

КИНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ БИОЦЕНОЗА

Т. В. Быстрова, Л. А. Шелепин

Предложена модель, описывающая биоценоз как целое. Она имеет аналогии в кинетике заселенностей энергетических уровней молекул. Обсуждаются возможности использования кинетических методов в анализе экологических проблем.

В настоящее время находят применение такие экологические модели, как "хищник — жертва", "ресурс — потребитель", трофические цепи /1, 2/. Для трофических цепей, включающих последовательность поедающих друг друга организмов, имеет место следующая система уравнений:

$$\partial N_0 / \partial t = Q_0 - V_0(N_0) N_1, \quad (1)$$

$$\partial N_i / \partial t = k_i V_{i-1}(N_{i-1}) N_i - V_i(N_i) N_{i+1} - m_i N_i + D_i \Delta N_i, \quad i = 1, 2, \dots$$

Здесь Q_0 — поток ресурса, обеспечивающий жизнедеятельность биоценоза; N_i — плотность популяции i -го вида (в числах особей или биомассе); V_i — вероятность гибели организма i -го вида за счет его поедания организмами $(i + 1)$ -го вида; m_i — вероятность смертности; k_i — коэффициенты использования биомассы съдаемого организма; D_i — коэффициенты диффузии популяций в пространстве x, y, z . Вид трофических функций V_i может быть определен с помощью экспериментальных данных. В простейшем случае, когда биоценоз занимает определенную, неизменную область, а трофические связи напряжены (т.е. для каждого последующего вида предыдущий вид, являющийся пищевым ресурсом, находится в недостатке и вся доступная пищевая масса потребляется) система (1) приобретает вид:

$$dN_0 / dt = Q_0 - v_{01} N_0 N_1, \quad (2)$$

$$dN_i / dt = k_i v_{i-1, i} N_{i-1} N_i - v_{i, i+1} N_i N_{i+1} - m_i N_i$$

где v_{rs} — вероятность поедания организма r организмом s . Уравнения (2) имеют прямую аналогию с уравнениями кинетики заселенностей энергетических уровней молекул, причем величины v_{rs} являются аналогами вероятностей столкновительных переходов, m_i — радиационных.

Несмотря на ряд практических приложений указанных частных моделей, в современных условиях мощного антропогенного воздействия все более остро встает вопрос об изменениях или даже о выживании биоценоза как целого. Поэтому возникает необходимость создания соответствующих моделей, в первую очередь достаточно простой и пригодной к дальнейшему обобщению базовой модели. Попытка ее разработки и составляет цель данной работы.

В биоценозе, содержащем сложный набор разветвляющихся и пересекающихся трофических цепей, идет непрерывное изменение образовавшейся биомассы, переход ее из одной формы в другую. Такое преобразование биологических объектов при поедании организмами друг друга можно представить как движение вдоль некоторой биологической оси, характеризуемой переменной E , являющейся аналогом энергии в кинетике заселенностей молекул /3/ или размера кластера /4/, т.е. биологические процессы в биоценозе описываются переменными E, t (в общем случае к ним добавятся пространственные переменные x, y, z).

В трофических цепях биоценоза поток биомассы идет в направлении возрастания E /5/, и по мере движения по оси E происходит диссипация биомассы. Каждый последующий организм в трофических цепях, как и популяция в целом, усваивает биомассу предыдущих организмов только частично, с коэффициентом преобразования k_i . При этом каждой популяции можно сопоставить определенный уровень E_i . В простейшем предположении диссипация пропорциональна биомассе $W(E)$:

$$dW(E) / dE = - aW(E), \quad (3)$$

где a — коэффициент пропорциональности, постоянный для данного биоценоза. В этом случае зависимость биомассы от координаты E носит экспоненциальный характер $W = W_0 \exp(-aE)$.

В любом конкретном биоценозе трофические цепи претерпевают многократные разветвления. Формула (3) относится к полному потоку (включающему все ветви), величина которого зависит только от E . Постоянная a , определяемая свойствами биоценоза как целого, равна сумме парциальных величин a_l , взятых с весом W_l/W , характеризующим вклад каждой из l ветвей в общий поток: $a = \sum_l a_l W_l/W$.

С кинетической точки зрения экосистему можно рассматривать как набор уровней, соответствующих популяциям и занимающих определенное положение на оси E . Расстояния между уровнями можно определить с помощью коэффициентов преобразования биомассы k_i , приравняв первые два члена уравнений (1). Отсюда получаем $\exp(-aE_{i+1,i}) = k_i V_{i-1}/V_i$, $E_{i+1,i} = E_{i+1} - E_i$, т.е. для простой трофической цепи $E_i = (1/a) \ln(V_{i-1}/V_0 k_1 k_2 \dots k_{i-1})$. В общем случае, когда есть разветвления потока, при определении E_i должен быть учтен равновесный вклад каждой из ветвей.

Таким образом, в полной аналогии с кинетикой заселенностей имеем систему уровней E_i и системы уравнений баланса типа (1), (2), описывающие переходы между ними. Параметры $a, a_l, V_i k_i$ определяются из экспериментальных данных для конкретных биоценозов с помощью различных способов осреднения. Величину $1/a = T_\delta$ можно интерпретировать как характерную "температуру" биоценоза, $\Delta E/T_\delta$ — как приращение негэнтропии, а движение вдоль оси E — как усложнение структуры /5/.

До сих пор речь шла о стационарной функции распределения заселенностей системы уровней $N_i \sim \exp(-aE_i)$. Полная система кинетических уравнений, определяющих временные зависимости, может быть использована для анализа результатов антропогенных воздействий. Важной особенностью многоуровневого подхода, хорошо изученной на примере кинетики заселенностей энергетических уровней, является то, что наиболее сильное возмущение может оказаться отнюдь не в тех звеньях, которые непосредственно подвергаются воздействию. Поэтому рассмотрение двухуровневых схем "хищник — жертва" и "ресурс — потребитель" далеко не всегда является адекватным.

Для выявления общих закономерностей эволюции и устойчивости многоуровневых систем удобен континуальный подход, широко применяющийся в физике и заключающийся в том, что числа N_i и константы $k_i, v_{i,i-1}, m_i$ рассматриваются как непрерывные функции E . С помощью стандартных операций перехода /3/ вместо системы (2) обыкновенных дифференциальных уравнений имеем одно дифференциальное уравнение в частных производных, описывающее систему в переменных E, t :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial E} \left[\frac{v(1+k)}{2b} N^2 \right] - \left[v(1-k) + \frac{v}{2b} \frac{\partial(1-k)}{\partial E} - \frac{(1-k)}{2b} \frac{\partial v}{\partial E} \right] N^2 - mN. \quad (4)$$

Здесь b — коэффициент пропорциональности между i и E . Величина $Q(E) = v(1+k)N^2/2b$ определяет поток вещества в положительном направлении оси E , второй и третий члены в правой части (4) — диссипацию. В рамках континуального подхода в полной мере могут быть использованы методы механики сплошных сред, позволяющие выявлять критерии подобия процессов, протекающих в экосистемах, а также получать различные частные и приближенные решения, описывающие поведение биоценоза под влиянием тех или иных внешних факторов. Так конкуренция за выживание может быть описана добавлением в (4) членов типа βN^2 . При анализе результатов локального воздействия на отдельные популяции в правую часть (4) добавляется функция источника типа $A(t)N(E)\delta(E-E_0)$.

Таким образом, задача описания поведения популяций, составляющих биоценоз, при антропогенных воздействиях сводится к анализу обычной многоуровневой релаксации. Спецификой является наличие при больших временах осциллирующих решений, как, например, в модели "хищник – жертва". В отличие от теории релаксации колебательных уровней молекул, при анализе биоценозов особую роль играет последовательный анализ уравнений на устойчивость.

Авторы благодарны Н.А. Генералову за полезные обсуждения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., Наука, 1987.
2. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М., Наука, 1978.
3. Гордиец Б. Ф., Осипов А. И., Шелепин Л. А. Кинетика процессов в газах и молекулярные лазеры. М., Наука, 1980.
4. Зельдович Я. Б. ЖЭТФ, 12, 525 (1942).
5. Одум Ю. Экология, т. 1, М., Мир, 1986.

Поступила в редакцию 1 августа 1989 г.