростью роста.

9. Мутанты, выделяющиеся в неоднородных средах, например способные противостоять вымыванию из ферментера: прилипать к стенкам или слипаться в комки и оседать на дно. При равенстве прочих кинетических констант ($\mu_m = \mu_i, \epsilon_m = \epsilon_i$) давление отбора в пользу прикрепляющегося мутанта определяется выражением

$$\sigma = (\mu_m + D - \epsilon_m) - (\mu_i - \epsilon_i) = D.$$

Даже медленно растущий мутант вытесняет исходную форму, если

$$\mu_m > \mu_i - D.$$

Для каждого из перечисленных типов можно построить математическую модель, позволяющую определить время перестройки популяции от исходной к мутантной форме. Покажем это на примере мутантов, способных расти в условиях, когда родительская форма отмирает. Такие мутанты нечувствительны к антибиотикам. Давление отбора в пользу таких форм определяется соотношением

$$\sigma = \mu_m - \mu_i = \mu_m - 0 = \mu_m.$$

Доля мутантных клеток в проточной культуре быстро увеличивается, поскольку исходные клетки вымываются, не размножаясь, а мутантные – активно растут. Математическая модель этого процесса соответствует рассмотренной нами выше модели

восстановления популяции после воздействия неблагоприятного фактора, уничтожающего большую часть популяции. Доля накопленного мутанта в зависимости от времени описывается выражением (6.3.2):

$$\frac{x_m}{x_i} = \frac{a_0 e^{\mu_m t}}{1 + a_0 e^{\mu_m t}}.$$

Здесь $a_0 = x_{m0}/x_{i0}$ - доля мутанта в популяции в начальный момент времени, например, в момент введения антибиотика. Обычно в начальный момент времени доля мутанта очень низка: $x_0 = x_i + x_{m0} \sim x_i$. Общая концентрация клеток во времени изменяется в соответствии с выражением

$$x = x_m + x_i = x_0 \frac{1 + a_0 e^{\mu_m t}}{1 + a_0} e^{-Dt} \quad (6.3.11)$$

или, с учетом $a_0 \ll 1$,

$$x = x_0(1 + a_0 e^{\mu_m t})e^{-Dt}. \quad (6.3.12)$$

При условии $\mu_m > D$ концентрация биомассы популяции согласно формулам (6.3.11), (6.3.12) имеет минимальное значение в момент времени t_{\min} :

$$t_{\min} = \frac{1}{\mu_m} \ln \frac{D}{a_0(\mu_m - D)}.$$

Кинетическая кривая численности популяции и доля жизнеспособного мутанта в условиях, когда исходная форма неспособна к размножению, изображены на рис. 6.8. Из рисунка видно, что в начальный момент происходит уменьшение общего числа клеток в единице объема, так как суммарная скорость роста меньше, чем скорость протока, из-за большого числа неразмножающихся клеток в популяции. Затем, по мере накопления мутанта, суммарная скорость роста сравнивается со скоростью протока, имеет место минимум кривой 1, затем происходит нарастание концентрации клеток в культиваторе до величины, определяемой концентрацией субстрата, т.е. до первоначального уровня

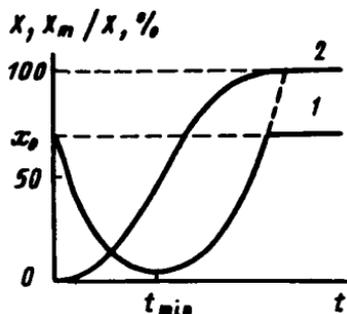


Рис. 6.8. Динамика численности жизнеспособного мутанта (2) и общей численности популяции (1) в хемостате в условиях, когда исходная форма неспособна к размножению (Печуркин, 1978)

x_0 . При приближении к x_0 наша упрощенная модель не работает, ибо она не учитывает лимитирование роста клеток по субстрату.

Время перестройки популяции можно оценить по формуле (6.3.3). Пусть в начальный момент доля жизнеспособного мутанта составляла 10^{-8} . Определим, через сколько времени доля мутанта составит 100:1. Расчет показывает, что для такой перестройки надо около 30 поколений, для $g_m = 1$ ч перестройка популяции займет около 1,5 сут. Таким образом, уже через полтора суток после воздействия антибиотика, приведшего к уничтожению исходной формы, популяция будет представлена в той же численности, но уже новой, нечувствительной к антибиотикам формой. Само применение антибиотика ускоряет отбор в пользу мутанта: возрастает величина действия отбора, устраняется конкурент за лимитирующий субстрат. Приведенная оценка является весьма приближенной, но она позволяет судить о причинах быстрого распространения нечувствительных к ингибиторам мутантов в открытых системах.

6.4. ВОЗРАСТНЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Во всех рассмотренных нами выше моделях биомасса микроорганизмов предполагалась однородной. Однако очевидно, что большую роль в процессах размножения микробной популяции имеет возрастная структура. Действительно, на протяжении жизни клетки способность усваивать питательный субстрат и чувствительность к ингибиторам меняется. Это влияет на прирост биомассы отдельных клеток. Собственно делиться, т.е. увеличивать численность популяции, обычно способны лишь клетки определенного возраста или клетки, достигшие определенных размеров. Формализовать влияние возраста на продукционную способность клетки чрезвычайно сложно. Как всегда, моделирование идет здесь по пути идеализации и упрощения.

Простейшая двухвозрастная модель клеточной популяции исследована Н.В. Степановой (см. Романовский и др., 1985). Популяция разбита на две группы: "молодые" и "старые". Первая группа содержит клетки, которые интенсивно растут, но еще не достигли физиологической зрелости и не могут делиться; члены второй группы способны к делению, но процесс деления может быть задержан при помощи различных ингибиторов.

Уравнения записываются для численностей молодых N_1 и старых N_2 клеток:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \frac{2}{T_2} N_2 - \frac{1}{T_1} N_1 - \mathcal{D} N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \frac{1}{T_1} N_1 - \frac{2}{T_2} N_2 - \mathcal{D} N_2. \end{aligned} \tag{6.4.1}$$

Здесь T_1 – среднее время “созревания” молодой клетки, T_2 – среднее время пребывания старой клетки в репродуктивном периоде, а удельная скорость деления клеток $\omega = T_2^{-1}$, D – скорость протока, множитель 2 в первом уравнении отражает тот факт, что одна старая клетка делится на две молодые.

При отсутствии лимитирования субстратом продолжительность первой фазы T_1 постоянна. Продолжительность второй фазы T_2 зависит от взаимного влияния клеток, которое осуществляется с помощью метаболитов (кейлонов), выделяемых клеткой в среду. Если скорость выделения и распада кейлонов много больше скорости протока и скорости деления клеток, концентрация кейлонов пропорциональна числу клеток, их выделяющих.

Обозначим концентрацию ингибирующего метаболита (кейлона) I . Ингибирующее свойство I на удельную скорость роста клеток можно записать в виде

$$T_2^{-1} = \omega = \omega_0[1 + (I/k_1)^n]^{-1}. \quad (6.4.2)$$

Здесь n – порядок ингибирования, k_1 – константа ингибирования.

Н.В. Степанова рассмотрела три ситуации: 1) ингибиторы выделяются только молодыми клетками, 2) ингибиторы выделяются только старыми клетками и 3) независимо от возраста. Исследование соответствующих систем уравнений показало, что в рамках модели типа (6.4.1) только предположение о выделении ингибиторов старыми клетками дает возможность описать колебательные режимы в системе. Два других предположения приводят к моделям, имеющим при любых параметрах устойчивое стационарное состояние типа “устойчивый узел”.

Рассмотрим модель, в которой ингибиторы выделяют старыми клетками и скорость деления зависит от N_2 :

$$\omega = \omega_0[1 + (N_2/N_0)^n]^{-1}. \quad (6.4.3)$$

Безразмерная система имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = \frac{2\sigma y}{1 + y^n} - (\delta + 1)x; \quad \frac{dy}{d\tau} = x - \delta y - \frac{\sigma y}{1 + y^n}. \quad (6.4.4)$$

Здесь $x = N_1/N_0$, $y = N_2/N_0$, $\tau = t/T_1$, $\sigma = \omega_0 T_1$, $\delta = DT_1$.

Кроме тривиальной нулевой система (6.4.4) имеет еще одну особую точку, определяемую из системы алгебраических уравнений

$$\bar{x} = 2\delta\bar{y}(1 - \delta)^{-1}; \quad \bar{y} = \frac{(1 - \delta)\sigma}{(1 + \delta)\sigma} - 1. \quad (6.4.5)$$

Точка (6.4.5) лежит в положительном квадранте, если параметры удовлетворяют условиям

$$\delta < 1, \quad \sigma = \delta(\delta + 1)(1 - \delta)^{-1} > \bar{\sigma}.$$

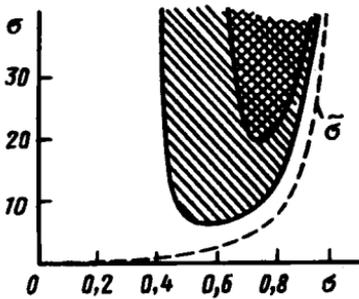


Рис. 6.9. Области неустойчивости стационарного ненулевого решения при $n = 2$ (двойная штриховка) и $n = 3$ (одинарная штриховка): пунктир $\sigma(\delta) = \bar{\sigma}$ (Степанова цит. по Романовский и др., 1985)

При $\sigma < \bar{\sigma}$ в системе устанавливается режим вымывания.

Ширина области неустойчивости стационарного ненулевого решения определяется порядком ингибирования: чем больше n , тем она шире (см. рис. 6.9). Фазовый портрет системы в области неустойчивости содержит предельный цикл (рис. 6.10). Динамика переменных изображена на рис. 6.11.

Отметим, что колебательные режимы в системе удалось описать в результате учета двух факторов: запаздывания – клетки должны пройти фазу молодых, прежде чем произвести потомство, и саморегуляции популяции зрелых клеток – отрицательная обратная связь по численности старых клеток.

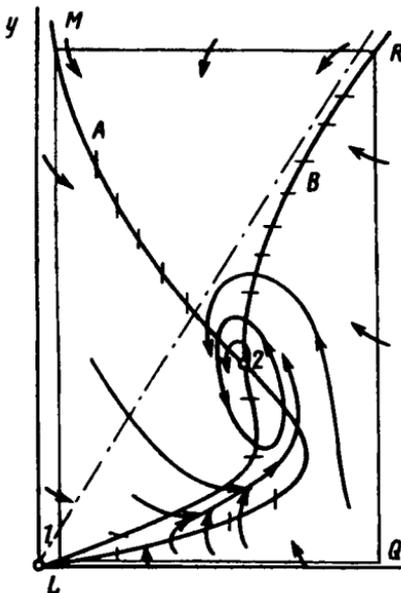


Рис. 6.10. Фазовый портрет системы (6.4.4): 1,2 – особые точки. Жирная замкнутая кривая – предельный цикл (Степанова цит. по Романовский и др., 1985)

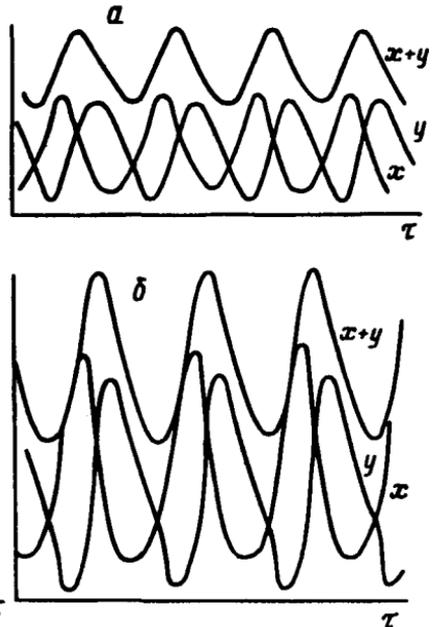
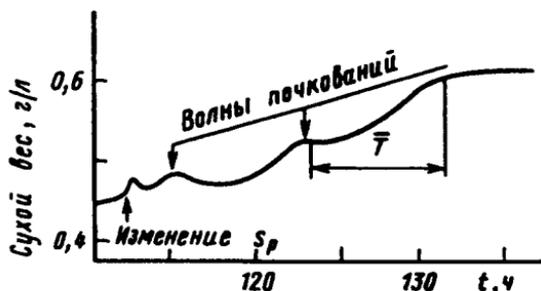


Рис. 6.11. Колебания численности молодых клеток x , старых y и всей популяции ($x + y$) при $n = 3$, $\delta = 0,5$; а – $\sigma = 1$; б – $\sigma = 20$ (Степанова цит. по Романовский и др., 1985)

Понятие “молодые” и “старые” клетки может быть расшифровано применительно к разным видам микроорганизмов поразному, в зависимости от структуры их жизненного цикла. Обычно рассматривают 4 последовательные фазы развития: предсинтетическая фаза G_1 , период синтеза ДНК – фаза S , постсинтетическая фаза G_2 и фаза митоза M , во время которой клетки делятся. Вновь образовавшиеся клетки находятся сначала в фазе G , а затем повторяют тот же цикл. Иногда вводят в рассмотрение фазу G_0 , предшествующую G_1 . В клетках эукариотов молодыми можно считать клетки в G_1 -фазе, в которой в основном синтезируется белок, а старыми – все остальные, начиная с S -фазы. Известно, что именно на этих поздних стадиях существуют ингибирующие кейлоны, угнетающе действующие на определенную фазу.

Для прокариотов (бактерий, синезеленых водорослей) процессы синтеза ДНК и деления способны к автономной цикличности. Модель (6.4.4) здесь описывает регуляцию именно процесса деления, в то время как редупликация ДНК в этих клетках практически не зависит от условий внешней среды.

Рис. 6.12. Изменение сухого веса непрерывно культивируемой популяции *S. cerevisiae* при ступенчатом изменении концентрации глюкозы на входе в реактор (Regan et al., 1971)



Разделение культуры на дочерние и материнские клетки может легко объяснить и другие эффекты, возникающие при культивировании, например, дрожжевых клеток. Эти клетки размножаются почкованием. После отделения почки на материнской клетке остается шрам, и поэтому число шрамов на дрожжевой клетке соответствует числу произведенных ею потомков. Если концентрация субстрата на входе культиватора изменяется, наблюдаемый в эксперименте переходный процесс носит волнообразный характер. На рис. 6.12 представлено изменение сухого веса культуры дрожжей *S. cerevisiae* при ступенчатом изменении концентрации глюкозы на входе реактора с 0,46 г/л·ч до 2,21 г/л·ч при скорости разбавления $v = 0,1 \text{ ч}^{-1}$. Стрелками отмечены первая и вторая волны почкования. Разбиение культуры на дочерние и материнские клетки объясняет волнообразный переходный процесс частичной синхронизацией культуры в результате возникновения волны деления.

Если чувствительность к субстрату молодых клеток больше, чем старых, т.е. величина S в реакторе такова, что $\mu(S)$ для

молодых клеток находится на линейном участке изменения, а $\mu(S)$ для старых клеток близка к насыщению, резкое увеличение S ведет к тому, что большинство клеток переходит в репродуктивную фазу, после чего происходит волна делений.

Рассмотрим модель динамики численности непрерывно культивируемой популяции клеток, имеющих конечное число фаз развития. Обозначим через m число фаз развития клеток. Численный состав популяции зададим вектором $X = (x_1, \dots, x_m)$, где x_i – численность клеток i -й фазы развития. Пусть S_p – концентрация субстрата на входе ферментера, S – концентрация лимитирующего субстрата в ферментере, v – скорость протока. В условиях идеального перемешивания скорость оттока приросших клеток равна vX .

Пусть величина $f_{ij}(S)$ задает скорость, с которой одна клетка j -й фазы переходит в i -ю фазу в процессе старения или путем размножения. Тогда $f_{ij}(S) = q_{ij}/T_i$, где T_i – средняя для клеток данной популяции продолжительность i -й фазы, а q_{ij} – среднее число потомков i -го типа, оставляемых клеткой при завершении j -й фазы развития. Как правило, число q_{ij} генетически наследуемо и не зависит от условий культивирования, например тканевые клетки делятся на две в последней стадии развития, т.е. $q_{1m} = 2$. Отметим, что число q обозначает среднее число потомков для клеток данной популяции, поэтому оно может быть не обязательно целым. Например, в популяции хлореллы, где клетки могут давать 2, 4, 8 потомков, величина q зависит от соотношения клеток данной плодовитости. Концентрация лимитирующего субстрата (S) определяет лишь продолжительность фаз развития клеток $T_i = T_i(S)$.

Для решения задач о динамике популяций с возрастной структурой обычно используют матричный аппарат, в основном разобранный нами в гл. 2. В математической микробиологии часто вводят в рассмотрение квадратные матрицы с неотрицательными недиагональными элементами $F(S) = \{f_{ij}(S)\}_{i,j=1}^m$ и $A = \{a_{ij}\}_{i,j=1}^m$ и диагональную матрицу $P(S) = \text{diag}\{P_i(S)\}_{i=1}^m$, где $P_i(S) = 1/T_i(S)$ – скорость прохождения клеткой i -й фазы развития. Здесь $F(S) = AP(S)$.

Если считать, что одна клетка i -й фазы развития потребляет лимитирующий субстрат со скоростью $g_i P_i(S)$, где g_i – эмпирический коэффициент утилизации, динамика процесса биосинтеза задается системой

$$\begin{aligned} \dot{X} &= AP(S)X - vX, \\ \dot{S} &= -G^*P(S)X - vS + vS_p. \end{aligned} \tag{6.4.6}$$

где вектор $G^* = (g_1, \dots, g_m)$.

В случае, когда клетки в течение жизненного цикла проходят m фаз развития, а на последней фазе делятся на q дочерних, матрица A имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 0 & \dots & 0 & q \\ 1 & -1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & & & & \\ 0 & 0 & \dots & -1 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 1 & -1 \end{pmatrix}, \quad (6.4.7)$$

для популяции почкующихся клеток (дрожжей) матрица принимает вид

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 & \dots & 1 & 1 \\ 1 & -1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 & -1 \end{pmatrix}. \quad (6.4.8)$$

В следующем параграфе мы рассмотрим задачу управления структурированной по возрастам культурой микроорганизмов.

Здесь же остановимся еще на одном способе математического описания возрастной структуры популяции – непрерывном описании.

Непрерывные модели возрастной структуры оперируют не с численностями отдельных групп, а с непрерывной функцией распределения организмов по возрастам. Уравнение для плотности функции распределения было впервые получено Мак-Кендриком в 1926 г., а затем “переоткрыто” фон Ферстером в 1959 г. и носит его имя. Это уравнение представляет собой дифференциальную форму закона сохранения числа особей. В уравнении две независимые переменные: время t и возраст τ , который отсчитывается с момента рождения особи. $n(t, \tau)d\tau$ – количество особей, имеющих возраст в интервале $[\tau, \tau + d\tau]$. Общее число особей всех возрастов в момент времени t определяется интегралом

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(t, \tau) d\tau.$$

Уравнение Ферстера имеет вид

$$\frac{\partial n(t, \tau)}{\partial t} + \frac{\partial n(t, \tau)}{\partial \tau} = -[D(t) + \omega(t, \tau)]n(t, \tau) \quad (6.4.9)$$

с начальным условием

$$n(0, \tau) = g(\tau). \quad (6.4.10)$$

В уравнении (6.4.9) слева стоит полная производная dn/dt , при этом учтено, что $d\tau/dt = 1$. В правой части – члены, которые описывают процессы, приводящие к изменению числа клеток данного возраста. Убыль клеток может быть вызвана разными причинами: смертностью, миграцией. Для проточной культуры микроорганизмов всеми этими процессами можно пренебречь по сравнению с протоком клеток через культиватор. Скорость протока $\mathcal{D}(t)$ не зависит от возраста клеток, но может зависеть от времени.

Член $-\omega(t, \tau)u(t, \tau)$ описывает убыль клеток из данного интервала возрастов при делении на дочерние со скоростью ω . Прирост численности в результате размножения происходит в нулевой возраст и войдет в граничное условие при $\tau = 0$:

$$n(t, 0) = k \int_0^{\infty} n(t, \tau') W(t, \tau') d\tau'. \quad (6.4.11)$$

Здесь k – число потомков в одном акте размножения, $W(t, \tau') d\tau'$ – вероятность размножения родительского организма в возрасте $[\tau', \tau' + d\tau']$, равная удельной скорости размножения:

$$W(t, \tau) d\tau = \omega(t, \tau) dt, \quad \omega = W \frac{d\tau}{dt} = W.$$

Если родительские клетки остаются в популяции после размножения (дрожжи), то $W(t, \tau)$ – плотность безусловной вероятности деления в возрасте τ (функция распределения возрастов деления). Если же клетки выбывают из своего возраста после деления (водоросли, бактерии), то $W(t, \tau)$ – плотность условной вероятности разделится в возрасте τ , если клетка дожила до этого возраста, не разделившись.

В интегродифференциальном виде уравнение Форстера для общего числа клеток в случае, когда каждая клетка делится на k дочерних, имеет вид

$$\frac{dN(t)}{dt} = -\mathcal{D}(t)N(t) + (k - 1) \int_0^{\infty} n(t, \tau) \omega(t, \tau) d\tau. \quad (6.4.12)$$

Если родительские особи не выбывают из популяции, это уравнение справедливо для случая, когда одновременно образуется $(k - 1)$ дочерних клеток.

Решение уравнений (6.4.9)–(6.4.12) – достаточно сложная задача. Наиболее хорошо изучены стационарные возрастные распределения числа клеток. При этом установлено, что стационарные распределения возможны лишь при определенных соотношениях

между характеристиками популяции (законом распределения возрастов деления) и внешними условиями. Для моноциклической популяции (все особи делятся только в определенном возрасте) соотношение между возрастом деления и скоростью потока имеет вид (Степанова, 1985)

$$TD = \ln k.$$

Подобное соотношение существует и при более реалистических предположениях о законе размножения, например когда период репродукции распределен случайно около некоторого среднего значения. Однозначная взаимосвязь характеристик возрастной структуры с характеристиками среды подтверждает важную регуляторную и адаптивную роль возрастных распределений популяции.

Имеются модели, описывающие распределение клеток по размерам и массам. Их легче сопоставлять с экспериментальными данными, так как имеются экспериментальные методы определения размеров клеток. В настоящее время активно разрабатываются методы микроизмерений, позволяющие определять и другие параметры отдельных клеток (например, фотосинтетическую активность и содержание хлорофилла в водорослях). Также все большее распространение получают методы автоматизации эксперимента, дающие возможность изучать характеристики сотен и тысяч отдельных микроорганизмов и строить соответствующие распределения признаков отдельных особей. Информация об эволюции этих распределений предоставит новые оценки состояний микробных популяций, как искусственно культивируемых, так и природных. Примером могут служить оценки состояний популяций планктона в морях и океанах или почвенных микроорганизмов. Несомненно, метод "изучения эволюции распределений" может здесь быть весьма эффективным. Однако предстоит еще большая работа по решению чисто математических и методических вопросов.

6.5. СВЯЗЬ БИОХИМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЕТАБОЛИЗМА МИКРООРГАНИЗМОВ И КИНЕТИКИ РОСТА МИКРОВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Все рассмотренные нами до сих пор модели являются модификациями модели Моно. Обоснованием их применения служит представление о том, что скорость роста микроорганизмов лимитируется одной из ферментативных реакций, скорость которой может быть записана по формуле Михаэлиса—Ментен, по форме совпадающей с формулой Моно. Таким образом, теория "узкого места", или "бутылочного горлышка", позволила строить модели

роста микроорганизмов уже в 50–60-е гг., когда было очень мало известно о биохимии и регуляции процессов роста и размножения. В последние два десятилетия построены метаболические карты многих микроорганизмов, установлены регулирующие механизмы размножения, роста и отмирания клеток. В частности, установлено, что узкое место в цепи метаболических реакций и тип регуляции могут меняться в процессе культивирования. Соответственно должны меняться параметры и сама структура модели.

Еще одно ограничение рассмотренных выше моделей в том, что они не сегрегированные, т.е. не учитывают существования отдельных клеток. Такие модели не могут описывать, например, влияние геометрии клетки на ее рост. Только в сегрегированных моделях можно учесть такие свойства клетки, как размер, форма, возраст. Эти параметры связаны с биохимическими процессами внутри клетки. Попытки создания моделей, учитывающих и структуру клеток и сегрегацию, приводят к сложным системам многих уравнений и могут быть реализованы только на мощных ЭВМ. При этом важно правильно задать связь между структурной моделью отдельной клетки и моделью клеточной популяции, параметры которой соответствуют наблюдаемым в культуре.

Предложенные в последние годы модели включали различное число частей или компонент биомассы с более или менее подробным учетом внутриклеточных биохимических процессов. Теоретически можно допустить неограниченное число компонент, но это повлечет за собой трудности и вычислительного характера, и экспериментальной проверки моделей. Необходимо разумное ограничение числа компонент. Например, Roels, Kossen (1978) считают необходимым выделить пять различных групп механизмов метаболизма клетки, учитываемых при структурном моделировании. Это – образование материала клетки, катаболические пути, анаболический путь, баланс органических фосфатов и синтез ферментов.

В 1966 г. Хейнметц (Heinmets, 1966) предложил модель клетки, включающую 19 дифференциальных уравнений. В модели рассматривали аминокислотный пул, пул нуклеотидов для синтеза РНК, обобщенный пул внутриклеточных метаболитов, суммарный белок, РНК-полимеразу, гены для синтеза РНК, РНК (2 типа), мРНК и тРНК. В модели решался вопрос о реакции клетки на изменения во внешней среде и о переходе клетки от нормального роста к аномальному. Впоследствии Девисон (Davison, 1975) успешно применил эту модель для описания роста клетки *E. coli* при Mg^{++} -голодании.

Вайнберг с соавт. (Weinberg et al., 1971) построили одну из первых сложных моделей клетки *E. coli*. Переменными модели были концентрации материала клеточной стенки, ДНК, РНК, тРНК, рибосом, белка, аминокислот, предшественников клеточной стенки, нуклеотидов, АТФ, АДФ, общего пула глюкозы и

других метаболитов, составляющих ее производные. Для описания системы использовались дифференциальные уравнения и Булева алгебра (алгебра множеств). Скорость наработки аминокислот из глюкозы считали пропорциональной произведению концентраций глюкозы, АТФ и фермента. Активность фермента описывали с помощью Булевых уравнений. Рост объема клетки предполагали экспоненциальным. Константы скоростей оценивали по литературным данным.

Шулер с соавт. (Shuler et al., 1979) разработали подробную структурную модель роста клетки *E. coli*, содержащую 14 переменных компонентов клетки. Моделировали скорость роста, время синтеза ДНК, форму и размер клетки, ее состав, реакцию этих величин на изменение внешней среды (например, концентрацию глюкозы-субстрата). Кинетические константы оценивали из независимых экспериментов на экспоненциально растущих клетках.

В дальнейшем модель была расширена, введены дополнительные параметры для более точного учета синтеза РНК и его регуляции, энергетических затрат клетки, моделирования систем, контролирующих транскрипцию и трансляцию.

Построение модели включало следующие этапы.

1. Представление клеточных компонент в виде переменных моделей.

2. Написание псевдохимических реакций для выведения стехиометрических соотношений в клетке.

3. Описание кинетических связей, отражающих общие зависимости основных метаболических путей.

4. Введение в структуру модели метаболических управляющих систем, использующих только концентрации химических компонент в качестве сигналов.

5. Оценка многочисленных кинетических и стехиометрических параметров из независимых экспериментов на клетках, растущих экспоненциально на комплексной или минимальной среде.

После предварительной работы записывали уравнения для скоростей изменения каждой клеточной компоненты. Сравнение результатов моделирования с экспериментом показало, что модель дает правильные количественные прогнозы по изменению состава клетки, ее размера, формы, времени синтеза хромосомы в ответ на изменение содержания глюкозы в среде.

Для моделирования асинхронной культуры клеток *E. coli* Домах и Шулер (Domach, Shuler, 1984) рассмотрели популяцию как конечное число (225) взаимодействующих одиночных машинных клеток, распределенных по возрастам. Значения концентраций модельных компонент для машинной клетки данного возраста задавали из одноклеточной структурной модели. Эта же модель была использована для описания анаэробного роста популяции клеток *E. coli* в условиях хемостата.

При современном состоянии микробиологической науки необходимость учитывать биохимические сведения при построении кинетической модели очевидна. Однако здесь встает вопрос: сколько и какие именно компоненты клетки следует выбрать в качестве переменных модели? Практически во всех существующих моделях этот выбор в большой мере произволен. "Алгоритмизировать" задачу удалось Л.Н. Дроздову-Тихомирову, Н.Т. Рахимовой при построении модели культуры метанолсваивающих дрожжей. Работа по формулировке модели разбивается на два этапа. Построена схема энергетического и материального обмена и записаны стехиометрические уравнения синтеза промежуточных метаболитов на пути усвоения метанола у дрожжей, таких, как аминокислоты, нуклеотиды компоненты клеточной стенки и мембран. Эти соединения в свободном и полимерном виде составляют практически всю сухую биомассу клетки.

Стехиометрическая модель представляется в виде канонической задачи линейного программирования. Вся совокупность биохимических реакций, возможных в дрожжевой клетке, записывается в виде матрицы, характеризующей их стехиометрию. Скорость реакции, описываемой i -й строкой матрицы A , характеризуется числом актов этой реакции в единицу времени x_i . Тогда в стационарном состоянии уравнение баланса образования – расхода j -го метаболита запишется в виде уравнения

$$\sum_{i=1}^{N+k} a_{ij} x_i + f_j = 0, \quad j = 1, \dots, M. \quad (6.5.1)$$

Здесь a_{ij} – элемент матрицы A , показывающий, какое число молекул j -го метаболита расходуется или образуется в одном акте i -й реакции. Обратимая реакция описывается двумя строками, одна из которых получается умножением другой на -1 . N – число типов ферментативных реакций, возможных в системе, из них k обратимы. M – полное число метаболитов в системе, f_j – выходной поток j -го метаболита, выраженный в количестве молекул на клетку данного метаболита за время генерации. Зная одномерный состав биомассы клетки, ее среднюю массу, можно рассчитать выходные потоки f_j .

В стехиометрической модели для дрожжевой клетки, растущей на метаноле, учитывали 220 реакций (N), из них 185 (K) обратимы, с участием 217 (M) метаболитов.

Система (6.5.1) дополняется условиями

$$x_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, N + K. \quad (6.5.2)$$

Для нахождения максимального значения конверсии метанола в биомассу (экономического коэффициента) необходимо найти минимальное значение потока метанола в клетку $\min(x_1)$, допустимое системой уравнений (6.5.1) с ограничениями (6.5.2).

Проведенный расчет предельного значения экономического коэффициента для различного ферментного состава клетки – различного числа молекул НАДН на пути окисления метанола до $\text{CO}_2(n)$ и различного числа точек сопряжения в дыхательной цепи – дал величину 0,56 г сухой биомассы/г потребленного метанола. При этом, если в окислении метанола участвует НАД-зависимая метанолгидрогеназа, т.е. число молекул НАДН на пути окисления метанола до углекислого газа увеличивается от двух до трех, теоретический предел экономического коэффициента достигает 0,73 г биомассы/г метанола.

Результаты расчета и анализ распределения потоков указывают пути возможного повышения экономического коэффициента, в частности введение фермента метанолгидрогеназы должно приводить к повышению его величины почти на 25%. Результаты подтверждаются экспериментально.

Второй этап работы представляет собственно построение кинетической модели. Располагая картиной распределения потоков превращения углерода в системе клетки, полученной с помощью стехиометрической модели, можно существенно сократить число переменных. При этом важно сохранить количественные связи, полученные на стехиометрической модели и построить редуцированную кинетическую модель, учитывающую основные биохимические процессы в клетке. Были сделаны следующие предположения.

1. Скорость суммарного синтеза белка определяется внутриклеточным пулом аминокислот, при этом фактически зависит от уровня лишь одной лимитирующей аминокислоты этого пула.

2. Кинетические закономерности ферментативных процессов внутри клетки описываются выражениями типа Михаэлиса—Ментен.

3. Транспорт субстрата (метанола) из среды в клетку и из клетки в среду может описываться выражениями типа Михаэлиса либо диффузией.

4. Скорость синтеза любого индивидуального белка в клетке пропорциональна произведению частоты инициации транскрипции соответствующего оперона на скорость суммарного синтеза белка.

Интегральная схема превращения метанола в биомассу, положенная в основу модели, представлена на рис. 6.13.

Введены следующие обозначения: y_1 – концентрация метанола в среде; y_2 – концентрация кислорода; y_3 – концентрация метанола внутри клетки; y_4 – концентрация формальдегида внутри клетки; y_5 – концентрация лимитирующей аминокислоты внутри клетки; y_6 – количество фермента E_1 (алкогольоксидазы) в клетке; y_7 – количество фермента E_2 (формальдегиддегидрогеназы) в клетке; y_8 – количество ассимилирующего фермента E_3 в клетке; y_9 – внутриклеточная концентрация АТФ; y_{10} – число живых клеток в

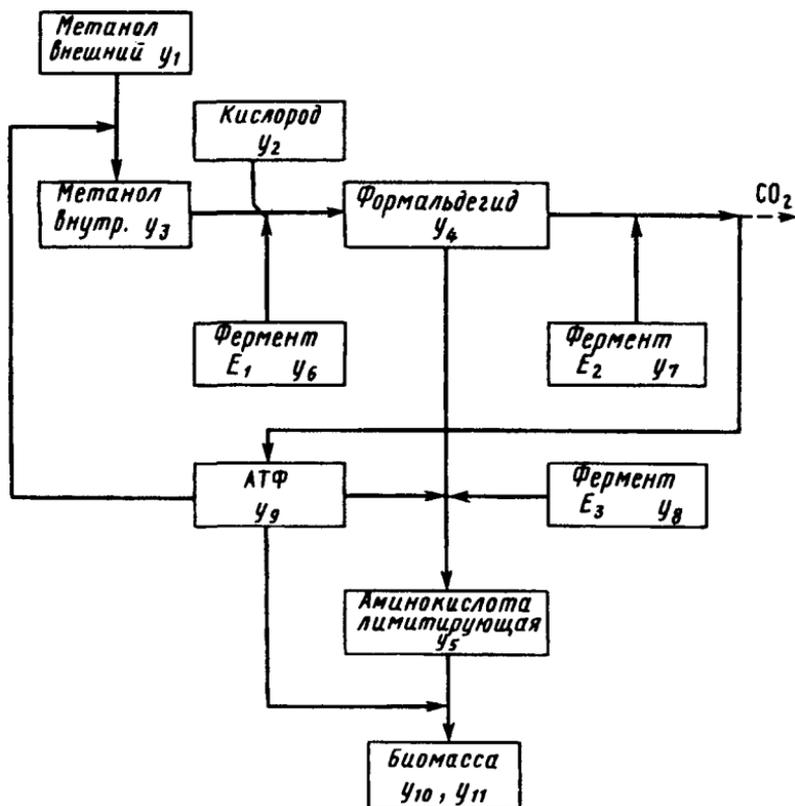


Рис. 6.13. Интегральная схема превращения метанола в биомассу, положенная в основу кинетической модели (Рахимова, 1987)

одном литре; y_{11} – суммарное число клеток в одном литре; D – скорость потока; v_0 – объем клетки; y_1^0 – начальная концентрация метанола в среде; y_2^0 – начальная концентрация кислорода в среде.

Все сказанное выше относится к модели роста отдельной клетки. Для построения популяционной модели необходимо установить связь между удельной скоростью роста популяции и скоростью роста одной клетки. Ввиду важности этого соотношения приведем его вывод полностью (Рахимова, 1988).

Пусть $n(t, m)$ – количество клеток в единице объема, имеющих в момент t массу в интервале $[m, m + dm]$. Общее число клеток в единице объема $N(t)$ равно

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(t, m) dm. \quad (6.5.3)$$

Введем $P(t, m)$ – нормированное распределение клеток по массам:

$$\int_0^{\infty} P(m) dm = 1. \quad (6.5.4)$$

Тогда можно записать

$$n(t, m) = \rho(m)N(t). \quad (6.5.5)$$

Предположим, убыль клеток происходит только за счет естественной гибели с удельной скоростью β . Прибывание клеток происходит за счет отделения родительской клетки, только когда клетка достигает некоторой критической массы $m_{кр}$, это обстоятельство войдет в граничное условие.

Пусть $n(t - dt, m - dm)$ – число клеток в единице объема, имеющих массу в интервале $m - dm$, m в момент $t - dt$, тогда

$$n(t, m) - n(t - dt, m - dm) = -n(t - dt, m - dm)\beta dt. \quad (6.5.6)$$

В то же время

$$n(t, m) = n(t - dt, m - dm) + \frac{\partial n}{\partial t} dt + \frac{\partial n}{\partial m} dm. \quad (6.5.7)$$

Из (6.5.6) и (6.5.7), пренебрегая членами второго порядка малости, будем иметь

$$\frac{\partial n}{\partial t} dt + \frac{\partial n}{\partial m} dm = -n(t, m)\beta dt, \quad (6.5.8)$$

или

$$\frac{1}{w} \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial m} = -\frac{1}{w} n(t, m)\beta, \quad (6.5.9)$$

где $w = dm/dt$ – скорость роста клетки.

Подставляя (6.5.5) в (6.5.9), получим

$$\frac{1}{N} \frac{\partial N(t)}{\partial t} \rho(m) + w \frac{\partial \rho}{\partial m} = -\rho(m)\beta, \quad (6.5.10)$$

или

$$\mu \rho + w d\rho/dm = -\rho(m)\beta, \quad (6.5.11)$$

где $\mu = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ – удельная скорость роста популяции.

После преобразований имеем

$$\frac{1}{\rho(m)} d\rho = -\frac{\mu + \beta}{w} dm.$$

Интегрируя последнее уравнение, получим

$$\rho(m) = \rho_0 e^{-\frac{\mu+\beta}{w}m}. \quad (6.5.12)$$

Учитывая условие нормировки, распределение клеток по массам имеет вид

$$\rho(m) = \frac{\mu + \beta}{w} \exp\left(-\frac{\mu + \beta}{w}m\right).$$

Для простоты соотношения между скоростью роста клетки w и скоростью роста популяции μ введем два предположения:

1) все клетки делятся точно пополам по достижении некоторой критической массы $m_{кр}$, время деления равно θ ;

2) распределение клеток по массам при делении клеток не меняется:

$$\begin{aligned} \rho(m_{\min}) &= 2\rho(m_{\max}), \\ m_{\min} &= (m_{кр} + \theta w)/2; \quad m_{\max} = m_{кр} + \theta w. \end{aligned}$$

Отсюда

$$\frac{\mu + \beta}{w} \exp\left(-\frac{\mu + \beta}{w} \cdot \frac{m_{кр} + \theta w}{2}\right) = 2 \frac{\mu + \beta}{w} \exp\left(-\frac{\mu + \beta}{w}(m_{кр} + \theta w)\right).$$

После несложных преобразований получим

$$\mu = \frac{2w \ln 2}{m_{кр} + \theta w} - \beta, \quad (6.5.13)$$

а удельная скорость роста популяции без учета гибели клеток

$$\alpha = \frac{2 \ln 2 w}{m_{кр} + \theta w}. \quad (6.5.14)$$

Общая модель роста хемостатной культуры метанолсваивающих дрожжей (схема рис. 6.11) представляет собой систему 11 дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} &= (y_1^0 - y_1)\mathcal{D} - (f_i - f_e)y_{10}, \\ \frac{dy_2}{dt} &= (y_2^0 - y_2)\mathcal{D} + k_0(C_H - y_2) - f_{02}, \\ \frac{dy_3}{dt} &= [F(f_i - f_e) - F_1 y_6]/v_0, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dy_4}{dt} &= (F_1 y_6 - F_2 y_7 - F_3 y_8)/v_0, \\
\frac{dy_5}{dt} &= (\gamma_1 F_3 y_8 - \gamma_2 w)/v_0, \\
\frac{dy_6}{dt} &= v_1 w - y_6 d_1, \\
\frac{dy_7}{dt} &= v_2 w - y_7 d_2, \\
\frac{dy_8}{dt} &= v_3 w - y_8 d_3, \\
\frac{dy_9}{dt} &= [\kappa_1 F_2 y_7 - \kappa_2 F_3 y_8 - \kappa_3 (f_i - f_e)]/v_0, \\
\frac{dy_{10}}{dt} &= (\alpha - \beta) y_{10} - \mathcal{D} y_{10}, \\
\frac{dy_{11}}{dt} &= \alpha - y_{10} - \mathcal{D} y_{11}.
\end{aligned} \tag{6.5.15}$$

Общий вид системы уравнений может быть применен для описания жизнедеятельности клеток микроорганизмов разных видов. Для метанолусваивающих дрожжей функции в правых частях детализированы.

f_i - скорость транспорта метанола из среды в клетку: $f_i = \frac{f_i^m y_1 y_9}{(y_1 + k_{m1})(y_9 + k_{m9})}$. Предполагается, что транспорт метанола в клетку - активный. f_e - скорость транспорта метанола из клетки в среду: $f_e = \frac{f_e^m y_3 y_9}{(y_3 + k_{m3})(y_9 + k_{m9})}$, для случая диффузии $f_e = f_e'(y_3 - y_1)$; $f_{02} = F_1 y_6 + F_2 y_7$. Реакции превращений формальдегида и аминокислот также ферментативные:

$$\begin{aligned}
F_1 &= \frac{F_1^m y_2 y_3}{(y_3 + k_{m3})(y_2 + k_{m2})}, \\
F_2 &= \frac{F_2^m k_i y_4 y_2}{(y_4 + k_{m4})(y_2 + k_{m2})(y_9 + k_i)}, \\
F_3 &= \frac{F_3^m y_4 y_9}{(y_4 + k_{m4})(y_9 + k_{m9})}.
\end{aligned}$$

Удельная скорость роста отдельной клетки

$$w = \frac{w_0 y_5 y_9}{(y_5 + k_{m5})(y_9 + k_{m9})}.$$

Скорость роста популяции выражается формулой (6.5.14). γ_1 - доля потока ассимилирующего формальдегида, приходящаяся на

синтез лимитирующей аминокислоты, γ_2 - доля потока лимитирующей аминокислоты в синтезируемом белке клетки.

Фермент первичного превращения метанола E_1 (алкогольоксидаза) индуцируется метанолом. Предполагается, что влияние индуктора метанола y_3 на скорость образования фермента E_1 можно представить в виде функции

$$v_1 = v_1^0 \frac{A_1 y_3^2 + C_1}{A_2 y_3^2 + C_2},$$

где A_1, A_2, C_1, C_2 - константы. Ферменты E_2 и E_3 считаются конститутивными, поэтому v_2 и v_3 - константы, d_1, d_2, d_3 - вероятности распада соответствующих ферментов.

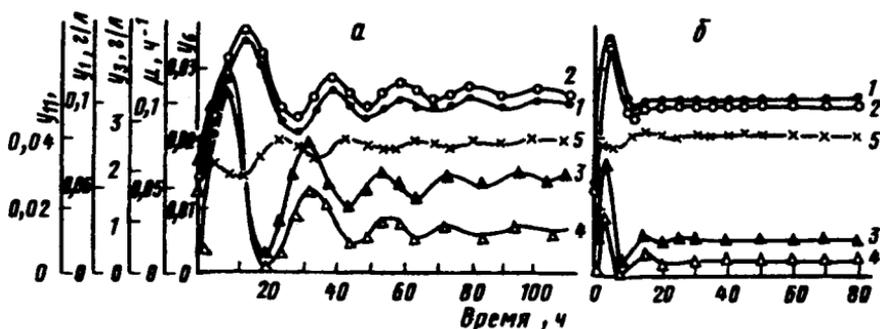


Рис. 6.14. Кинетика изменений внутриклеточного уровня алкогольоксидазы y_0 (1), мгновенной удельной скорости роста μ (2), внутриклеточной y_3 (3) и остаточной y_1 (4) концентраций субстрата, суммарной биомассы (числа клеток y_{11} (5) в модели (6.5.15) во время переходного процесса при изменении скачком скорости протока от $D = 0,05 \text{ ч}^{-1}$ к $D = 0,1 \text{ ч}^{-1}$ при значениях констант: а - $C_2 = 20 \text{ г}^2/\text{м}^2$; $V_1^0 = 0,01$; $K_{m3} = 0,1 \text{ г/л}$; б - $C_2 = 20 \text{ г}^2/\text{м}^2$; $V_1^0 = 0,05$; $K_{m3} = 0,1 \text{ г/л}$ (Рахимова, 1985)

На рис. 6.14 представлены результаты исследования динамического поведения модели - переходные процессы, наблюдаемые в эксперименте при скачкообразном изменении скорости протока. В этом случае в проточной культуре возникают затухающие колебания. Расчет показал, что существование таких колебаний связано с взаимодействием внутриклеточных процессов с проточной средой хемостата и может быть снято регулированием скорости протока.

Мы намеренно столь подробно остановились на модели метанолусваивающих дрожжей, чтобы показать, как биохимические знания и кинетические модели в совокупности могут служить практическим целям микробиологической промышленности. Давать путь увеличения эффективности производства - повышения

экономического коэффициента, рекомендовать способы оптимизации переходных процессов – ликвидации нежелательных колебаний. Структурное моделирование микроорганизмов имеет самые широкие теоретические и практические перспективы.

6.6. ОПТИМАЛЬНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ПРОЦЕССАМИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Выбор оптимального технологического режима при выращивании микроорганизмов только путем опытного изучения процесса – задача, практически невыполнимая. Лишь современные математические методы исследования сложных систем позволяют учитывать влияние многих факторов и осуществлять теоретическую оптимизацию процесса.

При промышленном культивировании задача оптимизации состоит в первую очередь в повышении производительности установок. Если целевым продуктом является биомасса, производительность измеряется выходом биомассы с единицы объема культиватора в единицу времени. При непрерывном культивировании по типу хемостата после достижения стационарного режима работы эта величина постоянна. Производительность такого культиватора равна потоку биомассы на выходе (Романовский и др., 1975):

$$\omega = x \cdot D. \quad (6.6.1)$$

Для модели Моно, рассмотренной в §6.1, безразмерная производительность выражается в виде

$$\omega = \bar{x}D = D[y_0 - D/(1 - D)]. \quad (6.6.2)$$

На рис. 6.15 приведено семейство кривых при различных входных концентрациях. Для заданного значения y_0 производительность достигает максимального значения

$$\omega_{\max} = (\sqrt{1 + y_0} - 1)^2 \quad (6.6.3)$$

при

$$D = D_m = 1 - \sqrt{1/(1 + y_0)}. \quad (6.6.4)$$

Таким образом, в рамках модели Моно входная концентрация лимитирующего субстрата должна выбираться максимально возможной, а затем по формуле (6.6.4) находится оптимальное значение скорости протока, соответствующее максимальной скорости производительности.

Для моделей, учитывающих субстратное угнетение (6.1.21) и продуктивное угнетение (6.1.22), значения максимальной производительности также растут при $y_0 \rightarrow \infty$. Однако для модели с субстратным угнетением существует область гистерезиса – возможны

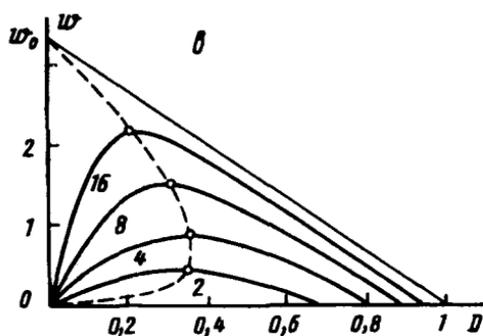
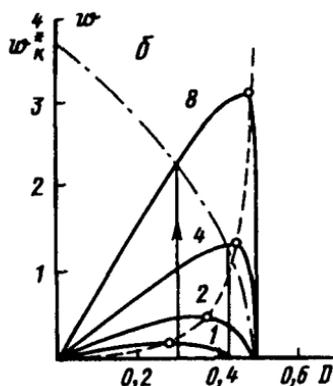
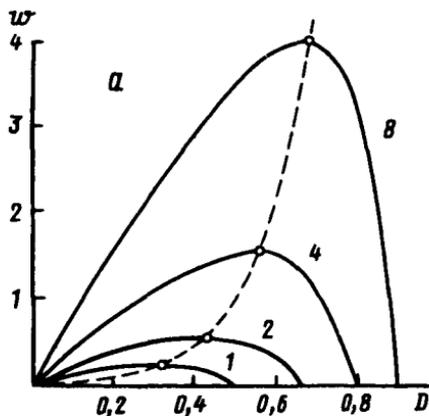


Рис. 6.15. Производительность проточного культиватора в зависимости от скорости протока. Цифры на кривых означают значение параметра y_0 . Пунктирные кривые соединяют точки максимумов: а – модель Моно, б – модель с учетом субстратного подавления ($\gamma = 0,27$), в – модель с учетом продуктного ингибирования Моно-Иерусалимского ($\kappa = 0,3$) (Степанова цит. по Романовский и др., 1985)

два стационарных состояния при одной и той же скорости протока (рис. 6.15,б). В модели с продуктным угнетением максимум производительности стремится к конечной величине (рис. 6.15,в).

В реальных культиваторах на переменные и параметры накладываются некоторые ограничения. Обычно скорость протока, а также входная концентрация субстрата не могут превышать определенных величин в силу технологических условий. Большие некоторых критических концентрации биомассы в культиваторе приводят к перерождению культуры. При всех этих ограничениях с математической точки зрения оптимизация процесса культивирования сводится к решению задачи управления в допустимой области динамических переменных.

Рассмотрим простейшую постановку такой задачи для модели Моно (Романовский и др., 1975)(6.1.8) в безразмерных переменных. Для упрощения предположим, что скорость протока не ограничена:

$$D_{\max} \gg D_v = y_0 / (1 + y_0).$$

Ограничения накладываются на входную концентрацию субстрата, которая не может превышать определенной величины:

$$0 \leq y_0 \leq y_{0m}, \quad (6.6.5)$$

и на динамические переменные:

$$0 \leq x \leq x_k, \quad (6.6.6)$$

$$0 \leq y \leq y_k. \quad (6.6.7)$$

На фазовой плоскости переменных x, y неравенства (6.6.6), (6.6.7) определяют допустимую область в виде прямоугольника. Неравенство (6.6.5) задает ограничение на сумму переменных $x + y = y_{0m}$ и область на плоскости x, y в виде треугольника. Пересечение этих областей задает допустимую область, заштрихованную на рис. 6.16.

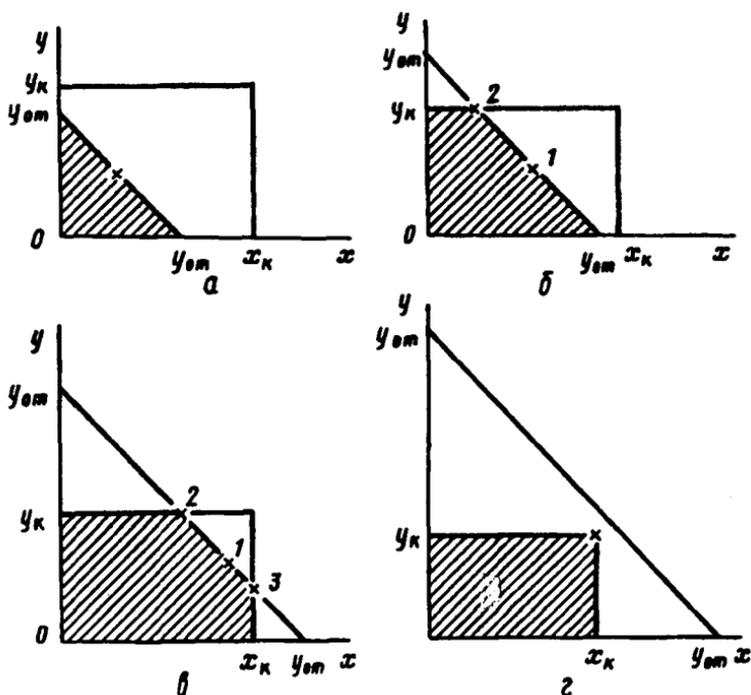


Рис. 6.16. Различные случаи ограничений, наложенных на переменные x и y ($x_k > y_k$). Допустимые области заштрихованы. Звездочками отмечены возможные точки достижения максимума производительности (Степанова из Романовский и др., 1985)

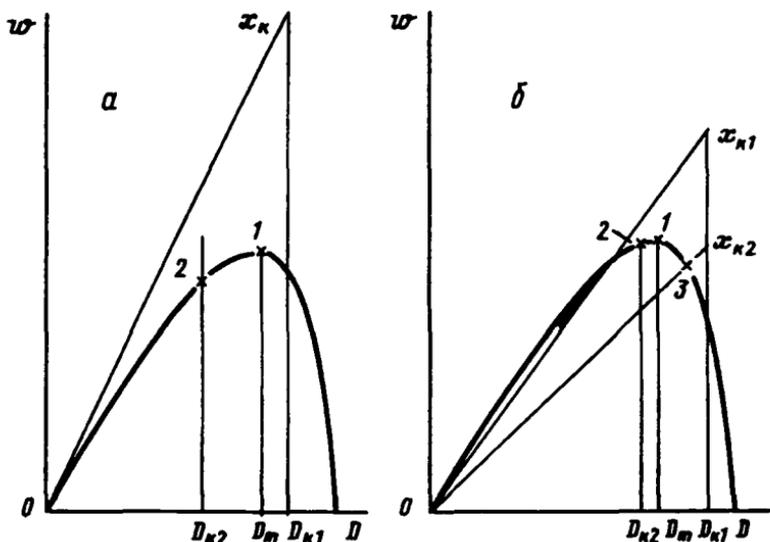


Рис. 6.17. Возможные положения границ допустимой области. Цифрами и звездочками отмечены значения максимальной производительности: а - $y_k < y_{0m} < x_k$, б - $x_k < y_{0m} < x_k + y_k$ (Степанова из Романовский и др., 1985)

В зависимости от соотношений между y_k и y_{0m} могут быть четыре различные формы допустимой области (рис. 6.16, а-г).

В случае "а" ($y_{0m} < y_k$) треугольник заключен внутри прямоугольника, и максимум производительности будет в тах кривой $\omega(D)$ при $y = y_{0m}$ (см. рис. 6.16, а, формулы (6.6.3), (6.6.4)).

В случае "б" ($y_k < y_{0m} < x_k$) допустимая область - трапеция. ω_{\max} достигается здесь либо внутри отрезка прямой (точка 1 на рисунке), либо в точке 2 на пересечении прямых $y = y_k$ и $x + y = y_{0m}$. На рис. 6.17 приведены два типа зависимостей производительности ω от скоростей потока D , при которых реализуются эти два варианта. Жирная кривая здесь определяет $\omega(D)$ при $y = y_{0m}$. Ограничительные линии $x = x_k$ представляют собой прямые, исходящие из начала координат ($\omega = Dx$). При $D = 0$ $d\omega/dD = y_0$ и прямая $x = x_k$ не пересекает кривую $\omega(y_{0m}, D)$.

Линиям $y = y_k$ на плоскости $x = x_k$ соответствуют вертикальные прямые $D = D_k = y_k / (1 + y_k)$. В зависимости от соотношения D_k и D_m допустимая область может включать ($D_{k1} > D_m$) или не включать ($D_{k2} < D_m$) максимум кривой $\omega(D)$. В первом случае тах ω достигается внутри допустимой области при $D = D_m$, во втором - на границе $D = D_{k2}$.

В случае "в" $x_k \leq y_{0m} \leq x_k + y_k$. В отличие от предыдущего величина x_k здесь также может ограничивать область значений скоростей потока. Граница допустимой области состоит из трех

отрезков. Соответствующий график $\omega(D)$ и ограничивающие прямые $\omega = D x_k$, $D_k = \frac{y_k}{1+y_k}$ представлены на рис. 6.17, б. Возможны три случая: 1) $\max \omega$ достигается в максимуме кривой $\omega(y_{0m}, D)$ при $D = D_m$; 2) на границе $D_k = y_k/(1+y_k)$; 3) на другой границе допустимых скоростей потока D

$$D(x_{k2}) = (y_{0m} - x_{k2}) / (y_{0m} + 1 - x_{k2})$$

(точки 1-3 на рис. 6.17).

Случай "Г": ($y_{0m} \geq x_k + y_k$). Ограничения на входную концентрацию субстрата здесь не существенны. Допустимая область – прямоугольник x_k, y_k на плоскости x, y и треугольник $\omega = x_k D$, $D = D_k = y_k/(1+y_k)$ на плоскости ω, D . $\max \omega$ достигается в вершине допустимого прямоугольника:

$$\omega_{\max} = x_k y_k / (1 + y_k); \quad y_0 = x_k + y_k; \quad D = y_k / (1 + y_k).$$

Изложенный нами способ нахождения оптимальных режимов культивирования использован Н.В. Степановой (см. Романовский и др., 1975) для решения этой и более сложных задач оптимизации.

Одна из важнейших проблем управления биотехнологическими системами – стабилизация процесса. Известно, что в промышленном культиваторе переходные процессы могут продолжаться сутками и иметь характер колебаний биомассы с большой амплитудой, что чрезвычайно затрудняет процесс культивирования. Поэтому актуальной задачей управления является задача наивысшего вывода системы в стационарный режим. Эффективным методом для этого служит применение принципа максимума (Понтрягин, 1966). Напомним также, что решение задачи управляемости системы, т.е. строгое математическое доказательство существования хотя бы одного (не обязательно оптимального) управления, которое переводит объект в требуемую точку, выполнено лишь для линейных систем. Большинство же моделей процессов культивирования микроорганизмов нелинейные. Поэтому применение к ним принципа максимума (или другого оптимизационного критерия) не вполне обосновано.

Здесь мы представим математически корректное решение задачи наискорейшего выхода в стационар для простейшей модели Моно из книги (Заславский, Полуактов, 1988).

Рассматривается система, изученная нами в 6.1:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu(S)x - Dx, \\ \frac{dS}{dt} &= g\mu(S)x - Dx + DS_p. \end{aligned} \tag{6.6.8}$$

Предполагается, что $g = 1$. Это условие легко выполнить, сделав замену переменной: $gx = y$. В качестве управляющего параметра используем концентрацию подаваемого в реактор субстрата: $S_p \in [0, a]$. Пусть \bar{S}, \bar{x} – стационарные концентрации субстрата и биомассы, причем при $S_p^0 < a$ выполняется условие $p(S_p^0) > \mathcal{D}$, т.е. условие невымывания. В этом случае стационарное решение существует и единственное. Оно задается выражениями

$$\begin{aligned}\bar{S} &= \mathcal{D}/(1 - \mathcal{D}), \\ \bar{x} &= S_p^0 - \bar{S},\end{aligned}$$

S_p^0 – концентрация субстрата на выходе культиватора.

Областью притяжения этого решения будет весь положительный квадрант фазовой плоскости: $\{x > 0, S \geq 0\}$.

Построим оптимальное управление $S_p(x, S)$, переводящее решение системы (6.6.8) в точку (\bar{x}, \bar{S}) за наименьшее время и удовлетворяющее ограничениям: $0 \leq S_p \leq a$. Поскольку S_p^0 – внутренней точка области допустимых значений, управление можно представить в виде $S_p = S_p^0 + u$, где u изменяется в пределах $-S_p^0 \leq u \leq (a - S_p^0) = u_0$ и, следовательно, меняет знак. Условие достижимости стационарной точки при малых отклонениях от нее гарантируется критерием Калмана

$$\det \begin{bmatrix} 0 & \mathcal{D}\mu'(\bar{S}) \\ \mathcal{D} & -\mathcal{D}(\mathcal{D} + g\mu'(\bar{S})\bar{x}) \end{bmatrix} \neq 0, \quad (6.6.9)$$

который выполняется. Следовательно, оптимальное управление существует. Для его отыскания воспользуемся принципом максимума.

Найдем значения, которые может принимать оптимальное управление. Выпишем гамильтониан системы

$$H = \psi_1[\mu(S) - \mathcal{D}] + \psi_2[-\mu(S) - \mathcal{D}] + \psi_2 \mathcal{D} S_p^0 + \psi_2 \mathcal{D} u. \quad (6.6.10)$$

Из принципа максимума следует, что при $\psi_2 \neq 0$ оптимальное управление принимает лишь два значения:

$$u = \begin{cases} -S_p^0, & \text{если } \psi_2 < 0, \\ u_0, & \text{если } \psi_2 > 0. \end{cases} \quad (6.6.11)$$

Найдем число изменений величины управления u , называемое числом переключений управления. Из формулы (6.6.11) видно, что число переключений равно числу перемен знака функции $\psi_2(t)$. Рассмотрим поведение $\psi_2(t)$ при движении точки $(x(t), S(t))$

вдоль оптимальной траектории. Для этого выпишем уравнения, которым удовлетворяют вспомогательные переменные ψ_1 и ψ_2 :

$$\frac{d\psi_1}{dt} = -(\mu(S) - \mathcal{D})\psi_1 + \mu(S)\psi_2, \quad (6.6.12)$$

$$\frac{d\psi_2}{dt} = -\frac{\partial\mu}{\partial S}x\psi_1 + \left(\frac{\partial\mu}{\partial S}x + \mathcal{D}\right)\psi_2. \quad (6.6.13)$$

Отсюда следует, что

$$\frac{d}{dt}(\psi_2 - \psi_1) = \left(\mathcal{D} + \frac{\partial\mu}{\partial S}x - \mu\right)(\psi_2 - \psi_1).$$

Разность $\psi_2 - \psi_1 = \varphi(t)$ можно записать в виде

$$\varphi(t) = \psi_2 - \psi_1 = (\psi_2(0) - \psi_1(0)) \exp\left(\mathcal{D}t + \int_0^t \left(\frac{\partial\mu}{\partial S}x - \mu\right) dt\right).$$

Это означает, что функция φ не меняет знак в течение всего движения. Выразим переменную ψ_1 через φ_1 и ψ_2 и подставим в уравнение (6.6.13):

$$\frac{d\psi_2}{dt} = \mathcal{D}\psi_2 + \frac{\partial\mu}{\partial S}x\varphi.$$

Отсюда

$$\psi_2 = \psi_2(0) + \int_0^t \frac{\partial\mu}{\partial S}x\varphi e^{-\mathcal{D}\tau} d\tau.$$

Поскольку $\frac{\partial\mu}{\partial S}(S(H)) \geq 0$ и $x(t) > 0$, ψ меняет знак не более одного раза. Отсюда следует, что оптимальное управление может принимать лишь два значения, заданных формулой (6.6.11).

Чтобы найти окончательный вид оптимального управления, рассмотрим поведение оптимальных траекторий на фазовой плоскости (x, S) . Обозначим L_1 семейство кривых, соответствующих управлению $u = -S_p$. Эти кривые служат траекториями решений системы вида

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\mu(S) - \mathcal{D})x, \\ \frac{dS}{dt} &= -\mu(S)x - \mathcal{D}S \end{aligned} \quad (6.6.14)$$

и соответствует отсутствию подачи субстрата в культиватор.

Уравнение для фазовых траекторий (кривые семейства L_1)

$$\frac{dS}{dt} = -\frac{\mu(S)x + \mathcal{D}S}{(\mu(S) - \mathcal{D})x}. \quad (6.6.15)$$

Проведем на фазовой плоскости (x, S) прямую $S = \bar{S}$, где $\mu(\bar{S}) = \mathcal{D}$. Семейство кривых L_1 ортогонально прямой $S = \bar{S}$, так как тангенс угла наклона вдоль этой прямой $= \infty$. Из монотонности функции $\mu(S)$ и положительности величин $\mu(S)$, x и S следует, что $dS/dx > 0$ при $S < \bar{S}$ и $dS/dx < 0$ при $S > \bar{S}$.

Сложим уравнения системы (6.6.14):

$$\frac{dx}{dt} + \frac{dS}{dt} = -\mathcal{D}(x + S).$$

Видно, что $x + S \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. Кроме того, $\frac{dS}{dt} < 0$, поэтому $S \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$ и, следовательно, $x \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. Итак, решения системы (6.6.14), начинающиеся в области $\Omega\{x > 0, S \geq 0\}$ стремятся к началу координат $(x = 0, S = 0)$ при $t \rightarrow \infty$. Семейство кривых L_1 показано на рис. 6.18, причем точка $(x(t), S(t))$ движется вдоль траектории сверху вниз.

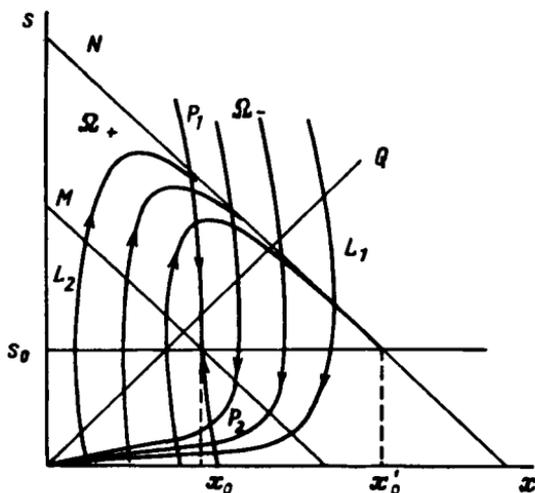


Рис. 6.18. Фазовый портрет для задачи о наискорейшем выведении популяции микроорганизмов в равновесное состояние. L_1, L_2 — семейства траекторий для управлений $u = -S_p$ (система уравнений (6.6.14)) и $u = a - S_p^0$ (система (6.6.16)). P_1, P_2 — линия переключения (Заславский, Полуэктов, 1988)

Отметим специально траекторию, проходящую через точку (\bar{x}, \bar{S}) , ее часть, лежащую выше прямой $S = \bar{S}$, обозначим через P_1 .

Теперь перейдем к изучению оптимальных траекторий, соответствующих управлению $u = u_0$ ($u_0 = a - S_p^0$). Семейство этих кривых обозначим через L_2 , оно задается системой уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\mu(S) - \mathcal{D})x, \\ \frac{dS}{dt} &= -\mu(S)x - \mathcal{D}S + \mathcal{D}(S_p^0 - u_0). \end{aligned} \quad (6.6.16)$$

Траектории L_2 также ортогональны прямой $S = \bar{S}$. Из монотонности функции $p(S)$ следует, что $\frac{dx}{dt} < 0$ при $S < \bar{S}$, поэтому точка $(x(t), S(t))$ движется влево, а при $S > \bar{S}$ производная $\frac{dx}{dt} > 0$ и точка $(x(t), S(t))$ движется вправо.

Рассмотрим кривую P_2 семейства L_2 , при движении по которой точка $(x(t), S(t))$ попадает в стационарное состояние (\bar{x}, \bar{S}) . При $x = \bar{x}$ и $S = \bar{S}$ величина S возрастает, так как $\left. \frac{dS}{dt} \right|_{x=\bar{x}, S=\bar{S}} = u_0 > 0$, и поэтому кривая P_2 входит в точку (\bar{x}, \bar{S}) снизу. Линия P_2 задается монотонно убывающей функцией и пересекает ось $S = 0$.

В (Заславский, Полуэктов, 1988) доказано следующее. Монотонно убывающая кривая P_1, P_2 , состоящая из двух рассмотренных отрезков кривых семейств L_1 и L_2 , разбивает область $\Omega\{x > 0, S \geq 0\}$ на множество Ω_+ , лежащее слева от P_1P_2 , и множество Ω_- , лежащее справа от P_1P_2 . Иными словами, $\Omega = \Omega_+ \cup \Omega_- \cup (P_1P_2)$.

Оптимальное управление задается правилом

$$u = \begin{cases} u_0 & \text{при } (x, S) \in \Omega_+ \cup P_2, \\ S_p^0 & \text{при } (x, S) \in \Omega_- \cup P_1, \end{cases} \quad (6.6.17)$$

т.е. отрезок P_1P_2 образует линию переключения.

Из рис. 6.18 видно, что движения, начавшиеся в области Ω_+ и имеющие управление $u = u_0$, пересекают линию P_1 , так как они стремятся к точке, лежащей в области Ω_- . Движения, начавшиеся в области Ω_- и имеющие управление $u = S_p^0$, пересекают линию P_2 , так как они стремятся к началу координат, лежащему в области Ω_+ . Кривые семейства L_2 могут иметь с линией P_1 не более одной общей точки, а кривые семейства L_1 — также не более одной общей точки с кривой P_2 . Единственный способ попасть в точку (\bar{S}, \bar{x}) , двигаясь вдоль оптимальной траектории и имея не более одного переключения, — это выйти на кривую P_1P_2 и двигаться вдоль нее к стационарной точке.

Таким образом, если начальные значения концентрации биомассы малы (движение начинается в области Ω_+), следует задать максимально возможную концентрацию субстрата (управление $u = u_0, S_p = a$) и двигаться по фазовой кривой семейства L_2 до пересечения с кривой P_1 . Затем следует вообще отключить подачу субстрата (управление $u = -S_p^0, S_p = 0$), в результате чего система по траектории P_1 попадет в заданную стационарную точку. Здесь можно вернуться к начальной входной концентрации S_p^0 .

Если исходными будут большие концентрации биомассы (область Ω_-), вначале следует двигаться по фазовой траектории семейства L_1 , отключив подачу субстрата (управление $u = -S_p^0, S_p = 0$) до пересечения с кривой P_2 . Затем надо увеличить S_p до максимально возможного значения (управление

$u = u_0, S_p = a$), что позволит системе по кривой P_2 перейти в стационарную точку \bar{S}, \bar{x} .

Эти способы управления обеспечат системе наибо́льший выход в заданный режим работы.

Кроме описанного выше режима управления хемостатом в монографии Заславского, Полуэктова (1988) проведено исследование систем культиваторов других типов. Для турбидостатов, в которых поток через реактор включается в моменты, когда измеряемый показатель плотности популяции (например, оптической) превосходит заданное значение, найдены условия существования устойчивого скользящего режима управления, позволяющие вести процесс культивирования при высоких концентрациях субстрата и скоростях разбавления, близких к критическим. Это может существенно увеличить производительность установки.

Изучены также условия стабилизации в культиваторах непрямого управления, когда плотность биомассы влияет не на сам контролируемый параметр, а на его производную. Примером такого устройства является оксигат, в котором измеряется концентрация растворенного кислорода в среде. Предполагается, что скорость потребления кислорода пропорциональна концентрации биомассы.

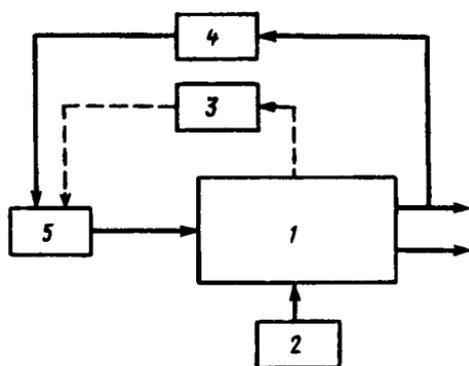


Рис. 6.19. Система непрямого управления для стабилизации численности непрерывной культуры: 1 – реактор, 2 – система подачи кислорода, 3 – датчик концентрации субстрата, 4 – датчик концентрации растворенного кислорода, 5 – дозатор

творения кислорода. Система уравнений для переменных – концентраций субстрата s , биомассы x и кислорода z – имеет вид

$$\begin{aligned} dX/dt &= \mu(s, z)AX - (d + w)X, \\ ds/dt &= -\mu(s, z)GX - (d + w)(s - s_p), \\ dz/dt &= -q(X, s, z) - b(z - z_p). \end{aligned}$$

Структура такой системы изображена на рис. 6.19. В ферментере 1 находится раствор культуры. Измерительный элемент 4 определяет концентрацию кислорода в среде. Дозирующее устройство 5, связанное с контрольным клапаном, измеряет скорость подачи субстрата в ферментер.

Запишем соответствующую модель. Обозначим через z концентрацию кислорода в среде, z_p – концентрацию насыщения кислорода, $q(x, s, z)$ – скорость потребления кислорода клетками, b – скорость рас-

Здесь d – установленная скорость разбавления, w – управление, $d + w$ – фактическая скорость разбавления, A – матрица с неотрицательными диагональными элементами, описывающая структуру размножения клеток культивируемой популяции, $\mu(s, z)$ – удельная скорость роста биомассы. Если функция $\mu = \mu(s)$, т.е. не зависит от z , первые два уравнения можно решать отдельно.

Б.Г. Заславским показано, что контроль лишь за концентрацией кислорода не дает возможности сконструировать управление, обеспечивающее устойчивость стационарного режима при больших возмущениях начальных данных. Для такого управления необходима регистрация концентрации субстрата (пунктирная линия на рис. 6.19). Асимптотическую устойчивость стационарного режима может обеспечить лишь управление переменной структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск, Наука, 1982. 301 с.

Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск, Наука, 1988. 332 с.

Бирюков В.В., Кантере В.М. Оптимизация периодических процессов микробиологического синтеза. М., Наука, 1985. 296 с.

Блохина И.Н., Огарков В.И., Угодчиков Г.А. Управление процессами культивирования микроорганизмов. Горький, Волго-Вятское книжное изд-во, 1983.

Дроздов-Тихомиров Л.Н., Разимова Н.Т. Математическая модель переходных процессов в хемостатной культуре микроорганизмов // Молек. биол. 1985. Т. 19, № 3. С. 751-759.

Дроздов-Тихомиров Л.Н., Разимова Н.Т. О максимальном выходе биомассы метанолусваивающих дрожжей // Микробиология. 1986. Т. 55, Вып. 5. С. 755-786.

Заславский Б.Г., Полуятов Р.А. Управление экологическими системами. М., Наука, 1988. 296 с.

Олешко А.В. Математическая модель роста бактерий с учетом процесса ингибирования продуктами лизиса клеток // Динамика биологических популяций. Горький, 1983. С. 86-93.

Перт С.Дж. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. М., Мир, 1978. 331 с.

Печуркин Н.С. Популяционная микробиология. Новосибирск, Наука, 1978.

Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М., Наука, 1975.

Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. М., Наука, 1984.

Степанова Н.В. Математические модели непрерывной культуры микроорганизмов, распределенных по возрастам и размерам // Математические модели в экологии. Горький, Изд-во ГГУ, 1980. С. 95-113.

Степанова Н.В., Шульц Ф. Параметры функции распределения клеток по размерам в связи с изучением механизма их роста // Биофизика. 1982. Т. 2, вып. 4. С. 670-674.

Фафф Г. Промышленные микроорганизмы, промышленная микробиология и успехи генетической инженерии. М., Мир, 1984. 172 с.

Frederickson A.G. Formulation of structured growth models // *Biotechnology and bioengineering*. 1976. Vol. 23. P. 1981-86.

Von Foerster H. Some remarks on changing populations // *The kinetics of cellular proliferation* / Ed. by Stolman. N.Y., 1959. P. 382-407.

Hartwell L.H., Mager M.W. Unequal division in *Saccharomyces cerevisiae* and its implications for the control of cell division // *J.Cell Biol.* 1977. Vol. 75. P. 422-435.

Hinschelwood H. The chemical kinetics of the bacterial cell. Oxford, 1946.

Monod J. La technique de culture continue. Theorie et applications // *Ann Inst. Pasteur*. 1950. V. 79. P. 390-410.

Murphy L.F. A nonlinear growth mechanism in size structured population dynamics // *J.Theor. Biol.* 1983. Vol. 104. N 8. P. 493-506.

Ramkrishna D., Fredrickson A.J., Tenchiva H.W. Dynamics of microbial propagation: models considering inhibitors and variable cell composition // *Biotechnol. Bioeng.* 1967. V. 9, N 2. P. 129-170.

МОДЕЛИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА РАСТЕНИЙ

Агробиоценоз включает совокупность процессов биотического и абиотического характера. При выборе методов моделирования агробиоценоза и степени сложности модели определяющая роль должна отводиться цели моделирования. Обычно такой целью является выбор оптимальной стратегии проведения сельскохозяйственных мероприятий: орошения, полива, внесения удобрений, выбор наилучших сроков посева или посадки растений и пр. с целью получения максимальных урожаев.

Определение оптимальных стратегий управления процессом с применением методов теории управления возможно только при наличии математической модели, описывающей процессы, которыми предполагается управлять. Поскольку агробиоценоз нуждается в оперативном управлении, для его описания используют динамические модели, позволяющие вычислять значения характеристик процесса в любой момент времени от начала до конца вегетации.

Сложность агробиоценоза не позволяет подойти к описанию его функционирования как к единому процессу. Поэтому целесообразно представлять всю систему происходящих в агробиоценозе процессов в виде блочной иерархической структуры. Обычно проводится деление модели на биотический и абиотический блоки. Среди биотических процессов выделяют блок роста и развития посева сельскохозяйственных культур, блок функционирования почвенной микрофлоры, блок функционирования почвенной фауны, блок развития энтомофауны, блок развития болезней сельскохозяйственных культур, блок взаимодействия сельскохозяйственной культуры с сорняками и др.

Абиотические блоки включают в себя модели, описывающие ряд геофизических процессов, характеристики которых важны для функционирования биотических процессов: формирование теплового, водного режимов почвы и приземных слоев воздуха, концентрации и передвижения биогенных и токсических солей, различных остатков распада пестицидов, ростовых веществ и метаболитов в почве, концентрации CO_2 в посевах.

Блочная структура моделей дает большие преимущества для моделирования, позволяя изучать, изменять и детализировать одни блоки, не меняя других. Как правило, число параметров, которые входят внутрь блоков, существенно больше числа параметров, которыми блоки соединяются друг с другом.

Работы в области математического моделирования агробиоценозов ведутся по двум направлениям. Строятся модели отдельных блоков. В частности, детализируется описание фотосинтеза на уровне листа (Лайск, 1977; Hall, Bjorkman, 1975; Farquhar et al., 1980; Калер, Фридланд, 1980). Синтезируются целостные динамические модели, способные прогнозировать изменение во времени ряда характерных параметров растений, начиная от всходов (иногда от момента посева) до завершения вегетации (созревания). Первые такие модели построены де Витом и его группой (BECROP (Basic crop simulation) (de Wit, 1978)) и коллективом американских авторов SPAM (Soil-plant-atmosphere model; (Schawerofft et al., 1974)). Большое число моделей приведено в монографии Франс, Торнли "Математические модели в сельском хозяйстве" (М., 1987). В настоящее время модели второго типа строятся для конкретных культур в конкретных условиях выращивания и называются моделями формирования урожая. Подобные модели имеются для пшеницы, трав, картофеля, кукурузы, хлопчатника. Отечественные комплексные модели описаны в литературе (Бондаренко и др., 1982; Галямин, 1983; Заславский, Полуэктов, 1988; Бихеле и др., 1980; Сиротенко, 1981).

Модели продукционного процесса имеют балансовый характер, т.е. для каждого вещества производится расчет всех "притоков" и "оттоков" баланса. Например, при расчете водного режима (водный блок) учитываются выпадение осадков (или дождевание), перехват этих осадков надземными органами растений, возможное образование слоя влаги на поверхности почвы, перемещение влаги в почве из одного слоя в другой, обмен с грунтовыми водами, поглощение воды корнями, транспирация и пр. Таким же образом в модели замыкаются циклы круговорота по углероду, азоту и другим элементам.

Основой агробиоценоза является посев сельскохозяйственной культуры. Процессы, протекающие в составляющих посев растениях, во многом еще не изучены, и их формализация представляет собой достаточно сложную задачу. Для описания последовательности процессов от первичной трансформации солнечной энергии до формирования хозяйственно полезных органов удобно представить растение в виде совокупности следующих подсистем (Галямин, 1983).

1. Подсистема поглощения, синтеза и выделения вещества и энергии. Эта подсистема осуществляет поглощение солнечной энергии, углекислого газа, биогенных минеральных элементов и воды из почвы, а также выделение воды, кислорода и некоторых продуктов синтеза. В подсистему входят хлорофиллоносные ткани (листья, стебли, репродуктивные органы), снабжение аппаратом устьичной регуляции, а также корневая система растений. Поглощение - первый этап в сложной цепи последующих превра-

щений вещества, в результате которых образуется все множество содержащихся в растении органических соединений.

2. Подсистема **транспорта вещества**. В результате деятельности этой подсистемы происходит распределение пластических веществ между различными морфологическими элементами растения с последующим переходом их в конституционные вещества. Таким образом осуществляется рост растения, т.е. увеличение размеров и биомассы отдельных органов. Транспорт веществ осуществляется по проводящей системе растения, охватывающей все его элементы.

3. Подсистема **развития растения** осуществляет последовательность этапов органобразования. При этом происходит изменение внутренних структур растительного организма. Процессы органобразования локализованы на конусе нарастания, а их последовательность соответствует последовательности считывания генетической информации и направлена на формирование репродуктивных органов.

Все подсистемы растительного организма находятся в состоянии материально-энергоинформационного обмена, интенсивность и качественные характеристики которого определяются как внешними условиями, так и индивидуальным развитием растения. Первым этапом моделирования является формализация совокупности процессов, протекающих в системе. Как правило, переменными моделей служат биомассы органов растений и некоторые геометрические характеристики растительного покрова. К этому следует добавить параметры абиотических блоков.

В большинстве моделей предполагается, что посев горизонтально-однороден, а все "перетоки" вещества происходят лишь в вертикальном направлении. Поэтому рассчитывают вертикальные профили основных переменных, включенных в модель (например, профили влаги в почве, и влажности приземного воздуха, профили температуры воздуха, листьев и почвы, профили биомассы корней и надземных органов растений и пр.).

На рис. 7.1 изображена блок-схема модели продуктивности агроэкосистемы, взятая из монографии Бондаренко и др. "Модели продуктивности экосистем" (1982). Из блоков, изображенных на рис. 7.1, наиболее разработаны в настоящее время блоки, описывающие не собственно биологические, а скорее геофизические процессы: влаго- и теплообмен в почве, влаго- и теплоперенос в системе почва—растение—приземный воздух. Это связано в первую очередь с большей изученностью этих процессов и возможностью описывать их при помощи аппарата дифференциальных уравнений в частных производных, разработанного для подобных задач в гидро- и аэродинамике. При этом посев практически рассматривается как неоднородная по вертикали пленка, покрывающая поверхность поля.

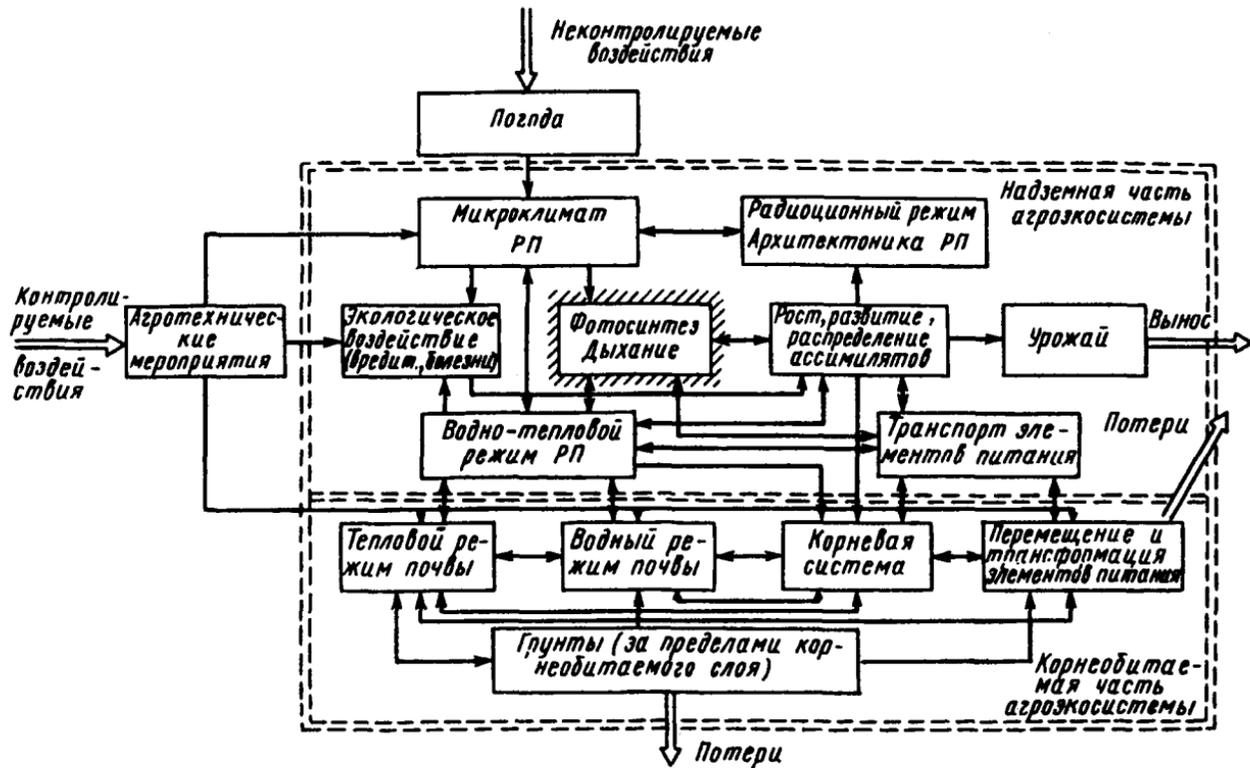


Рис. 7.1. Блок-схема модели продуктивности агроэкосистемы (Бондаренко и др., 1982)

7.1. ОБЩАЯ МОДЕЛЬ ПРИРОСТА БИОМАССЫ

Основу любой модели формирования урожая составляют два блока.

1. Блок накопления, или приростов биомассы, который описывает увеличение биомассы отдельных органов и всего растения за счет ассимиляции углекислоты воздуха и за счет поступления элементов минерального питания из почвы.

2. Блок перераспределения веществ по органам.

Рассмотрим вначале вопрос накопления биомассы всего растения или, что удобнее, биомассы посева растения на единице площади поля. Будем при этом говорить о сухой биомассе (о количестве органического вещества в посеве), в которую не включается вода, содержащаяся в растении, но химически не входящая в состав органического вещества. Это, естественно, условная величина, так как никакие биохимические процессы не могут протекать в отсутствие воды, однако содержание воды в растениях не стабильно и не зависит однозначно от биомассы. Поэтому после вычисления сухой биомассы, составляющей урожай посева данной сельскохозяйственной культуры, его обычно приводят к весу, соответствующему стандартной влажности (например, для урожая зерновых культур стандартным является вес зерна, содержащего 14% влаги).

Наряду с процессом накопления биомассы в период вегетации часть биомассы отмирает и отделяется от растения. Если воспользоваться дискретной формой записи, сухая биомасса посева в момент времени $(\tau + \Delta\tau)$ на единице площади поля может быть записана в виде

$$M(\tau + \Delta\tau) = M(\tau) + \Delta\mu - \Delta\Omega, \quad (7.1.1)$$

где $M(\tau)$ – биомасса посева в предыдущий момент времени, $\Delta\mu$ – вновь созданная биомасса за время $\Delta\tau$, $\Delta\Omega$ – биомасса опада за время $\Delta\tau$.

Отметим, что дискретная форма записи общепринята в моделях продукционного процесса растений. Это связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, данные экспериментов и наблюдений, используемые при построении таких моделей, обычно относятся к определенным моментам времени, промежуток между которыми составляет не менее одних суток. Суточные колебания изучаемых характеристик растений могут быть значительными, однако исследования циркадных изменений параметров растения представляют отдельную задачу, их учет привел бы к чрезмерному усложнению модели формирования урожая. Поэтому удобно, когда и модель описывает значения переменных в дискретные моменты времени. Однако переход к непрерывной форме записи, безусловно, возможен и часто практикуется. Вторая причина

частого использования дискретных моделей – невозможность аналитического исследования моделей столь сложных систем как агроценозы, необходимость применения ЭВМ, для которых дискретное представление естественно.

Прирост новой биомассы ($\Delta\mu$) в формуле (7.1.1) происходит за счет фотохимических процессов, протекающих в зеленых органах растений, и сопровождается поглощением углекислоты из воздуха. Скорость фотосинтеза на единицу площади поля зависит от площади зеленых органов растений и условий внешней среды, в которых идет процесс, т.е.

$$\Delta\mu = m(L(\tau), \bar{x}_q(\tau))\Delta\tau. \quad (7.1.2)$$

Здесь m – прирост сухой биомассы в единицу времени, $L(\tau)$ – площадь поверхности ассимиляционного аппарата (фотосинтезирующих органов) растений на единицу площади поля (листовой индекс) в момент времени τ ; $\bar{x}_q(\tau)$ – вектор факторов внешней среды.

Опавшую биомассу $\Delta\Omega$ удобно выразить в виде произведения относительной скорости опада ω на биомассу. ω представляет собой функцию времени, она зависит от возраста растений и условий внешней среды:

$$\Delta\Omega = \omega M \Delta\tau. \quad (7.1.3)$$

Учитывая выражения (7.1.3), уравнение (7.1.1) можно переписать в виде

$$M(\tau + \Delta\tau) = M(\tau) + [m(L(\tau)\bar{x}_q(\tau)) - \omega(\tau, \bar{x}_q(\tau))]M(\tau)\Delta\tau. \quad (7.1.4)$$

Для решения этого уравнения необходимо знать функцию ω , факторы внешней среды \bar{x}_q , а также площадь ассимиляционного аппарата L .

Изменение площади ассимиляционного аппарата определяется процессами образования нового ассимиляционного аппарата и отмирания части уже имеющегося:

$$L(\tau + \Delta\tau) = L(\tau) + \Delta\Lambda - \Delta G. \quad (7.1.5)$$

Здесь $\Delta\Lambda$ – площадь вновь образовавшегося аппарата на единице площади поля за время $\Delta\tau$, ΔG – прирост площади пожелтевшего ассимиляционного аппарата, утратившего способность ассимилировать углекислоту, за время $\Delta\tau$.

Увеличение площади вновь созданного ассимиляционного аппарата пропорционально скорости образования биомассы:

$$\Delta\Lambda = \beta\Delta\mu = \beta m \Delta\tau, \quad (7.1.6)$$

где $\beta = \beta(\tau, \bar{x}_q(\tau))$ – коэффициент образования ассимиляционного аппарата – является функцией времени и зависит от условий внешней среды.

Скорость пожелтения может быть представлена в виде произведения коэффициента пропорциональности g – относительной скорости отмирания ассимиляционного аппарата – на площадь уже имеющегося аппарата к моменту τ :

$$\Delta G = gL\Delta\tau, \quad g = g(\tau, \bar{x}_q(\tau)). \quad (7.1.7)$$

С учетом (7.1.6), (7.1.7) уравнение (7.1.5) может быть представлено в виде

$$L(\tau + \Delta\tau) = L(\tau) + [\beta_m - gL(\tau)]\Delta\tau. \quad (7.1.8)$$

Система уравнений (7.1.4) – (7.1.8) дает возможность вычислить общую биомассу посева некоторых сельскохозяйственных культур в любой момент вегетации и конечный биологический урожай, если известно изменение во времени параметров продуктивности β , ω , g и имеется модель, пригодная для вычисления приростов биомассы m . Например, с помощью такой модели можно рассчитывать урожай кукурузы на силос, так как у кукурузы фотосинтезируют практически только листья, и, следовательно, уравнение (7.1.8) описывает скорость увеличения площади листьев. У тех же растений, в создании биомассы которых участвуют и другие органы (например, у зерновых колосовых), уравнение типа (7.1.8) следует записывать отдельно для каждого фотосинтезирующего органа.

Цель выращивания сельскохозяйственной культуры обычно сводится к культивированию одного из органов растения: зерна, корнеплодов и пр. Поэтому необходимо записать уравнение для изменения биомассы хозяйственно полезного органа, которое будет происходить за счет доли вновь образованных ассимилятов, а также за счет перетока заранее запасенных веществ из других органов:

$$M^*(\tau + \Delta\tau) = M^*(\tau) + \Delta\mu^* + \Delta B^*. \quad (7.1.9)$$

Здесь M^* – биомасса хозяйственно полезного органа, $\Delta\mu^*$ – приток в него вновь созданных ассимилятов; ΔB^* – приток ассимилятов, ранее запасенных в других органах. $\Delta\mu^*$ пропорционально фотосинтезированной за время $\Delta\tau$ биомассе в целом растении ($\Delta\mu$):

$$\Delta\mu^* = a^* \Delta\mu, \quad (7.1.10)$$

где $a^* = \Delta\mu^*/\Delta\mu$ – параметр продуктивности, характеризующий распределение вновь созданных ассимилятов по органам (ростовая функция). Она определяет, какая доля прироста всего

растения в данный момент времени выделяется на прирост репродуктивного органа. Такие функции могут быть введены для всех органов растения (Росс, 1967).

В случае, когда отсутствуют данные о продуктивности, характеризующие перетоки ранее запасенной биомассы b_i , отмирание v_i и опад ω_i , или эти процессы несущественны, но известны данные о параметрах распределения вновь созданной биомассы a_i и a^* и параметрах преобразования и отмирания ассимиляционного аппарата β_i и g_i , необходимость в отдельных уравнениях для живой биомассы отпадает, а уравнение для $M^*(\tau)$ становится таким, как для $M_i(\tau)$. В этом случае будем иметь систему

$$M_i(\tau + \Delta\tau) = M_i(\tau) + a_i \sum_{j=1}^l m_j,$$

$$L_j(\tau + \Delta\tau) = (1 - g_j)L_j(\tau) + \beta_j \sum_{j=1}^l m_j, \quad (7.1.11)$$

$$\sum_{i=1}^n a_i = 1; \quad (a_i, \beta_j, g_j) \geq 0.$$

Видно, что система (7.1.11) носит самый общий характер, и основные трудности при моделировании заключаются в нахождении явного вида входящих в нее функций.

7.2. МЕТАБОЛИЗМ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АССИМИЛЯТОВ

Модели, построенные на основе метода ростовых функций (Росс, 1967; Галямин, 1981), имеют тот недостаток, что в них трудно учесть приспособительную реакцию растения на недостаток тех или иных субстратов биосинтеза. Например, при недостатке углеводов (лимитирование по свету) разрастается листовая поверхность, т.е. увеличивается фотосинтетический аппарат. При недостатке азотного питания, наоборот, разрастаются корни. Учитывающая потребность растения в сбалансированном питании концепция "двух потоков" -- потока углеводов "сверху" и потока воды и минеральных элементов "снизу" -- положена в основу модели блока метаболизма, роста и развития растения, разработанной в АФИ (Вол и др., 1979; Михайлов, 1979; Бондаренко и др., 1982).

Накопление биомассы растения происходит в результате сложных процессов биосинтеза, протекающих в отдельных клетках. Исходными субстратами для этих реакций являются углеводы и другие продукты фотосинтеза, а также минеральные элементы (N, P, K, Ca, ...), поступающие из почвы в корневую систему

растений и транспортируемые к местам биосинтеза. Конечные продукты биосинтеза – это высокомолекулярные структурные углеводы (целлюлоза, лигнин и др.) и азотсодержащие соединения (белки). Энергию и органические субстраты, необходимые для включения азота, доставляет углеродный обмен.

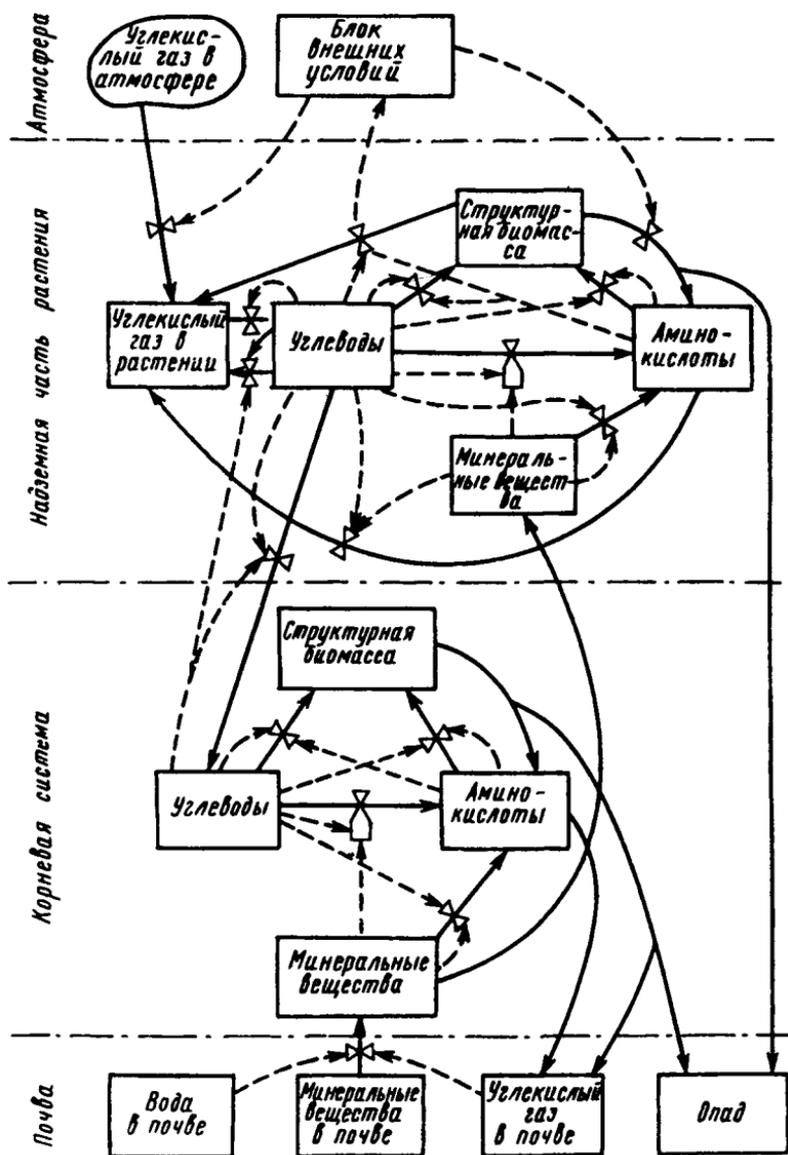


Рис. 7.2. Схема метаболизма растений (Бондаренко и др., 1982)

Схема метаболизма растений изображена на рис. 7.2. В соответствии с этой схемой в модели надземная и корневая части растения разбиваются на ряд ярусов, каждый из которых представляет как бы “биохимический реактор”. Объем такого реактора предполагается пропорциональным структурной биомассе яруса, т.е. сумме масс составляющих ярус белков и высокомолекулярных углеводов. В качестве исходного органического субстрата выступает глюкоза. Описываются поглощение и транспорт азота, биосинтез аминокислот, белков и высокомолекулярных углеводов, транспорт подвижных углеводов и аминокислот, распад белков, дыхание.

Пассивное поглощение азота растением описывается уравнением

$$j_N^{(p)} = \xi_N^{(p)} \omega_i (N_s(i) - N_r), \quad (7.2.1)$$

где $\xi_N^{(p)}$ – проводимость корня, ω_i – поглощающая поверхность корней в i -м ярусе, $N_s(i)$ и N_r – концентрация азота в i -м слое почвы и свободном межклеточном пространстве корня.

В случае недостатка азота в корне начинается его поглощение из почвы и свободного межклеточного пространства. Эти перетоки описываются соотношениями

$$j_N^{(a)} = \xi_N^{(a)} \omega_i \frac{k_1 N_s(i)}{k_2 + N_s(i)}; \quad j_N^{(r)} = \xi_N^{(r)} r(c/N) N_r. \quad (7.2.2)$$

Таким образом, скорость активного поглощения азота из почвы связана с его концентрацией у поверхности корня уравнением Михаэлиса—Ментен.

Процесс образования аминокислот описывается уравнением

$$\frac{dA_i}{dt} = \frac{a_0 c(i) N(i)}{a_1 M(i) c(i) + a_2 M(i) N(i) + a_3 c(i) N(i)}, \quad (7.2.3)$$

где A – концентрация пула аминокислот в i -м ярусе; a_i – соответствующие коэффициенты.

Кинетика образования белков записывается в виде

$$\frac{dP(i)}{dt} = \frac{c_0 A(i) M(i)}{M(i) + c_1 A(i)} \text{sign}(c(i)). \quad (7.2.4)$$

Сомножитель $\text{sign}(c(i))$ включен в формулу (7.2.4) для описания функции лимитирования синтеза белков углеводами: если в данном ярусе нет углеводов, белки не образуются:

$$\text{sign}(c(i)) = \begin{cases} 0 & \text{при } c = 0, \\ 1 & \text{при } c > 0. \end{cases} \quad (7.2.5)$$

Аналогично описывается скорость биосинтеза высокомолекулярных углеводов. При этом учитывается зависимость этих процессов от соотношения белков и углеводов. В случае, если P/V_c выше оптимального, увеличивается скорость синтеза V_c :

$$\frac{dV_c}{dt} = \frac{g_0 c(i) M(i)}{M(i) + g_1 c(i)} f(P/V_c).$$

В противном случае возрастает скорость синтеза белков. Коэффициенты a_0 , c_0 , g_0 зависят от температуры органа $T(i)$.

Процесс распада белков описывается линейным уравнением

$$\frac{dP(i)}{dt} = -k_p P(i).$$

Перераспределение подвижных метаболитов (карбогидратов и аминокислот) описывается соотношениями

$$\begin{aligned} \Delta A(i) &= A(i) - M(i) \sum_{j=1}^N A(j) / \sum_{j=1}^N M(j), \\ \Delta C(i) &= C(i) - M(i) \sum_{j=1}^N C(j) / \sum_{j=1}^N M(j). \end{aligned} \quad (7.2.6)$$

В формулах (7.2.6) $M(i)$ – биомасса отдельных групп органов, выделяемых в модели, N – число ярусов в растении.

Энергия, необходимая для процессов метаболизма и активного транспорта, в виде макроэнергетических связей АТФ образуется в процессах митохондриального дыхания и первичных процессах фотосинтеза. В рассматриваемой модели дыхание предполагается эквивалентным утилизации глюкозы. При этом учитываются затраты углеводов на обеспечение энергией процессов биосинтеза аминокислот, белков, высокомолекулярных углеводов, а также на транспорт органических и минеральных субстратов и поддержание градиента ионов и метаболитов в растении:

$$\frac{dC}{dt} = - \left[l_1 \frac{dA}{dt} + l_2 \frac{dP}{dt} + l_3 \frac{dV_c}{dt} + l_4 (T_r^A + T_r^c) + l_5 T_5^N + l_6 M \right].$$

Здесь l_1 , l_2 , l_3 – коэффициенты, определяющие затраты глюкозы на биосинтез единицы массы соответствующего продукта; l_4 , l_5 – количество глюкозы, необходимое для поддержания градиентов единицы биомассы.

В настоящее время не существует достаточно обоснованных моделей формирования архитектоники корневой и надземной частей посева. Поэтому при построении моделей отдельных культур

используют регрессионные уравнения, связывающие высоту растения, глубину проникновения и объемную плотность корней с общей биомассой растения и отдельных его ярусов.

Для моделей метаболизма растения, включающих биосинтез органических соединений и перетоки веществ по ярусам подземной и надземной частей растения, внешними параметрами будут абиотические факторы, в частности температура, от которой существенно зависит скорость процессов, и концентрация низкомолекулярных углеводов в каждом из ярусов.

Основными процессами, определяющими уровень концентрации углеводов, являются фотосинтез и дыхание – процессы, изученные в настоящее время на молекулярном уровне. К кинетическому описанию биохимических стадий фотосинтеза мы приступим в следующем параграфе.

7.3. ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ

Накопление биомассы в растении происходит в первую очередь за счет фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза. Многие простейшие модели продуктивности предполагают прирост биомассы прямо пропорциональным разности фотосинтеза и дыхания (Торнли, 1983) в соответствии с формулой

$$\Delta W = 0,68(P - R). \quad (7.3.1)$$

Здесь ΔW – прирост сухого вещества на единице площади посева, P – фотосинтез, R – темновое дыхание посева за сутки. Все величины в единицах ($\text{кг CH}_2\text{O}/\text{м}^2\text{сут}$).

Зависимость фотосинтеза от интенсивности света описывают так называемой кривой фотосинтеза

$$P = \frac{\alpha I P_m}{\alpha I + P_m}. \quad (7.3.2)$$

Здесь I – интенсивность поглощенной фотоактивной радиации. Эта величина существенно зависит от архитектоники посева и его густоты. Вопросам математического описания этих зависимостей посвящены монографии (Росс, 1975; Тооминг, 1977). α – начальная крутизна световой кривой; P_m – максимальная интенсивность фотосинтеза единицы площади листьев. График кривой (7.3.2) изображен на рис. 7.3. Цель любой селекционной работы заключается в выведении таких растений, для которых α и P_m по возможности велики. Однако эти параметры световой кривой фотосинтеза определяются многими факторами, для расшифровки которых требуется детализация происходящих в листе процессов. Коэффициент эффективности фотосинтеза α для зрелого листа

растений группы C_3 часто принимают равным $13 \cdot 10^{-9}$ кг/Дж (ФАР), ФАР – фотоактивная радиация. Интенсивность поглощенной радиации определяется освещенностью посева и его “архитектоникой”, т.е. густотой, расположением листьев и т.п. Пусть I_0 – плотность светового потока, падающего на горизонтальную плоскость, условно соответствующую наружной поверхности растительного покрова, I – плотность светового потока, падающего на горизонтальную плоскость внутри растительного покрова на глубине L , причем по величине равно индексу площади листьев (относительный показатель, измеряемый как отношение площади листьев к земельной площади). В этом случае выполняется уравнение Монси-Саэки (рис. 7.4)

$$I = I_0 e^{-kL}, \quad (7.3.3)$$

где k – постоянная величина, называемая коэффициентом затухания.

Коэффициент затухания может зависеть от многих факторов: углового распределения радиации над растительным покровом, углового распределения листьев, пространственного их распределения (листья могут располагаться кучно, не совпадая по вертикали), от оптических свойств листьев. Поэтому обычно коэффициент затухания определяют эмпирически.

Интенсивность фотосинтеза определяется не плотностью светового потока I , падающего на горизонтальную плоскость, а величиной I_l плотности светового потока, падающего на поверхность листьев. Эти два параметра связаны соотношением

$$I_l = \left(\frac{k}{1-m} \right) I = \left(\frac{k I_0}{1-m} \right) e^{-kL}, \quad (7.3.4)$$

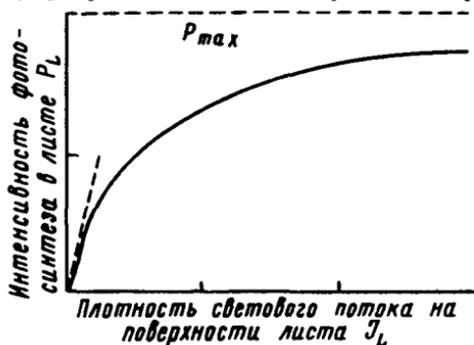


Рис. 7.3. Кривая фотосинтетической реакции листа (7.3.2). P_{max} – уровень светового насыщения; α – тангенс угла наклона кривой в начале координат

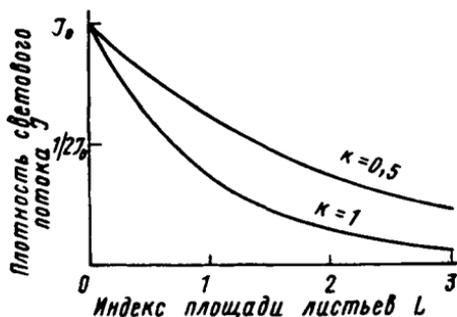


Рис. 7.4. Формула Монси-Саэки (7.3.3). Графики построены для двух значений коэффициента затухания k

где m – коэффициент трансмиссии листа.

Интенсивность фотосинтеза в растении P_c представляют в виде функции следующих переменных: индекса площади листьев, плотности I_0 падающего на растительный покров светового потока, уровня C_a содержащегося в воздухе CO_2 и температуры T :

$$P_c = P_c(I_0, C_a, T, L).$$

На практике обычно вначале определяют интенсивность P_l фотосинтеза в листе:

$$P_l = P_l(I_l, C_a, T),$$

где I_l – плотность светового потока, падающего на лист.

Чтобы получить оценку интенсивности фотосинтеза P_c культурного (либо дикорастущего) растения, необходимо произвести суммирование показателей фотосинтеза P_l по всем элементарным площадям листьев. Таким образом, возникает необходимость учета в процессе моделирования структуры растительного покрова, причем для определенных типов культур требуются свои модели фотосинтеза, существенно отличающиеся, например, для яблоневых садов, еловых лесов, посадок салата или полей кукурузы и пшеницы. Особенности отдельных культур и различных полей должны быть учтены при интегрировании по элементарным площадям листьев:

$$P_c = \int_0^L P_l dL. \quad (7.3.5)$$

Подстановка (7.3.3) в выражение (7.3.5) дает

$$P_c = \int_0^L \frac{\alpha I_l P_{\max}}{\alpha I_l + P_{\max}} dL. \quad (7.3.6)$$

Если в формуле (7.3.6) сделать замену переменной, пользуясь зависимостью (7.3.4), получим выражение

$$P_c = \int_0^L \frac{k I_0 \alpha P_{\max} e^{-kL}}{k I_0 \alpha e^{-kL} + P_{\max}(1-m)} dL,$$

или после интегрирования

$$P_c = \frac{P_{\max}}{k} \{ \ln [k I_0 e^{-kL} + P_{\max}(1-m)] \}_0^L.$$

Отсюда следует

$$P_c = \frac{P_{\max}}{k} \left\{ \ln \left[\frac{kI_0\alpha + P_{\max}(1-m)}{kI_0\alpha \exp(-kL) + P_{\max}(1-m)} \right] \right\}. \quad (7.3.7)$$

Тангенс угла наклона функции (7.3.7) в начале координат составляет

$$a = \frac{dP_c}{dI_0}(I_0 = 0) = \frac{\alpha(1 - \exp(-kL))}{1 - m},$$

а интенсивность фотосинтеза при световом насыщении

$$P_c(I_0 \rightarrow \infty) = P_{\max}L.$$

Рис. 7.5. Кривая фотосинтетической реакции растения на свет (7.3.7). Величина листового индекса указана под кривыми. $P_{\max} = 1,2 \cdot 10^{-6}$ кг $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, $\alpha = 13 \cdot 10^{-9}$ кг CO_2 (ДЖ ФАР), $k = 0,8$, $m = 0,1$ (Франс, Торли, 1987)

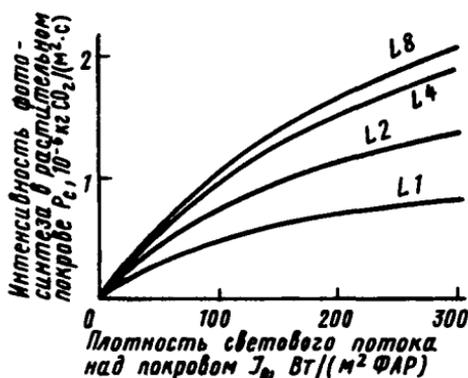


График функции (7.3.7) представлен на рис. 7.5. Изображенные на нем кривые по форме близки к кривой фотосинтеза в листе (см. рис. 7.3). Существенное отличие заключается в скорости приближения к асимптотам, которая для растения в целом гораздо ниже, чем для одиночного листа.

Кроме света для фотосинтеза необходим углекислый газ воздуха. Во многих моделях растений предполагается, что лимитирующим фактором процесса является именно интенсивность диффузионного потока CO_2 к хлоропластам из атмосферы:

$$P_l = \frac{C_0 - C_c}{r_a + r_{st} + r_m}, \quad (7.3.8)$$

где C_0 и C_c — концентрация CO_2 ($\text{г CO}_2 \cdot \text{см}^{-3}$) соответственно во внешнем воздухе и на внешней мембране хлоропластов; r_a , r_{st} , r_m — диффузионные сопротивления на пути CO_2 — ламинарного слоя воздуха, окружающего лист, устьичное и мезофилла соответственно.

Концентрацию CO_2 также часто учитывают в эмпирической формуле, близкой по форме выражению (7.3.2):

$$P_l = \frac{aI_l}{1 + ar_c/C_c}. \quad (7.3.9)$$

Приравнивая (7.3.7) и (7.3.8) и исключив C_c , получим квадратное уравнение относительно P_l :

$$(r_a + r_{st} + r_m)P_l^2 + (r_a + r_{st} + r_m + r_c)aI_lP_l - C_0P_l + C_0aI_l = 0. \quad (7.3.10)$$

Здесь I_l - падающая на лист ФАР, a - начальный наклон световой волны фотосинтеза.

Поскольку эффективный фотосинтез требует оптимальных значений сразу нескольких факторов: освещенности, влагообеспеченности, температуры, часто в моделях используют мультипликативные функции, в которых эффективность фотосинтеза определяется произведением нескольких сомножителей, каждый из которых зависит от одного фактора. В другие модели входят аддитивные члены. Вот некоторые примеры.

Широкое распространение получила формула (Идсо, 1969)

$$P_l = \left(\frac{W_L - W}{W_L - W_0} - \frac{100 - RH}{600} \right) \left(\frac{C_0aI}{300(1 + aI/b)} \right) - B(T - T_0),$$

где W_L, W_0 - влагообеспеченность листа, текущая и оптимальная соответственно; W - содержание влаги в почве; RH - относительная влажность листа; T_0 - его оптимальная температура.

В других формулах (Ногіе, 1977) предполагается, что от температуры зависит уровень насыщения фотосинтеза:

$$P_l = \frac{aP_m I}{(a^2 I^2 + P_m^2)^{1/2}},$$

где P_m - фотосинтез при световом насыщении. Связь между P_m и температурой листа T_l задается формулой

$$P_m = P_{m \text{ opt}} [1 - C_\phi (t_l - T_{l \text{ opt}})^2],$$

где $P_{m \text{ opt}}$ - фотосинтез при световом насыщении и оптимальной температуре листа; $T_{m \text{ opt}}$ - оптимальная температура листа; C_ϕ - константа.

В моделях Карри (1971, 1975) используется эмпирическая формула для расчета суммарного фотосинтеза агроценоза

$$\frac{dP}{dt} = \left[\frac{A}{C} + \frac{B}{I_0 q(\text{санопу})} \right]^{-1} f(T),$$

где dP/dt – скорость фотосинтеза ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$); I_0 – радиация, падающая на верхнюю границу растительного покрова ($\text{кал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$); C – концентрация CO_2 ; A – константа, характеризующая сопротивление на пути CO_2 внутри растительного покрова; B – константа относительной эффективности фотосинтеза ($\text{кал} \cdot \text{г}^{-1}$); q – функция ослабления радиации в растительном покрове.

Фотосинтез тесно связан с дыханием, и часто в моделях эти процессы рассматриваются вместе, объединяя их названием “газообмен в посеве”.

Под дыханием подразумеваются все энергетические траты растения, в том числе использование первичных ассимилятов в качестве окислителя в реакциях биологического синтеза (аминокислот, белков, высокомолекулярных углеводов, сложных клеточных органелл, клеток и органов растения в целом), а также в реализации активного транспорта подвижных соединений в растении. Биологический урожай определяется как разность между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью суммарного дыхания.

Скорость распада ассимилятов в процессе дыхания задается в виде (Тооминг, 1977)

$$R = aM + b\Phi, \quad (7.3.11)$$

где R – интенсивность дыхания, Φ – интенсивность фотосинтеза, M – текущая биомасса. При этом первое слагаемое называют дыханием поддержания структуры (main tenance respiration), а второе – дыханием роста (growth respiration).

В более сложных моделях, претендующих на более точное изображение протекающих в растении процессов, описание темнового дыхания не включается в блок фотосинтеза, а вводится естественным образом при описании энергетики процессов биосинтеза и транспорта подвижных метаболитов и минеральных веществ (Пых, 1979).

Схема протекающих в листе процессов газообмена изображена на рис. 7.6. Углекислый газ диффундирует из окружающего пространства во внутренние полости листа (межклетник) через устьичные клетки и кутикулу. Кутикулярное сопротивление диффузии CO_2 относительно постоянно и превышает устьичное сопротивление. Однако устьичное сопротивление сильно меняется и в значительной степени определяет интенсивность фотосинтеза в целом, регулируя связь фотосинтеза с водным режимом растения. Устьичное сопротивление единицы поверхности листа зависит от водного потенциала растения и концентрации CO_2 в листе. При увеличении освещенности в условиях достаточного увлажнения устьица открываются, а в темноте уменьшают свою апертуру.

Следующий этап поглощения CO_2 – его переход в жидкую фазу. Схематически такой переход можно описать с помощью диффузионного сопротивления внутри клеток, так называемого сопротивления мезофилла.

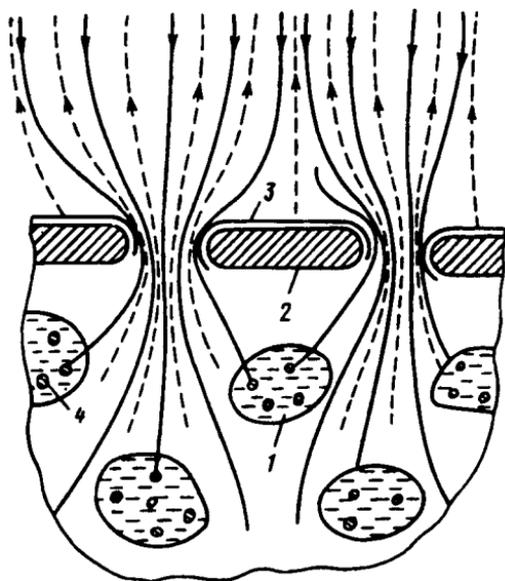


Рис. 7.6. Схема процессов газообмена в листе. Сплошные линии – потоки CO_2 , штриховые – потоки водяного пара: 1 – клетки паренхимы, 2 – эпидермис, 3 – кутикула, 4 – хлоропласты

Таким образом, интенсивность газообмена, отнесенная к единице площади фотосинтезирующих органов Φ_N , определяется соотношением

$$\Phi_N = (C_a - C_i)D_q, \quad (7.3.12)$$

где C_a – концентрация CO_2 в межклеточном пространстве, C_i – концентрация CO_2 в газовой фазе в межклетнике, D_q – суммарная проводимость прилистного слоя и устьиц. Сходные уравнения могут быть записаны для кислорода и водяного пара.

Концентрацию CO_2 в жидкой фазе можно записать на основе балансовых соотношений в предположении диффузионного переноса CO_2 к хлоропластам (Hall, Bjorkman, 1975)

$$\begin{aligned} d_l \frac{dC_i}{dt} &= D_q(C_a - C_i) - \frac{S_w C_i - C_w}{r_m} + R, \\ d_l \frac{dC_w}{dt} &= \frac{S_w C_i - C_w}{r_m} - k_0(P + R_l) - R_d. \end{aligned} \quad (7.3.13)$$

Здесь d_l – средняя толщина листа, C_w – концентрация CO_2 в жидкой фазе, S_w – растворимость CO_2 в воде, r_m – сопротивление мезофилла, k_0 – коэффициент, учитывающий влияние этапов органогенеза, P – интенсивность полного фотосинтеза, R , R_l , R_d – интенсивность дыхания структурной биомассы, фотодыхания и темнового дыхания фотосинтезирующих органов.

Входящие в (7.3.13) величины скоростей фотосинтеза и фотодыхания определяются эффективностью работы циклов Кальвина

и фотодыхания с общим ферментом – рибулозобифосфат – карбоксилазой – оксигеназой.

В настоящее время разработано несколько моделей для описания кинетики ферментативных реакций этих циклов (Лайск, 1977; Hall, 1979; Farquhar, 1980; Hahn, 1986). Результаты моделирования позволяют установить количественную связь скорости эффективной ассимиляции CO_2 , равной разности скоростей восстановления углекислоты при фотосинтезе и выделения углекислоты при фотодыхании, со скоростью восстановления NADP и потоком электронов в фотосинтетической цепи.

7.4. ПРИМЕРЫ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МОДЕЛЕЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Структура и сложность модели продукционного процесса растений, степень ее детализации, форма представления процессов, происходящих в растении, определяются двумя обстоятельствами: предметом и целью моделирования. Модель роста травы, биомассу которой можно считать однородной, предназначенной для корма скота, может быть существенно проще, чем модели культур, урожай которых заключен в репродуктивных органах (злаки, бобовые) или корнеплодах.

Для практических целей удобнее простая модель, позволяющая давать прогноз урожая при определенных погодных условиях или рекомендации по оптимальному режиму полива и внесения минеральных удобрений.

Изучение физиологических особенностей растений и их реакций на почвенные и погодные условия требует построения сложных моделей с блочной структурой.

Рассмотрим примеры двух функциональных моделей, очень простой и очень сложной, приведенных в книге Франса и Торнли “Математические модели в сельском хозяйстве”, (1987).

Модель травы. Описывается рост пастбищной травы, орошаемой, удобряемой и не пораженной какими-либо болезнями. Модель описывает углеродный баланс, схема процессов приведена на рис. 7.7. Функционирование корня и усвоение питательных веществ, распределение сухого вещества, транспирация и водный режим, морфогенез оставлены без внимания. Предполагается, что сухая масса W , выражаемая в удельных единицах (кг углерода/ м^2) содержит два компонента: запасаемую массу W_S и структурную массу W_G :

$$W = W_G + W_S. \quad (7.4.1)$$

Экспериментально измеряемая масса W_{ex} связана с величиной W соотношением

$$W = f_c W_{ex}, \quad (7.4.2)$$

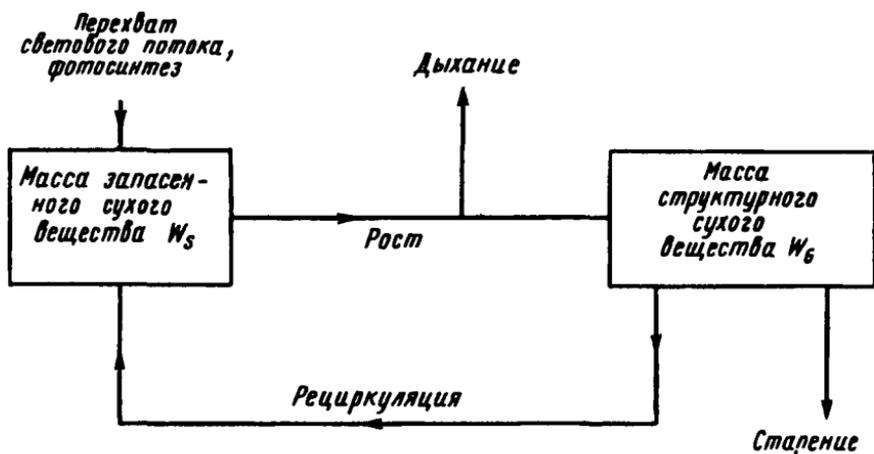


Рис. 7.7. Схема простой функциональной модели роста травы

где f_c – доля углерода в сухой массе.

Индекс L площади листьев (листовой индекс) связан со структурной сухой массой W_G соотношением

$$L = aW_G. \quad (7.4.3)$$

Здесь a – постоянная величина, имеющая размерность (м^2 площади поверхности листьев/кг углерода в структурной сухой массе).

Рассмотрим, как формализуются в модели указанные на рис. 7.7 процессы.

1. **Перехват светового потока и фотосинтез.** Для определения значений интенсивности фотосинтеза в единицах ($\text{кг} \cdot \text{CO}_2 / \text{м}^2 \cdot \text{с}$) используется зависимость (7.3.7). Для определения среднесуточной интенсивности фотосинтеза P интегрируют мгновенные значения интенсивности P_c в пределах долготы дня:

$$P = \int_0^h P_c d\tau. \quad (7.4.4)$$

Предполагается, что солнечная радиация I_0 изменяется в течение дня по формуле

$$I_0(\tau) = \frac{2j}{h} \sin^2 \left(\frac{\pi\tau}{h} \right), \quad 0 \leq \tau \leq h, \quad (7.4.5)$$

где τ – текущее время, j – суточное поступление световой энергии.

После интегрирования получается формула для суточного эффекта фотосинтеза, который вычисляется в единицах $\text{кг} \text{CO}_2 / \text{м}^2$,

т.е. дает поступление углерода в массу на единицу площади. Для перевода P в $\text{кг}\cdot\text{С}/\text{м}^3\cdot\text{сут}$ авторы предлагают воспользоваться коэффициентом 0,273. После интегрирования формула для вычисления P через параметры единичного листа, растительного покрова и окружающей среды имеет вид

$$P = \frac{P_m h}{k} \ln \left\{ \frac{\frac{\alpha k J}{h} + (1-m)P_m + \left[\frac{2\alpha k J}{h} (1-m)P_m + (1-m)^2 P_m^2 \right]^{1/2}}{\frac{\alpha k J}{h} e^{-kL} + (1-m)P_m + \left[\frac{2\alpha k J}{h} (1-m)P_m e^{-kL} + (1-m)^2 P_m^2 \right]^{1/2}} \right\} \quad (7.4.6)$$

2. **Рост и дыхание.** Скорость роста структурной компоненты W_S определяется расходом запасенного сухого вещества W_G по формуле

$$\frac{dW_G}{dt} = \mu_m \frac{W_G W_S}{W_G + W_S} \quad (7.4.7)$$

μ_m – параметр, задающий максимальное значение удельного темпа роста. Скорость утилизации запасаемых материалов определяется коэффициентом Y , а интенсивность дыхания величиной

$$R = \frac{(1-Y)}{Y} \frac{dW_G}{dt} \quad (7.4.8)$$

Процессы распада и старения описываются линейными функциями с коэффициентами γ и β : γW_G ; βW_G .

Предполагается, что распределение сухого вещества происходит так: постоянная доля продуктов фотосинтеза φ затрачивается на рост стебля, а все остальное поступает в корень, т.е. затраты продуктов фотосинтеза на стебель составляют $\varphi\theta P$.

Все скорости метаболических процессов μ_m , γ , β считаются зависимыми от температуры по эмпирическому закону Q_{10} . Если $X(T)$ – значение X при температуре T , то

$$X(T) = X_0 Q^{(T-T_0)/10}, \quad (7.4.9)$$

где X_0 – значение X при эталонной температуре T_0 .

Для параметров единичного листа, входящих в формулу (7.4.6) принято, что эффективность фотосинтеза α не зависит от температуры, а максимальная его интенсивность P_m может быть представлена в виде линейной зависимости

$$P_m = P_0 + P_1 T, \quad (7.4.10)$$

P_0 , P_1 – постоянные коэффициенты.

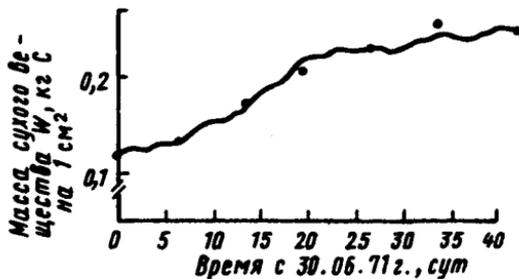


Рис. 7.8. Сопоставление прогнозов модели роста травы (сплошная линия) с данными эксперимента (точки) с райграсом пастбищным. Значения параметров модели: $a = 21 \text{ м}^2/\text{кг}$ углерода, $f_c = 0.4$ кг углерода/кг сухого вещества, $k = 0,5$, $m = 0,12$, $Q = 2$, $P_0 = 0,5 \cdot 10^{-6}$ кг $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, $P_1 = 0,05 \cdot 10^{-6}$ кг $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, $Y = 0,75$, $\alpha = 12 \cdot 10^{-9}$ кг $\text{CO}_2/\text{Дж}$, $T_0 = 20^\circ$, $\beta_0 = 0,05/\text{сут}$, $\gamma = 0,1/\text{сут}$, $\theta = 12/44$ кг углерода/кг CO_2 , $\varphi = 0,9$, $\mu_{m0} = 0,4/\text{сут}$. Значения суточных переменных окружающей среды заимствованы из местных сводок. Интегрирование проводили по методу Эйлера с временным шагом 1 сут (Франс, Торнли, 1987)

Таким образом, полная модель роста травы содержит два дифференциальных уравнения для переменных состояния W_G и W_S :

$$\frac{dW_S}{dt} = \varphi\theta P - \frac{\mu W_G}{Y} - \gamma W_G, \quad (7.4.11a)$$

$$\frac{dW_G}{dt} = \mu_m \frac{W_G W_S}{W_G + W_S} - \gamma W_G - \beta W_G. \quad (7.4.11b)$$

Для расчета P используется уравнение (7.4.6). Параметрами среды служат суточное количество световой энергии J , температура T и долгота дня h . В модели 13 параметров: a , k , m , α , P_0 , P_1 , θ , μ_m , Y , γ_0 , β_0 , φ , f_c . Для сравнения с экспериментом необходимо использовать параметр f_c (формула (7.4.2)). Необходимо также задать начальные значения $W_S(t=0)$, $W_G(t=0)$.

На рис. 7.8 представлены экспериментальные данные и кривая роста массы сухого вещества, полученная из модели. Подробное описание модельных экспериментов можно найти в работе (Джонсон и др., 1981).

Модель сои. Эта модель представляет имитационное описание роста, развития и урожайности сои и считается наиболее подробной из разработанных к настоящему времени моделей сельскохозяйственных культур. Для прикладных целей она даже чересчур подробна, однако цели разработки этой модели скорее исследовательские. Изучить растение как сложную систему, описать совокупность внутренних процессов и взаимодействий с

внешней средой. Ответить на вопрос: достаточно ли полны наши знания об этих процессах и насколько они соответствуют реальности?

Концептуальный, математический и вычислительный подходы в модели сои аналогичны тем, которые были рассмотрены при описании модели роста травы. Принципиальное отличие в объеме: здесь несколько субмоделей, большое количество входных данных, соответственно требуются большое машинное время и вычислительные мощности, и более подробные выходные результаты могут быть получены. На рис. 7.9 изображена упрощенная блок-схема, иллюстрирующая ход вычислительного процесса. На рис. 7.10 приведены результаты моделирования в сопоставлении с соответствующими экспериментальными данными.

Рассмотренная выше модель травы оперирует двумя категориями сухого вещества – структурным и запасаемым (см. рис. 7.7), а в модели SOYMOD таких категорий четыре: структурные углеводы, доступные углеводы (неустойчивые соединения, которые могут передвигаться по растению), крахмал и белок. Эти вещества распределяются между различными морфологическими частями: пластинками и черешками листьев, плодами и корнями, тогда как в модели травы рассматривается всего один морфологический элемент – стебель.

В модели SOYMOD предполагается, что необходимые для процессов роста и жизнедеятельности растения материалы – это азот и углерод. Они перемещаются между морфологическими частями растения и реализуются в этих частях для роста, дыхания, образования новых органов, транспортных процессов. Соотношение между углеродом и азотом используют в качестве функций контроля за ростом различных частей растения. В этом смысле модель сои относится к моделям углеродно-азотного типа.

Модель агрофитоценоза пшеницы (система Симона). Наиболее детальная отечественная имитационная модель продукционного процесса сельскохозяйственных растений разработана под руководством Р.А. Полуэктова в Петербургском агрофизическом институте. Структурную схему модели мы уже обсуждали во введении к настоящей главе, она изображена на рис. 7.1. Как видно из схемы, уровень ее детализации близок к уровню модели SOYMOD.

С математической точки зрения модель представляет собой систему из нескольких уравнений в частных производных параболического типа и нескольких десятков обыкновенных дифференциальных уравнений. При переходе к численной схеме выбирают шаг интегрирования по координате x и по времени t . При этом в почвенной части модели выделяется до тридцати узлов расчетной сетки, а в посеве – до десяти. Базовый временной шаг модели выбран равным одному часу, это позволяет имитировать суточный ход как абиотических (энергообмен), так и биотических (фотосинтез, метаболизм) процессов. Общая размерность

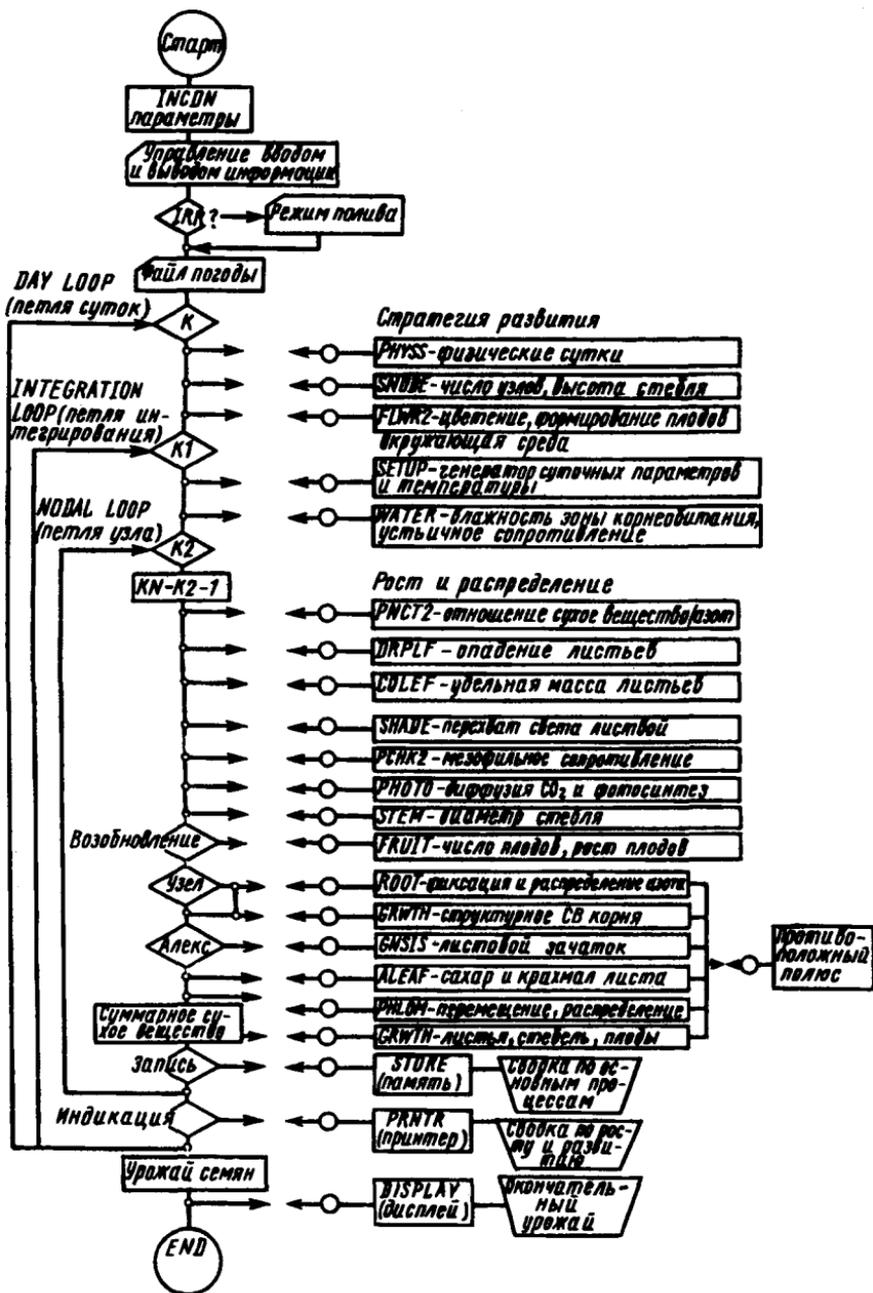
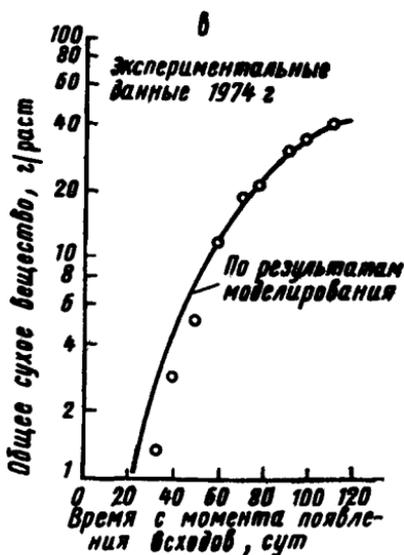
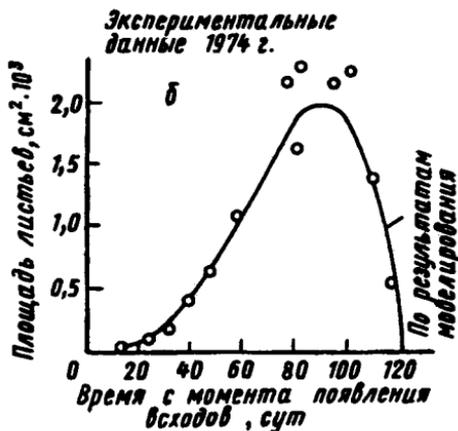
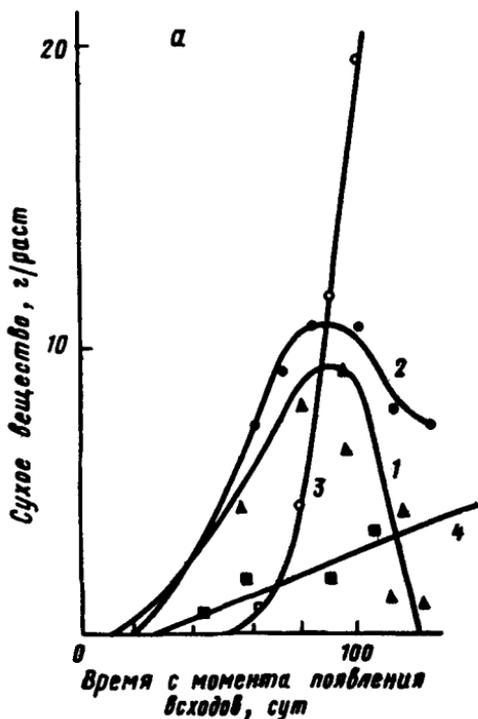


Рис. 7.9. Упрощенная схема алгоритма функционирования модели SOYMOD (Франс, Торили, 1987)

Рис. 7.10. Экспериментальные данные и результаты вычислений с помощью имитационной модели SOYMOD: а – сухое вещество пластинок и черешков листьев, стебля, плодов и корня, б – полная площадь листьев, в – суммарное сухое вещество. Данные полевых наблюдений 1974 г. 1 – пластинки листьев, 2 – стебель и черешки



пространства состояний модели после перехода к дискретному описанию превышает 1000.

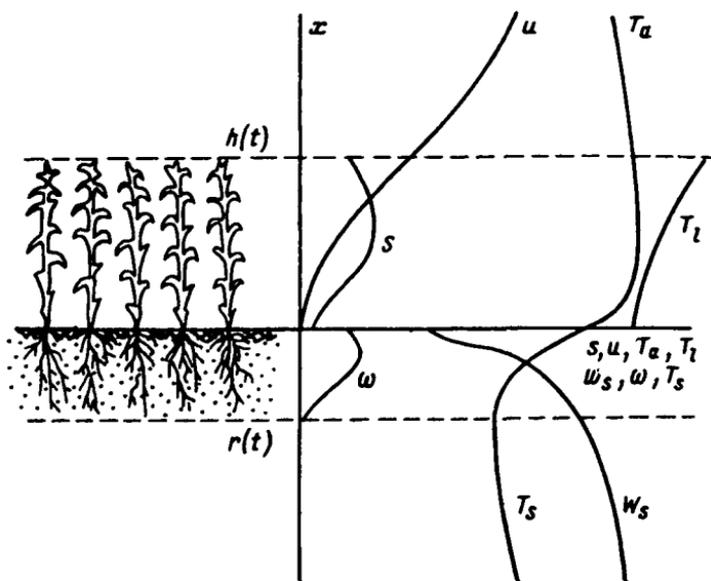


Рис. 7.11. Вертикальное распределение переменных в модели СИМОНА (Заславский, Полуэктов, 1988)

Состояние абиотической части системы характеризуется набором вертикально распределенных переменных: радиации (u), температуры (T_l) и влажности воздуха (S) в посеве, температуры (T_s) и влажности (W_s) почвы и др. (см. рис. 7.11). Биологическая часть системы представлена переменными: плотность ассимилирующей поверхности фитоэлементов $S(x)$, поглощающей поверхности корней $\omega(x)$, плотность отдельных составляющих биомассы (углеводы, аминокислоты, белки) и фитомассы в целом и др.

В модель включено описание процессов трех типов:

- 1) энерго- и массообмен, происходящий в среде обитания растений (в почве и приземном воздухе) и в самих растениях;
- 2) совокупность биофизических и физиологических процессов в растительном покрове, определяющих прирост биомассы, рост и развитие отдельных органов растения и формирования урожая;
- 3) экологическое взаимодействие культурных растений с сорняками, болезнетворными микроорганизмами и вредителями.

В качестве входных переменных выступают контролируемые (агротехника) и неконтролируемые (погода) внешние воздействия. Динамика погодных условий представлена реализациями многомерного случайного процесса.

Отдельные блоки модели подробно описаны в монографиях: (Бондаренко и др., 1982; Заславский, Полуэктов, 1988). Каждый из блоков представляет собой описание группы однородных физических, биофизических, биохимических или физиологических процессов в отдельных частях системы почва—растение—атмосфера.

В то же время каждый из блоков решает свою математическую задачу. Реализация численной схемы решения такой сложной системы на ЭВМ представляет собой самостоятельную трудную задачу. Для нее разрабатывается специальное математическое и программное обеспечение. Многие зарубежные модели реализованы с использованием языка CSMP (de Vries, 1975). В разработке модели пшеницы использовали систему имитационного моделирования нестационарных уравнений агросистем (СИМОНА).

СИМОНА осуществляет сборку моделей в виде отдельных блоков, передает управление от блока к блоку в ходе прогонки модели, управляет процессом дробления шага (в случае необходимости), управляет процессом общения с внешними устройствами ЭВМ и интерфейсом пользователя. Модель позволила решить целый ряд практически важных задач, касающихся оптимизации режимов орошения и внесения удобрений в разных климатических зонах, при различных погодных условиях.

Может показаться, что модели типа СИМОНА слишком сложны для использования в практике. В своем полном объеме такие модели, действительно, служат исследовательским целям. Однако их тщательный анализ открывает путь и для практических применений. На основе больших серий машинных экспериментов отдельные блоки модели были заменены регрессионными зависимостями. Создан дружественный интерфейс, позволяющий потребителю вести диалог для решения конкретных практических вопросов сельскохозяйственного производства. Например, запрашивать возможные пределы изменения урожая для конкретного поля, задавая величину и сроки выпадения осадков. Или решать оптимизационные задачи о сроках и дозах внесения удобрений. Такие модели просты в обращении, удобны для пользователей и могут применяться для решения конкретных задач управления производственным процессом растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко Н.Ф. Моделирование продуктивности агросистем. Л., 1982.
- Вол И.А., Коваль Г.М., Михайлов Н.М. Моделирование динамики процесса накопления биомассы сельскохозяйственного посева // Теоретические основы и количественные методы программирования урожая. Л., 1979. С. 83-92.
- Галямич Е.П. Оптимизация оперативного распределения водных ресурсов в орошении. Л., 1981.
- Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. М., 1988.
- Михайлов Н.М. Имитационное моделирование динамики азота в растении // Теоретические основы и количественные методы программирования урожая. Л., 1979. С. 71-81.
- Полуэктов Р.А. и др. Базовая модель продуктивности агроэкосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирование агроэкосистем. М., 1983. Т. 6.

Пыз Ю.А. Подмодель фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений // Теоретические основы и количественные методы программирования урожая. Л., 1979. С. 101-133.

Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л., 1975.

Сиротенко О.Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. Л., 1981.

Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977.

Торнли Дж. Х.М. Математические модели в физиологии растений. Киев, 1982.

Франс Дж., Торнли Дж. Х.М. Математические модели в сельском хозяйстве. М., 1987.

Schwcroft R.W. et. al. The soil—plant—atmospheric model and some of its predictions // Agric. meteorol. 1974. Vol. 14, N. 1. P. 287-307.

Wit C.T. de. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Wageningen. 1978.

Penning de Vries F.W.T. Simulation of plant growth and crop production. Wageningen. 1982.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Основные проблемы моделирования продукционных процессов	4
1.1. Классификация моделей	4
1.2. Имитационное моделирование	10
1.3. Устойчивость продукционных процессов	14
1.4. Проблемы моделирования биологических процессов на ЭВМ	17
1.5. Задачи управления биологическими процессами	21
Глава 2. Модели роста и развития отдельной популяции	25
2.1. Непрерывные модели	25
2.2. Влияние запаздывания	35
2.3. Дискретные модели популяций с неперекрывающимися поколениями	40
2.4. Матричные модели популяций	49
2.5. Стохастические модели популяций	58
2.6. Пространственное распространение вида	64
Глава 3. Модели взаимодействия двух популяций	69
3.1. Классификация взаимодействий	69
3.2. Вольтерровские модели конкуренции	72
3.3. Вольтерровские модели взаимоотношений типа хищник—жертва	77
3.4. Учет пространственного перемещения	88
3.5. Обобщенные модели взаимодействия двух видов	91
3.6. Влияние запаздывания на устойчивость системы	105
3.7. Экологические диссипативные структуры	111
Глава 4. Модели биологических сообществ	117
4.1. Структура сообществ	117
4.2. Модель простой трофической цепи	123
4.3. Стационарные состояния и динамические режимы в сообществе из трех видов	127
4.4. Взаимосвязь потоков вещества и энергии	134
4.5. Системы с фиксированным количеством вещества	140
4.6. Статистическая механика вольтерровских систем	150
4.7. Модели систем с лимитированием	154
4.8. Комpartmentальные системы	164
Глава 5. Продукционные процессы в водных экосистемах	171
5.1. Описание обменных процессов в водной среде	173
5.2. Модель планктонного сообщества пелагиали белого моря	178
5.3. Пространственно-временные закономерности динамики фитопланктона	183
5.4. Круговорот вещества и энергии в озерных экосистемах	191
5.5. Динамика рыбного стада	198
5.6. Имитационная модель Азовского моря	206

Глава 6. Модели культивирования микроорганизмов	216
6.1. Непрерывная культура микроорганизмов. Модель Моно	217
6.2. Роль процесса отмирания и лизиса	225
6.3. Микроэволюционные процессы в микробных популяциях	234
6.4. Возрастные распределения микроорганизмов	242
6.5. Связь биохимической структуры метаболизма микроорганизмов и кинетики роста микробной популяции .	249
6.6. Оптимальное управление процессами культивирования микроорганизмов	259
Глава 7. Модели продукционного процесса растений	271
7.1. Общая модель прироста биомассы	275
7.2. Метаболизм и распределение ассимилятов	278
7.3. Фотосинтез и дыхание	282
7.4. Примеры функциональных моделей сельскохозяйственных культур	289

Учебное издание

РИЗНИЧЕНКО Галина Юрьевна,

РУБИН Андрей Борисович

**МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ**

Зав. редакцией *И.И. Шегура*

Редактор *Н.М. Горелик*

Художественный редактор *А.А. Прокошев*

Оператор ПЭВМ *К.Е. Панкратьев*

Корректоры *И.А. Мушыхова,*

М.А. Мерцкова

ИБ 4517

Сдано в набор 5.05.92.

Подписано в печать 23.02.93.

Формат 60x90 1/16. Бумага офс.

Гарнитура литературная. Офсетная печать.

Усл. печ. л. 19,00. Уч.-изд. л. 18,55.

Тираж 870 экз. Заказ N 1097. Изд. N 2243.

**Оригинал-макет подготовлен
с использованием издательской системы ТРХ
в ЛВМ механико-математического факультета МГУ**

**Ордена "Знак Почета" издательство
Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография ордена "Знак Почета" изд-ва МГУ.
119899, Москва, Ленинские горы**