

УДК 577.472:51

ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ВОДНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ¹

Г. Г. Винберг и С. И. Анисимов

Виды животных и растений могут существовать длительное время только в составе природных или искусственных экологических систем. Нужные человеку пищевые и кормовые продукты, материалы и вещества животного или растительного происхождения продуцируются в определенных экосистемах, каждая из которых обладает определенной биологической продуктивностью, создающейся в результате сложного взаимодействия между многочисленными и разнородными компонентами ее и условиями существования.

Биологическая продуктивность экологической системы определенного типа, рассматриваемая по отношению к некоторому показателю, может быть более высокой или более низкой. Очевидно, уровень продуктивности в каждом отдельном случае ограничен как исходными ресурсами, так и эффективностью их использования в рассматриваемом направлении. Ввиду исключительной сложности явлений и малой изученности закономерностей, управляющих биологической продуктивностью, обычно нелегко определить, каковы возможности использования исходных ресурсов и с какой эффективностью они фактически используются при данных условиях для создания определенной продукции.

Несмотря на обилие и разнообразие входящих в природные экосистемы организмов и, казалось бы, необозримую сложность их взаимоотношений, в современной экологии уже разработаны и получили признание некоторые важные понятия и принципы, с помощью которых можно приступить к построению общей теории биологической продуктивности, к разработке научных основ управления эффективностью природных и искусственно создаваемых экосистем. Сюда прежде всего следует отнести энергетический принцип изучения продуктивности экосистем и биотического круговорота. Благодаря тому что потенциальная энергия первичной продукции в отличие от вещества в биотическом круговороте может быть использована только один раз, энергетический принцип дает возможность выразить функциональную роль самых различных компонентов экосистемы, как и общий результат их жизне-

¹ В обсуждении исходных данных для построения модели и в обработке машинной печати результатов модельных опытов участвовали аспиранты и сотрудники кафедры зоологии беспозвоночных животных Белорусского государственного университета им. Ленина. Э. А. Шушкина, Г. А. Печень, А. П. Остапеня, Р. З. Ковалевская, Т. М. Михеева и Н. М. Крючкова. Работа сдана в печать в конце 1964 г.

Большую помощь в составлении программы для машинного решения задачи оказал сотрудник Института физики АН БССР Е. Ф. Ноготов. Основные вычисления проведены на Вычислительном центре АН БССР.

деятельности, в строго определенных абсолютных единицах, например в калориях. При приложении этого принципа к конкретным материалам встречаются с необходимостью различать трофические уровни использования энергии, которые представляют собой современную уточненную форму давно сложившихся представлений о «пищевой цепи». Как энергетический принцип может быть использован для количественной трактовки биотического круговорота и продуктивности экосистем, было рассмотрено ранее (Винберг, 1962). В той же работе был продемонстрирован расчет «потока энергии» и трофических взаимоотношений на примере модельной экосистемы. Однако было рассмотрено только одно определенное стационарное состояние очень простой модели.

В настоящее время есть возможность привлечь к изучению закономерностей продуктивности экосистем метод математического моделирования с применением при исследовании модели электронных вычислительных машин, как это сделали Меншуткин и Жаков (1964) по отношению модельной популяции рыб.

Различия между природными экосистемами выражаются не только в колоссальном числе возможных вариантов их видового состава, но затрагивают и основные закономерности взаимоотношений компонентов. Так, например, в наземных экосистемах биомасса продуцентов, как правило, во много раз больше биомассы консументов, в то время как в водных планктонных экосистемах биомасса первого звена — фитопланктона — нередко бывает меньше биомассы консументов. Уже этот факт, связанный с малыми размерами, интенсивным обменом, быстрым ростом взвешенных в воде планктонных водорослей и присущим только водным животным фильтрационным питанием, придает трофическим взаимоотношениям в водной среде особый характер. В частности, при фильтрационном питании, когда численность «жертв» на много порядков выше численности «хищников», вряд ли можно при построении модели плодотворно использовать известный принцип Вольтерра (Volterra, 1935), согласно которому потребление жертв пропорционально вероятности встречи их с хищником. Известно, что фильтраторы в широких пределах концентрации пищи способны регулировать скорость фильтрации и удерживать потребление на одном уровне.

По-видимому, на пути установления общих закономерностей продуктивности, устойчивости и других свойств экосистем окажется полезным исследовать модели отдельных их важнейших типов.

Наиболее распространенный тип экосистем — пелагические области морей и озер, занимающие около 65% поверхности Земли. В пелагическом сообществе единственным первоисточником энергии и вещества для всех форм жизни служит первичная продукция планктона. Для первого опыта моделирования экосистемы такого типа следует, естественно, взять простейший случай, который, однако, должен включать важнейшие характерные особенности такой системы в той мере, в какой это возможно при современном уровне знаний.

Соответственно была взята модель, реальный прототип которой может быть представлен в виде пруда или бассейна для выращивания планктоноядной рыбы. Условно было принято, что в водоеме, кроме планктона и рыб, нет ни бентоса, ни перифитона, ни других водных сообществ, поэтому рассматриваемые явления биотического круговорота происходят в водной толще его. Температура (20°C) и другие условия среды приняты оптимальными и константными. В частности, принято, что биогенных веществ, необходимых для создания первичной продукции, имеется в избытке, как, например, в интенсивно удобренных прудах.

Таким образом, условились, что извне поступает только энергия солнечной радиации, необходимая для образования продуктов фотосинтеза — единственного источника энергии для всех последующих трофических уровней. Первичная продукция, т. е. скорость новообразования органических веществ, при достаточной биомассе фитопланктона ограничена только поступающей энергией радиации. Первичная продукция в свою очередь лимитирует промежуточную продукцию, в данном случае представленную зоопланктоном. Зоопланктон потребляют выращиваемые рыбы, прирост которых и служит конечной продукцией системы. Биотический круговорот вещества и энергии неизбежно сопровождается образованием мертвого органического вещества, за счет которого создается биомасса гетеротрофных бактерий. Неполная минерализация мертвого органического вещества приводит к его накоплению. Накапливаемое относительно стабильное и инертное органическое вещество выходит из биотического круговорота и поэтому должно быть отнесено к конечной продукции системы.

Таким образом, в состав экосистемы рассматриваемого типа входят пять компонентов: фитопланктон, зоопланктон, рыбы, бактерии и мертвое вещество, которое можно представить в виде взвешенного в воде детрита.

Хорошо известно, что каждый из перечисленных компонентов или трофических уровней в действительности представлен большим числом видов, различно участвующих в биотическом круговороте, все особенности которых, естественно, невозможно отразить в модели. Однако следует учесть, что виды, принадлежащие к одному трофическому уровню, но из-за неодинаковых размеров или по другим причинам различным образом потребляемые, занимают разные места в биологическом круговороте. В частности, не все представители фитопланктона в равной мере потребляются фильтраторами. В модели учтен и этот важный момент, но во избежание чрезмерного усложнения ее было решено ограничиться подразделением фитопланктона только на два компонента, а зоопланктона — на три. Фитопланктон в модели представлен, во-первых, непотребляемыми, например, крупными водорослями, которые везде в дальнейшем обозначаются греческой буквой α , и, во-вторых, водорослями, потребляемыми зоопланктоном, — β . Зоопланктон представлен фильтраторами, потребляющими фитопланктон и бактерий, и хищным зоопланктоном. Рыбы потребляют не все виды зоопланктона. Поэтому фильтраторы зоопланктона в свою очередь разбиты на два компонента — на непотребляемых рыбами мелких фильтраторов (γ) и потребляемых рыбами более крупных (δ). Хищный зоопланктон (ϵ) питается как крупными (δ), так и мелкими (ν) фильтраторами. Рыбы (ζ) потребляют, кроме крупных фильтраторов (δ), также и хищный зоопланктон (ϵ). Бактерии (η) питаются мертвыми органическими веществами (ν) и сами наряду с фитопланктоном (β) служат пищей фильтраторам зоопланктона (γ) и (δ). Эти трофические взаимоотношения компонентов показаны на рис. 1.

Таким образом, в модели, хотя и в упрощенном виде, получило некоторое отражение явление избирательности питания, поскольку принято, что фильтраторы потребляют не весь фитопланктон, а только один из двух его компонентов β , а рыбы — два из трех компонентов зоопланктона δ и ϵ . Трофическая конкуренция в модели представлена тем, что γ и δ имеют общие компоненты питания β и η , так же как и ϵ и ζ , в питании которых общим компонентом является δ . На автотрофном уровне α и β находятся в конкурентных отношениях за свет. Данная, как и всякая другая модель, не может, да и не должна отражать все многообразие связей реальных экологических систем. Но, с другой стороны, модель

может быть полезной только при условии, что она правильно передает существенные связи и что неизбежные упрощения не исказили существо взаимоотношений основных ее компонентов. В каждом отдельном случае нелегко определить, насколько удалось соблюсти эти условия. Чтобы это выяснить, надо провести внимательное исследование системы и сопоставить его, результаты с эмпирическими данными.

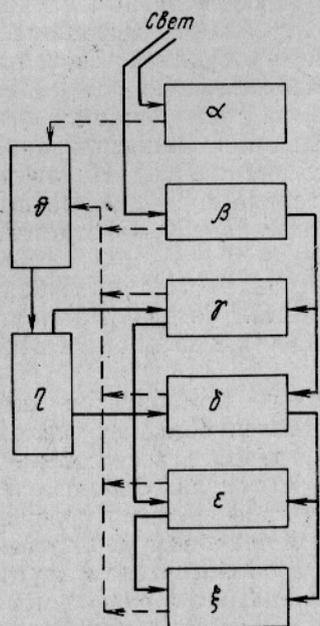


Рис. 1. Блок-схема модели экосистемы. Стрелками показаны трофические связи в направлении от потребляемого к потребляющему компоненту системы:

α и β — первичная продукция (α — не потребляемый, β — потребляемый зоопланктоном фитопланктон), γ , δ , ϵ и ζ — промежуточная продукция (γ — непотребляемый, δ — потребляемый рыбами зоопланктон, ϵ — хищный зоопланктон и ζ — бактерии), η — конечная продукция (ζ — рыбы и θ — мертвое органическое вещество).

При построении модели необходимо определить, для какой цели она предназначается, какие из многих различных сторон явления намечается выяснить с ее помощью. В нашем случае первоначально предполагалось определить максимально возможный выход полезной конечной продукции экологической системы данного типа и выяснить некоторые из существенных условий, от которых зависит эффективность использования поступающей в систему энергии.

На входе системы — энергия солнечной радиации, на выходе — рассеянная энергия, энергия накопившегося мертвого вещества и полезная продукция в виде энергии вещества тел выращенных рыб. За итоговый показатель эффективности использования поступившей энергии для создания полезной продукции естественно взять отношение количества энергии, накопленной в теле рыб, к энергии, поступившей в систему за то же время. Аналогично показателем эффективности использования ассимилированной энергии будет отношение энергии выращенных рыб к валовой первичной продукции.

При построении системы были приняты во внимание гидробиологические представления, сложившиеся на основе большого опыта изучения водоемов. В связи с этим можно было надеяться, что исследование системы поможет уточнить некоторые из частных соображений, принятых во внимание при ее построении. Так, например, при избранной структуре модели существенным является вопрос о влиянии на эффективность системы в целом наличия двух форм

фитопланктона (α) и (β), из которых только одна (β) потребляется зоопланктоном, а также трех форм зоопланктона (γ , δ , ϵ), из которых рыбами потребляются только две (δ , ϵ). Интересно было также выяснить, какое значение для стабильности и эффективности экосистемы приобретает хищный зоопланктон при взятой структуре модели. По всем этим вопросам в гидробиологической литературе можно встретить различные, часто противоположные мнения. Многие из них, не учитывая сложности явления, отличаются односторонностью. Так, распространено мнение, что непотребляемые или плохо потребляемые водоросли фитопланктона, например крупные колониальные сине-зеленые, по этой причине в рыбохозяйственных прудах играют только отрицательную роль. С другой стороны, можно указать на противоречащие этому положению данные и соображения (Винберг, 1952; Винберг и Ляхнович, 1965).

К каким важным последствиям приводит то, что рыбы потребляют преимущественно некоторые, например крупные, формы зоопланктона, демонстрируют первоначально казавшиеся парадоксальными наблюдения, согласно которым в некоторых случаях биомасса зоопланктона в зарыбленных прудах не только не ниже, но даже выше, чем в незарыбленных. Это возможно, например, за счет преимущественного развития непотребляемых или малопотребляемых рыбами форм (Григорек, Гильбрихт, Сподневская, 1962).

В отношении хищного зоопланктона преобладает мнение, что он, вступая в пищевую конкуренцию с рыбами, имеет только отрицательное значение для рыбопродуктивности водоема. Между тем хищный зоопланктон, потребляя недоступные или малодоступные рыбам мелкие формы зоопланктона и сам становясь добычей рыб, мобилизует иначе недоступные для рыб кормовые ресурсы водоема. Оказывается необходимым выяснить условия, при которых преобладает положительная или отрицательная функция хищного зоопланктона.

В общей форме ясно, что гетеротрофные бактерии, участвующие в минерализации мертвого органического вещества, частично рассеивают заключенную в нем энергию, частично используют мертвое органическое вещество для построения тел, потребляемых зоопланктоном. Однако еще мало известно, каково значение этого явления в количественном отношении при различных условиях.

Очевидно, модель, полезная для выяснения количественных закономерностей продукционного процесса, должна быть построена на соответствующей основе. Как уже упоминалось, такую основу дает энергетический принцип трактовки биотического круговорота в экосистеме (Винберг, 1962), последовательно проведенный в изложенных далее построениях.

Для каждого из компонентов экосистемы справедливо равенство

$$\frac{dB_i}{dt} = P_i - H_i - T_i - M_i - \sum C_{ik} P_k, \quad (1)$$

где t — время в сутках;

B_i — биомасса i -го компонента, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2}$;

P_i — суточная величина его рациона, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$;

H_i — то же, неусвоенной пищи, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$;

T_i — то же, трат на энергетический обмен, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$;

M_i — то же, отмирания, сопровождающегося переходом живой биомассы в мертвое вещество, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$;

$\sum C_{ik} P_k$ — уменьшение биомассы i -го компонента за счет потребления;

C_{ik} — доля i -го компонента в питании k -го.

Суммирование выполняется по всем уровням, для которых i -й компонент служит пищей.

Удобно считать, что рассматриваемый водоем или бассейн имеет глубину 1 м, тогда P_i, H_i, T_i, M_i получают следующую размерность: $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Как уже указывалось выше, внешние условия, в которых находится система, предполагаются неизменными во времени. Поэтому входящие в правую часть равенства (1) величины P_i, H_i, T_i, M_i и т. д. являются функциями лишь биомасс B . Некоторые из этих функций известны по эмпирическим данным, другие — при настоящем уровне знаний могут быть выбраны лишь произвольно. α и β , т. е. первым двум автотрофным компонентам, энергетической «пищей» (рационом) является свет. Для удобства «потребленная пища» была приравнена

к ассимилированной энергии света. Тогда $H=0$. При этом условия P_α и P_β представляют первичную валовую продукцию, или истинный фотосинтез. При малых биомассах фитопланктона фотосинтез растет с возрастанием биомассы, но, естественно, безгранично, так как энергия, поглощенная при фотосинтезе планктона, не может превышать некоторую долю энергии солнечной радиации, поступающей за сутки на единицу поверхности воды. Наблюдения показали, что даже в наиболее продуктивных водоемах эта доля в лучшем случае близка, но не выше 0,008 или 0,8% (Винберг, 1960). Тогда при общей энергии поступающей солнечной радиации, равной $500 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$, или $5000 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$, максимальная величина суммарной первичной продукции обоих компонентов фитопланктона ($P_\alpha + P_\beta$) равна $40 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Теперь следует определить, с какой скоростью при возрастании общей биомассы фитопланктона ($B_\alpha + B_\beta$) первичная валовая продукция приближается к этой величине. Поскольку по мере возрастания биомассы фитопланктона $P_\alpha + P_\beta$ стремится к $(P_\alpha + P_\beta)_{\text{max}} = 40$, отношение $\frac{(P_\alpha + P_\beta)}{(B_\alpha + B_\beta)}$ максимально при малых ($B_\alpha + B_\beta$) и уменьшается при возрастании $B_\alpha + B_\beta$, что можно представить, например, в следующем виде:

$$P_\alpha + P_\beta = (P_\alpha + P_\beta)_m [1 - 10^{-k(B_\alpha + B_\beta)}] \quad (2)$$

Чтобы по возможности не отходить от реальных величин, было принято, что, когда $(B_\alpha + B_\beta) = 1$, т. е. при малых биомассах фитопланктона, $P/B = 1,25 \text{ сутки}^{-1}$. При содержании хлорофилла 2,5% это соответствует суточному ассимиляционному числу 80—90. Тогда, используя равенство (2), получим $k = 0,0139$ и

$$(P_\alpha + P_\beta) = 40 [1 - 10^{-0,0139(B_\alpha + B_\beta)}] \quad (2a)$$

Экспериментальные данные не дают определенных указаний, как различаются в природных условиях относительные скорости первичной продукции, например, у мелких, охотно потребляемых зоопланктоном протококковых и у плохо потребляемых, например, планктонных сине-зеленых. Поэтому было принято, что уравнение (2a) справедливо как в отношении всего фитопланктона ($\alpha + \beta$), так и отдельных его компонентов (α , β), причем P_α и P_β пропорциональны соответственно биомассам B_α и B_β , т. е.

$$P_\alpha = \frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} (P_\alpha + P_\beta), \quad P_\beta = \frac{B_\beta}{B_\alpha + B_\beta} (P_\alpha + P_\beta) \quad (2b)$$

Для автотрофных компонентов $H_\alpha = H_\beta = 0$.

Траты на обмен (T_α и T_β) определяют следующим образом. По многочисленным данным измерений скорость потребления кислорода (дыхание) одноклеточными водорослями близка к $Q_{O_2} = 2$, т. е. за 1 ч при 20°C потребляется 2 мм^3 кислорода на 1 мг сухого вещества, или $48 \text{ мл } O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$, или $0,24 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Здесь и везде далее взят оксикалорийный коэффициент $5 \text{ ккал} \cdot \text{г } O^{-1}$, который немного выше среднего оксикалорийного коэффициента при окислении органических веществ (4,86). Калорийность сухого вещества водорослей принята равной $5 \text{ ккал} \cdot \text{г } O^{-1}$. Тогда затраты на обмен в долях от биомассы, как и везде далее выраженной в $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2}$, составляют

$$T_\alpha = 0,05 B_\alpha \text{ и } T_\beta = 0,05 B_\beta$$

Накопление биомассы β ограничено потреблением ее зоопланктоном. Биомасса α не потребляется непосредственно и поступает в круговорот после отмирания и усвоения бактериями. В природных условиях, особенно при цветении воды сине-зелеными, нередко наблюдается, что после достижения большой биомассы начинается массовое отмирание фитопланктонных водорослей. Для устранения возможного чрезмерного возрастания биомассы водорослей и обеспечения участия их в круговороте через мертвое вещество и бактерий введено отмирание водорослей при приближении к предельной биомассе фитопланктона, равной суммарной биомассе $(B_\alpha + B_\beta) = 200$. Эта величина соответствует условиям сильного цветения воды в высокопродуктивных водоемах.

Отмирание фитопланктона было передано функцией

$$M_\alpha + M_\beta = 4 \cdot 10^{-10} [B_\alpha + B_\beta - 50]^5. \quad (2в)$$

Выражение (2в) имеет смысл только для $B_\alpha + B_\beta \geq 50$, в противном случае $M_\alpha + M_\beta = 0$. Чтобы подчеркнуть это, мы будем в дальнейшем в аналогичных случаях использовать фигурные скобки

$$\{x\} = \begin{cases} x, & x > 0 \\ 0, & x \leq 0 \end{cases}$$

Функция (2в) выбрана таким образом, чтобы отмирание было равно нулю при малых $(B_\alpha + B_\beta)$ и резко возрастало при приближении к предельному значению $B_\alpha + B_\beta = 200$, достигая эффективной продукции, т. е. разности $(P_\alpha + P_\beta) - (T_\alpha + T_\beta)$, составляющей при этом приблизительно $40 - 0,05 \cdot 200 = 30$.

Таким образом, при $B_\alpha + B_\beta \approx 200$ рост биомассы фитопланктона прекращается. Так же как и продукция, отмирание отдельных компонентов фитопланктона взято пропорционально их относительным биомассам¹.

Поэтому

$$M_\alpha = \frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} (M_\alpha + M_\beta), \quad M_\beta = \frac{B_\beta}{B_\alpha + B_\beta} (M_\alpha + M_\beta). \quad (2г)$$

Теперь по отношению к α и β все члены уравнения (1), за исключением последнего, найденного ниже, известны, так как H_α и H_β равны нулю.

Три компонента в составе зоопланктона (γ, δ, ϵ) имеют много общего и поэтому сходным образом включаются в рассматриваемую модель экосистемы. Ввиду малых размеров, относительно короткого жизненного цикла и высокой численности особей было признано возможным рассматривать каждый из компонентов зоопланктона как популяцию, со-

¹ Первоначально намечалось ввести отмирание только для предотвращения чрезмерного накопления потребляемого фитопланктона α , но затем для упрощения этот член был включен также и в уравнение (1) для β . К сожалению, своевременно не были замечены неблагоприятные последствия этих изменений. Благодаря тому, что M_β , как и M_α , зависит от суммарной биомассы планктона, M_β всегда составляет такую же долю от B_β , как M_α от B_α . Но в отличие от B_α прирост B_β , кроме того, снижается потреблением $C_{\beta\gamma} P_\gamma$ и $C_{\beta\delta} P_\delta$. В результате соотношения пропорциональности $P_\alpha - T_\alpha - M_\alpha = B_\alpha / B_\beta (P_\beta - T_\beta - M_\beta)$ при приближении к стационарному состоянию $\Sigma C_{\beta\kappa} P_\kappa \rightarrow 0$ и быстро падает, устанавливаясь на нижнем уровне ($B_\beta = 0,3$, см. ниже). Потребление прекращается, и вся система существует практически только за счет отмирания непотребляемого фитопланктона (α), так как B_β было взято очень малым (0,3). Очевидно, это очень неудачные условия. Поэтому нельзя было успешно исследовать важный и интересный вопрос об относительном значении для продуктивности системы обоих компонентов фитопланктона.

стоящую как бы из средних особей, без учета возрастного состава ее и времени индивидуального развития. При этом условии изменения биомассы эквивалентны изменениям численности. Впрочем, подразделение фильтраторов зоопланктона на «мелких» и «крупных» позволяет к непотребляемым рыбами мелким (γ) формам отнести также и молодь крупных фильтраторов (δ).

В соответствии с реальными для пресноводного планктона величинами средней сырой вес (масса) одной особи (w_i) был принят равным

$$w_{\gamma} = 5 \cdot 10^{-6} \text{ г}; w_{\delta} = 5 \cdot 10^{-5} \text{ г}; w_{\epsilon} = 2,5 \cdot 10^{-5} \text{ г}$$

или

$$w_{\gamma} = 3 \cdot 10^{-6} \text{ ккал}; w_{\delta} = 3 \cdot 10^{-5} \text{ ккал}; w_{\epsilon} = 1,5 \cdot 10^{-5} \text{ ккал}$$

при калорийности сырого веса (массы) $0,6 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$.

Зная зависимость обмена от индивидуальной массы, легко получить, какие затраты на обмен соответствуют определенной индивидуальной массе. Для ракообразных в естественных условиях при температуре 20°C была принята следующая зависимость интенсивности обмена от индивидуальной массы (w):

$$\frac{Q}{w} = 0,2w^{-0,19} \text{ мл О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}. \quad (3)$$

При взятой калорийности 1 ккал соответствует массе $1,667 \text{ г}$ и $\frac{Q}{w} = 0,2 \cdot 1,667^{-0,19} = 0,1815 \text{ мл О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ или $0,02178 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Следовательно, если $w = 1,667 \text{ г} = 1 \text{ ккал}$, $Q = 0,02178 \cdot 1,667 = 0,0363 \text{ ккал} \cdot \text{ккал}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

$$T = 0,0363 w^{-0,19} \text{ сутки}^{-1},$$

здесь w выражен в ккал , а T — в долях от биомассы за сутки. Взяв приведенные выше значения w_{γ} , w_{δ} и w_{ϵ} , найдем, что $T_{\gamma} = 0,408 B_{\gamma}$, $T_{\delta} = 0,263 B_{\delta}$, $T_{\epsilon} = 0,300 B_{\epsilon}$.

Рацион зоопланктона, или количество пищи, потребляемое им за сутки, находили следующим образом. За основу взяли следующую функциональную зависимость рациона P от биомассы пищи $B_{\text{п}}$:

$$P = P_{\text{max}}(1 - 10^{-kB_{\text{п}}}), \quad (4)$$

где P_{max} — максимальный рацион при достаточном количестве пищи, соответствующий полному удовлетворению пищевых потребностей.

Функцию такого вида успешно использовал В. С. Ивлев (1955) при экспериментальных исследованиях зависимости рациона от количества пищи у рыб, означающей, что при малом количестве пищи рацион растет пропорционально количеству, или в нашем случае концентрации пищи, затем, по мере приближения рациона к максимальной величине P_{max} , он все в меньшей степени зависит от количества пищи.

В природе, как правило, не происходит полного уничтожения одного трофического уровня последующими. Поэтому, чтобы избежать возможности снижения биомассы пищи до нуля, было признано необходимым ввести некоторую минимальную непотребляемую биомассу пищи ($B_{\text{п}}^0$), а $B_{\text{п}}$ в уравнении (4) понимать как эффективную биомассу пищи, равную $\{B_{\text{п}} - B_{\text{п}}^0\}$, т. е. как разность между биомассой соответствующего компонента пищи и тем минимальным значением ее ($B_{\text{п}}^0$), при котором прекращается потребление. Первоначально были приняты следующие значения B :

$$B^0_{\beta} = 0,3; \quad B^0_{\gamma} = 0,15; \quad B^0_{\delta} = 0,15;$$

при потреблении хищным зоопланктоном ϵ и $B^0_{\xi} = 0,3$, при потреблении рыбами ζ ; $B^0_{\epsilon} = 0,3$ и $B^0_{\eta} = 0,75$.

Отсюда для δ

$$B_{\pi} = [B_{\beta} - 0,3] + [B_{\gamma} - 0,75],$$

для ϵ

$$B_{\pi} = [B_{\gamma} - 0,15] + [B_{\delta} - 0,15] \text{ и т. д.}$$

Чтобы увеличить потребление бактерий мелким зоопланктоном, приняли, что для γ :

$$B_{\pi} = [B_{\beta} - 0,3] + 2[B_{\gamma} - 0,75].$$

Значение константы k определяется тем, до какой величины должна возрасти концентрация пищи, чтобы рацион составил некоторую заданную долю, например 0,99, от максимального. При расчете k стремились по возможности исходить из реальных величин биомассы пищи, которые на основании имеющегося опыта и некоторых, к сожалению, очень скудных литературных данных могут быть признанными достаточными. Для фильтраторов зоопланктона было принято, что такой величиной B_{π} , при которой P_{γ} и P_{δ} составляют 0,99 от соответствующих P_{\max} , может служить $B_{\pi} = 1$. Тогда.

$$k_{\gamma} = k_{\delta} = -\log(1 - 0,99) = 2.$$

Для P_{ϵ} биомасса пищи, удовлетворяющая тому же условию, была принята равной 2,4. Здесь

$$k_{\epsilon} = \frac{-\log 0,01}{2,4} = 0,833.$$

Было принято, что максимальный рацион P_{\max} равен пищевым потребностям, которые в свою очередь определяются интенсивностью обмена или затратами на обмен (T) и максимально возможным при данной интенсивности обмена приростом (Π). Две последние величины связаны между собой коэффициентом (K'') использования энергии усвоенной пищи ($\Pi + T$) на рост (Π):

$$K'' = \frac{\Pi}{\Pi + T} \text{ или } \Pi = \frac{K''}{1 - K''} T. \quad (5)$$

При полном удовлетворении пищевых потребностей Π и K'' достигают максимальных значений — K''_{\max} , тогда

$$K''_{\max} = \frac{\Pi_{\max}}{\Pi_{\max} + T}, \quad \Pi_{\max} = \frac{K''_{\max}}{1 - K''_{\max}} T. \quad (5a)$$

Таким образом, усвоенная часть рациона может быть представлена в виде

$$(\Pi + T) = \frac{1}{1 - K''} T, \quad (\Pi_{\max} + T) = \frac{1}{1 - K''_{\max}} T, \quad (5b)$$

и рацион в целом

$$P = I(\Pi + T) = I \frac{1}{1 - K''} T, \quad P_{\max} = I(\Pi_{\max} + T) = I \frac{1}{1 - K''_{\max}} T, \quad (6)$$

где I — отношение рациона к усвоенной части его;

$\frac{1}{I}$ — усвояемость пищи, т. е.

$$I = \frac{P}{\Pi + T}, \quad \frac{1}{I} = \frac{\Pi + T}{P}.$$

Для упрощения допустили, что I и T не зависят от рациона. Это в известной мере оправдано тем, что в пределах «нормальных» условий питания I и T достаточно константны.

Итак, согласно уравнению (6) для определения P_{\max} надо располагать следующими тремя величинами: T , K'' и I . T была найдена выше. Относительно K'' и I данные только начинают накапливаться и еще нет возможности сказать, какие значения имеет коэффициент K'' в каждом конкретном случае. Однако уже есть достаточно сведений, чтобы сузить пределы возможных величин K'' и высказать мнение об его наиболее вероятных значениях. Первоначально мы взяли K'' для γ , δ и ϵ равным 0,4 и для ζ и η равным 0,5.

Особенно трудно обосновать определенную величину усвояемости пищи ($\frac{1}{I}$), хотя и по этому вопросу, который в последнее время в экспериментальной гидробиологии привлекает большое внимание, уже есть довольно много опытных данных. Первоначально были приняты следующие значения:

$$\frac{1}{I_{\gamma}} = 0,5, \quad \frac{1}{I_{\delta}} = 0,6, \quad \frac{1}{I_{\epsilon}} = 0,7, \quad \frac{1}{I_{\zeta}} = 0,8.$$

Подставив в формулу (6) эти величины и приведенные выше значения K'' и T_i , получим

$$\begin{aligned} P_{\gamma} &= 1,355 B_{\gamma} [1 - 10^{-2}(\{B_{\beta}^{-0,3}\} + 2\{B_{\eta}^{-0,75}\})], \\ P_{\delta} &= 0,730 B_{\delta} [1 - 10^{-2}(\{B_{\beta}^{-0,3}\} + \{B_{\eta}^{-0,75}\})], \\ P_{\epsilon} &= 0,714 B_{\epsilon} [1 - 10^{-0,833(\{B_{\gamma}^{-0,15}\} + \{B_{\delta}^{-0,15}\})}]. \end{aligned}$$

Зная P , можно рассчитать и H . По определению $H = P - (\Pi + T)$. Заметив, что $(\Pi + T) = \frac{1}{I}P$ — усвоенная пища, находим, что

$$H = \left(1 - \frac{1}{I}\right)P. \quad (7)$$

Подставив значение P из формулы (6), получим

$$H = (I - 1) \frac{1}{1 - K''} T, \quad (7a)$$

при указанных выше значениях $\frac{1}{I}$

$$H_{\gamma} = 0,5 P_{\gamma}, \quad H_{\delta} = 0,48 P_{\delta}, \quad H_{\epsilon} = 0,3 P_{\epsilon}.$$

В природных условиях средняя продолжительность жизни взрослых особей планктонных ракообразных очень мала — около недели (Винберг, Шушкина, Печень, 1965). Вследствие интенсивного выедания зоопланктона она во много раз меньше потенциально возможной продолжительности жизни, что дает основание пренебречь естественной смертностью. Поэтому было принято, что M_{γ} , M_{δ} , M_{ϵ} равны нулю. В этом случае каждый из этих компонентов пополняет мертвое вещество только за счет неусвоенной части рациона, о которой шла речь выше.

Теперь можно найти и последние члены уравнения (1) для β , выражающие потребление фитопланктона зоопланктоном, а также соответствующие члены уравнений (1) для γ , δ и ϵ .

Фитопланктон потребляют фильтраторы зоопланктона (γ и δ), питающиеся также и бактериями (η). Если оба рода пищи отфильтровываются безвыборно, то их потребление пропорционально эффективным биомассам. Например, для потребления β δ получаем

$$C_{\beta\delta} = \frac{\{B_{\beta} - 0,3\}}{\{B_{\beta} - 0,3\} + \{B_{\eta} - 0,75\}}.$$

Кроме того, β потреблялся γ . Как упоминалось выше, для повышения роли бактерий в питании γ было взято, что бактерии потребляются пропорционально удвоенной эффективной биомассе их, т. е.

$$C_{\beta\gamma} = \frac{2\{B_{\eta} - 0,75\}}{\{B_{\beta} - 0,3\} + 2\{B_{\eta} - 0,75\}}.$$

Аналогично для безвыборного потребления γ со стороны ϵ , δ — со стороны ϵ , ζ и ϵ — со стороны ζ получим

$$C_{\gamma\epsilon} = \frac{\{B_{\gamma} - 0,15\}}{\{B_{\gamma} - 0,15\} + \{B_{\delta} - 0,15\}}; \quad C_{\epsilon\zeta} = \frac{\{B_{\epsilon} - 0,3\}}{\{B_{\delta} - 0,3\} + \{B_{\epsilon} - 0,3\}};$$

$$C_{\delta\epsilon} = \frac{\{B_{\delta} - 0,15\}}{\{B_{\gamma} - 0,15\} + \{B_{\delta} - 0,15\}}; \quad C_{\delta\zeta} = \frac{\{B_{\delta} - 0,3\}}{\{B_{\delta} - 0,3\} + \{B_{\epsilon} - 0,3\}}.$$

Во взятой модели предусматривался не вылов рыбы, а рост ее биомассы, так же как это наблюдается в рыбоводных прудах или в бассейнах для выращивания рыб.

Существенным отличием уровня ζ , занятого рыбами, является то, что прирост, или продукция, возникает не путем увеличения числа особей, а вследствие индивидуального роста некоторого ограниченного и неизменного количества рыб. В связи с этим при определении T_{ζ} , а следовательно, и P_{ζ} и H_{ζ} нужно принимать во внимание, что обмен у рыб возрастает медленнее, чем масса, а именно: пропорционально индивидуальной массе, возведенной в степень 0,8 ($w^{0,8}$). По средним лабораторным измерениям, скорость потребления кислорода рыбами в зависимости от индивидуальной массы при 20°C можно выразить уравнением (Винберг, 1956)

$$Q = 0,3w^{0,8} \text{ мг О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}.$$

Для условий интенсивного роста взяли

$$Q = 0,45w^{0,8} \text{ мг О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$$

или

$$Q = 0,054 w^{0,8} \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}.$$

Первоначально в соответствии с нормами зарыбления высокопродуктивных выростных карповых прудов начальная биомасса рыб была взята равной 0,03 при трех рыбах на 1 м². В расчете на суммарную массу трех рыб ($B_{\zeta} = 3 w_{\zeta}$), приходящихся на 1 м² площади, при калорийности сырого вещества 1 ккал \cdot г⁻¹ соотношение между затратами на обмен и биомассой рыб будет следующим:

$$T_{\zeta} = 3 \cdot 0,054 \left(\frac{B_{\zeta}}{3}\right)^{0,8} = 0,0673 B_{\zeta}^{0,8} \text{ сутки}^{-1}.$$

Отсюда по формуле (7), приняв $\frac{1}{I} = 0,8$, найдем $(P_{\zeta})_{\max}$, а затем P_{ζ} :

$$P_{\zeta} = 0,1683 B_{\zeta}^{0,8} [1 - 10^{-0,667(\{B_{\epsilon} - 0,3\} + \{B_{\delta} - 0,3\})}].$$

При $K=0,667$ рацион рыб достигает 0,99 максимального при $B_n=3$. По формуле (7) находим, что $H_\zeta=0,2 P_\zeta$.

Теперь известны все члены равенства (1) для рыб, так как $M_\zeta=0$. Рыбы не потребляются внутри системы, являясь конечной продукцией ее. Поэтому

$$\frac{dB_\zeta}{dt} = P_\zeta - T_\zeta.$$

Полезно заметить, что для гетеротрофных уровней, в нашем случае $\gamma, \delta, \varepsilon$ и ζ , уравнение (1) может быть написано в виде

$$\frac{dB_i}{dt} + \sum C_{ik} P_k = P_i - H_i - T_i.$$

Подставив вместо P_i и H_i их значения из формулы (6) и (7а), где они выражены через T_i , получим

$$\frac{dB_i}{dt} + \sum C_{ik} P_k = \frac{K''}{1-K''} T_i = \Pi_i,$$

что, впрочем, можно было видеть и непосредственно, так как

$$\Pi_i = P_i - H_i - T_i.$$

Следовательно, для гетеротрофных уровней

$$\frac{dB_i}{dt} = \frac{K''}{1-K''} T_i - \sum C_{ik} P_k.$$

Для стационарного состояния или вообще для всех случаев, когда

$$\frac{dB_i}{dt} = 0, \quad \frac{K''}{1-K''} T_i = \sum C_{ik} P_k,$$

это выражение определяет, какое максимальное количество энергии при данной биомассе гетеротрофного уровня i может быть передано другим уровням без снижения биомассы. Напомним, что T — величина, пропорциональная биомассе.

Остается рассмотреть два последних компонента: бактерии — η и мертвое вещество — ϕ .

В отличие от организмов, занимающих уже рассмотренные уровни, интенсивность обмена у которых в целях упрощения могла быть принята постоянной, бактерии характеризуются очень изменчивым обменом, сильно понижающимся при недостатке пищи, что сопровождается соответствующим снижением скорости роста. Чтобы отразить эту характерную особенность обмена бактерий, выбрали соответствующую функцию и T_η приняли равным

$$T_\eta = B_\eta (1 - 10^{-0,2B_\eta}).$$

Это означает, если $B_\eta=10$, обмен бактерий достигает 0,99 от максимального, равного B_η , так как в соответствии с эмпирическими данными продолжительность генерации бактерий была принята равной 24 ч и $K''=0,5$ (Беляцкая, 1958).

При этих условиях $\Pi_\eta = T_\eta = B_\eta$.

Зависимость T_η от B_η влечет за собой аналогичную зависимость от B_ϕ и величины рациона, рассчитанного по формуле (6)

$$P_\eta = 2B_\eta (1 - 10^{-0,2B_\eta}).$$

В естественных экосистемах общее число бактерий в воде не превосходит некоторых характерных для водоема определенного типа величин.

Поэтому первоначально казалось нужным ограничить возможное возрастание биомассы бактерий некоторой предельной величиной, равной 9 ($B_\eta = 9$). При калорийности сырого веса (массы) $750 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$ и массе 1 бактерии 10^{-12} г это соответствует $12 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$. Такие и большие величины наблюдались в отдельные периоды в воде незагрязненных высокопродуктивных водоемов (Беляцкая, 1958). Чтобы ограничить рост бактерий этой предельной величиной, функции M_η был придан вид:

$$M_\eta = 0,03704 \{B_\eta - 6\}^5.$$

В этом случае при возрастании B_η до 9 смертность бактерий становится равной их приросту и дальнейшее возрастание B_η оказывается невозможным. Кроме того, рост B_η ограничен потреблением бактерий со стороны γ и δ :

$$C_{\eta\gamma} + C_{\eta\delta} = \frac{2\{B_\eta - 0,75\}}{\{B_\beta - 0,3\} + 2\{B_\eta - 0,75\}} + \frac{\{B_\eta - 0,75\}}{\{B_\beta - 0,3\} + \{B_\eta - 0,75\}}.$$

Таким образом, для бактерий формула (1) примет вид:

$$\frac{dB_\eta}{dt} = P_\eta - T_\eta - M_\eta - C_{\eta\gamma} P_\gamma - C_{\eta\delta} P_\delta.$$

Мертвое органическое вещество накапливается в результате отмирания α , β и η и поступления неусвоенных частей рационов γ , δ , ε и ζ , т. е.

$$P_\Phi = M_\alpha + M_\beta + M_\eta + H_\gamma + H_\delta + H_\varepsilon + H_\zeta = 4 \cdot 10^{10} \{B_\alpha + B_\beta - 50\}^5 + 0,03704 \{B_\eta - 6\}^5 + 0,5P_\gamma + 0,4P_\delta + 0,3P_\varepsilon + 0,2P_\zeta.$$

Потребляют мертвое вещество только бактерии

$$P_\eta = 2B_\eta (1 - 10^{-2B_\Phi}).$$

На основании полученных выше соотношений для всех трофических уровней написаны системы уравнений вида (1), представленные в таблице.

Теперь, когда известно, какой вид имеют уравнения для всех компонентов системы, есть возможность просуммировать их. Учитывая при этом, что $C_{\beta\gamma} + C_{\eta\gamma} = 1$, и располагая аналогичными соотношениями для других уравнений, получим равенство

$$\frac{d}{dt} \sum B_i = P_\alpha + P_\beta - \sum T_i. \quad (8)$$

Для такого процесса, когда изменяются лишь биомассы рыб и мертвого вещества, представляющие, как говорилось выше, конечную продукцию системы, а также для всех процессов, в результате которых биомассы всех компонентов, кроме ζ и Φ , возвращаются к первоначальным значениям,

$$\frac{\Delta B_\zeta}{P_\alpha + P_\beta} + \frac{\Delta B_\Phi}{P_\alpha + P_\beta} + \frac{\sum T_i}{P_\alpha + P_\beta} = 1. \quad (9)$$

Эффективность использования энергии первичной продукции в системе для выращивания рыб будет, очевидно, тем выше, чем больше первое слагаемое и меньше два остальных.

Как уже говорилось, только после исследования модели можно определить, насколько она может быть полезна, в какой мере удалось уловить существенные черты реальных экосистем и какие были сделаны упущения. Сопоставление результатов исследования с эмпирически полученными сведениями, характеризующими реальные экологические си-

	$w_{\text{ккал}}$	$\frac{1}{H}$	K''	$\frac{dB_i}{dt} = P_i$
α	—	—	—	$\frac{dB_\alpha}{dt} = \frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} 40 [1 - 10^{-0,014(B_\alpha + B_\beta)}]$
β	—	—	—	$\frac{dB_\beta}{dt} = \frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} 40 [1 - 10^{0,014(B_\alpha + B_\beta)}]$
γ	$3 \cdot 10^{-6}$	0,5	0,4	$\frac{dB_\gamma}{dt} = 1,356 B_\gamma [1 - 10^{-2(\{B_\beta - 0,3\} + 2\{B_\gamma - 0,75\})}]$
δ	$3 \cdot 10^{-5}$	0,6	0,4	$\frac{dB_\delta}{dt} = 0,730 B_\delta [1 - 10^{-2(\{B_\beta - 0,3\} + \{B_\gamma - 0,75\})}]$
ϵ	$1,5 \cdot 10^{-5}$	0,7	0,4	$\frac{dB_\epsilon}{dt} = 0,714 B_\epsilon [1 - 10^{-0,833(\{B_\gamma - 0,15\} + \{B_\delta - 0,15\})}]$
ζ	$w_0 = 1,5 \cdot 10^{-3}$	0,8	0,5	$\frac{dB_\zeta}{dt} = 0,1683 B_\zeta^{0,8} [1 - 10^{-0,677(\{B_\delta - 0,3\} + \{B_\epsilon - 0,3\})}]$
η	$0,75 \cdot 10^{-12}$	1,0	0,5	$\frac{dB_\eta}{dt} = 2 B_\eta [1 - 10^{-0,25 \eta}]$
θ	—	—	—	$\frac{dB_\theta}{dt} = 4 \cdot 10^{-10} \{B_\alpha + B_\beta - 50\}^5 + 0,5 P_\gamma + 0,4 P_\delta + 0,3 P_\epsilon + 0,2 P_\zeta + 0,037 \{B_\eta - 6\}^5$

стемы, во-первых, поможет оценить общие принципы построения рассматриваемой модели с точки зрения их пригодности для создания моделей экологических систем другого типа; во-вторых, позволит выяснить, в какой мере предложенная модель принципиально отвечает существенным особенностям реальных экологических систем данного типа, и, наконец, в-третьих, при положительном ответе на первые два вопроса даст возможность уточнить принятые соотношения между компонентами системы и параметры отдельных уравнений. Можно надеяться также, что исследование модели поможет обнаружить новые соотношения и закономерности, применимые после необходимой проверки и к реальным экосистемам соответствующего типа. К настоящему времени модель еще недостаточно исследована. Однако выполненные расчеты показали, что необходимо изменить ряд первоначально принятых параметров.

Приведенная выше система дифференциальных уравнений вида (1), описывающая рассматриваемую модель, принадлежит к типу динамических, свойства которых хорошо исследованы в связи с задачами механики. Существенную информацию о свойствах решений таких систем можно получить, используя хорошо разработанные математические методы (Андронов, Витт, Хайкин, 1958; Коддингтон, Левинсон, 1960, и др.).

Поскольку система уравнений не содержит в явном виде времени, начало отсчета времени может быть выбрано произвольно. Такие динамические системы называют автономными. Если заданы значения био-

$-H_i$	$-T_i$	$-M_i$	$-\sum_k C_{ik} P_k$
0	$-0,05B_\alpha$	$-\frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} 4 \cdot 10^{-10} \cdot \{B_\alpha + B_\beta - 50\}$	0
0	$-0,05B_\beta$	$-\frac{B_\alpha}{B_\alpha + B_\beta} 4 \cdot 10^{-10} \cdot \{B_\alpha + B_\beta - 50\}$	$-\frac{\{B_\beta - 0,3\} P_\gamma}{\{B_\beta - 0,3\} + 2\{B_\eta - 0,75\}}$ $-\frac{\{B_\beta - 0,3\} P_\delta}{\{B_\beta - 0,3\} + \{B_\eta - 0,75\}}$
$-0,5P_\gamma$	$-0,4067B_\gamma$	0	$-\frac{\{B_\gamma - 0,15\} P_\varepsilon}{\{B_\gamma - 0,15\} + \{B_\delta - 0,15\}}$
$-0,4P_\delta$	$-0,2626B_\delta$	0	$-\frac{\{B_\delta - 0,15\} P_\varepsilon}{\{B_\gamma - 0,15\} - \{B_\delta - 0,15\}}$ $-\frac{\{B_\delta - 0,3\} P_\zeta}{\{B_\delta - 0,3\} + \{B_\varepsilon - 0,3\}}$
$-0,3P_\varepsilon$	$-0,300B_\varepsilon$	0	$-\frac{\{B_\varepsilon - 0,3\} P_\zeta}{\{B_\varepsilon - 0,3\} + \{B_\delta - 0,3\}}$
$-0,2P_\zeta$	$-0,0673B_\zeta^{0,8}$	0	0
0	$-B_\eta [1 - 10^{-0,2B_\beta}]$	$-0,037 \{B_\eta - 6\}^5$	$-\frac{2 \{B_\eta - 0,75\} P_\gamma}{\{B_\beta - 0,3\} + 2 \{B_\eta - 0,75\}}$ $-\frac{\{B_\eta - 0,75\} P_\delta}{\{B_\beta - 0,3\} + \{B_\eta - 0,75\}}$
0	0	0	$-P_\eta$

масс в момент времени, выбранный за начальный, то написанная выше система уравнений определяет биомассы в любой другой, последующий или предыдущий, момент времени. Удобно считать, что заданная таким образом совокупность чисел (в нашем случае восьми биомасс) определяет точку в восьмимерном пространстве, которое называют фазовым пространством системы. Введение фазового пространства весьма упрощает в ряде случаев качественный анализ поведения динамической системы. Если существуют такие точки в фазовом пространстве системы, в которых правые части уравнений обращаются в нуль, их называют особыми точками. Динамическая система может также обладать и особыми траекториями в фазовом пространстве. Совокупность особых точек и особых траекторий определяет «фазовый портрет» динамической системы. К настоящему времени методы анализа динамических систем хорошо разработаны и позволяют получить весьма важные сведения о проведении решений вблизи особых точек и особых траекторий (если они имеются), об устойчивости решений, зависимости их от параметров и т. д. Особенно важны такие исследования для выяснения возможностей создания стационарных систем.

В настоящей статье мы остановимся лишь на отдельных интересных с биологической точки зрения особенностях. Проще всего для этого исследовать некоторые частные решения сформулированной системы уравнений, удовлетворяющие определенным начальным условиям. По-

сколько аналитическое интегрирование системы уравнений, конечно, не представляется возможным, использованы численные методы, особенно удобные благодаря применению электронной вычислительной машины. Для интегрирования системы применен метод Рунге-Кутты, который, по-видимому, более всего подходит для решения задач типа, рассматриваемой здесь. В процессе работы неоднократно изменялись как начальные условия, так и параметры, входящие в уравнения. Однако эти изменения не носили систематического характера, а диктовались в основном требованиями устойчивости, эффективности системы и другими аналогич-

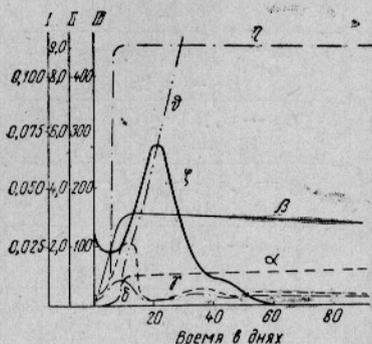


Рис. 2. Первый пример развития модели экосистемы:

I — ζ, II — γ, δ, ε, η, III — α, β, φ
(ε на график не нанесена).

ными им, так что сколько-нибудь значительной информации об общих свойствах «фазового портрета» системы из данного исследования получить нельзя. Тем не менее численное решение дало возможность установить ряд интересных с биологической точки зрения особенностей изучаемой системы уравнений.

Таким образом, исследование модели в основном состояло в том, что задавались некоторые начальные значения биомасс всех восьми компонентов и с помощью электронной вычислительной машины прослеживалось, как при описанных выше условиях изменяется биомасса каждого из компонентов на протяжении известного периода времени. Получавшиеся результаты легко могли быть пред-

ставлены в виде кривых зависимости биомассы отдельных компонентов от времени, которые в гидробиологии обычно называют кривыми «динамики биомассы». По отношению к конечной цели — выяснению условий, обеспечивающих высокую продуктивность системы, особый интерес представляет динамика первичной (α и β) и конечной (ζ и φ) продукции, так как от их соотношения зависит эффективность системы в целом [см. формулу (9)]. Первые опыты исследования не могли служить для этой цели, так как по разным причинам (неудачные начальные условия, недостаточная стабильность и пр.) система оказывалась неэффективной, т. е. не давала прироста полезной конечной продукции (ζ). Тем не менее и эти опыты во многих отношениях оказались полезными, поэтому есть смысл привести их.

Первые же результаты показали вполне регулярный ход изменения биомасс отдельных компонентов во времени, причем, что особенно существенно, изменения биомасс различных компонентов, как правило, легко истолковывались «биологически», т. е. как следствие потребления данного компонента или недостатка пищи и т. д. Изменения биомасс в первое время каждого опыта были очень резко выражены. Не только начальные изменения, но и последующее состояние системы оказалось в большой зависимости от заданных начальных условий.

Рассмотрим опыт, результаты которого изображены на рис. 2. Были заданы низкие начальные биомассы всех компонентов, а именно:

$$B_{\alpha} = 1; \quad B_{\beta} = 5; \quad B_{\gamma} = 0,4; \quad B_{\delta} = 0,4; \quad B_{\epsilon} = 0,1; \\ B_{\zeta} = 0,03; \quad B_{\eta} = 0,3; \quad B_{\phi} = 0.$$

Из-за малой начальной биомассы потребителей фитопланктона (γ и δ) последние не препятствовали росту B_{α} и B_{β} , сумма которых быстро

приближалась к предельному значению ($B_7 + B_8 = 200$). Затем началось медленное снижение биомассы потребляемого фитопланктона — B_6 , компенсируемое соответствующим увеличением биомассы непотребляемого — B_a .

Фильтраторы зоопланктона (γ и δ) первоначально быстро увеличивали биомассу, очевидно, вследствие того, что начальная биомасса хищного зоопланктона (ϵ) была взята малой. Однако и B_ϵ также быстро росла, что после 10-го дня вызвало резкое снижение B_7 и B_8 . После того как B_ϵ достаточно возросла, начался прирост биомассы рыб B_z , который первоначально был невозможен вследствие чрезмерно низких начальных величин B_8 и B_ϵ . Прирост биомассы рыб (ζ) повлек за собой снижение B_ϵ . К этому времени (15-й день) снижение B_ϵ было неизбежно также и вследствие расходования пищи (γ и δ), но по этой причине, т. е. только в результате затрат на обмен при недостаточном питании, оно бы шло намного медленнее. После того как B_ϵ снизилась до B_ϵ^0 , т. е. до минимальной не потребляемой рыбами величины, исчерпались источники питания рыб, прекратился начавшийся рост их и благодаря затратам на обмен B_z быстро снизилась до близких к нулю величин.

Примерно с 25-го дня система приобрела устойчивое состояние, интересное с биологической точки зрения. Остались три животных компонента, из них один хищник (ϵ), два других (γ и δ) — его жертвы. Биомасса последних продолжительное время удерживается на уровне, близком к минимальной непотребляемой биомассе. Биомасса хищного зоопланктона (B_ϵ), который при отсутствии рыб оказался в роли конечной продукции, также установилась примерно на этом же уровне, но уже по другой причине. Для роста B_ϵ в этих условиях, т. е. при низких B_7 и B_8 , нет необходимого количества пищи. Таким образом, хищник, ограничив биомассу жертвы, лишается возможности увеличить собственную биомассу. Интересно, что для биомасс жертв и хищника характерны регулярные затухающие колебания с запаздыванием фазы колебаний биомассы хищника.

Итак, благодаря наличию хищника биомасса всех трех гетеротрофных компонентов остается на низком уровне. Естественно, что в этих условиях биомасса фитопланктона и бактерий удерживается на верхнем уровне, а мертвое вещество, образующееся за счет почти непотребляемой первичной продукции, в результате отмирания водорослей накапливается в очень больших количествах. Очевидно, при отсутствии хищника неограниченное увеличение B_7 и B_8 привело бы к снижению биомассы фитопланктона и бактерий и вся система в целом неизбежно приобрела бы совершенно другой характер. Следовательно, в данном случае предельно высокая первичная продукция (40) и биомасса фитопланктона (200) длительное время поддерживаются благодаря наличию в системе очень малой биомассы хищника (около 0,4). Подобные возможности необходимо учитывать и при изучении реальных экосистем.

Продemonстрированные в первом примере небольшие колебания B_7 , B_8 и B_ϵ на уровне, близком к их минимальным

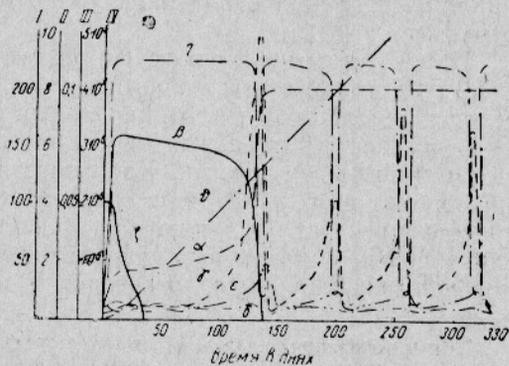


Рис. 3. Второй пример развития модели экосистемы:

I — α, β , II — $\gamma, \delta, \epsilon, \eta$, III — ζ , IV — θ .

значениям, еще не означают, что система перешла в устойчивое состояние, при котором невозможны резкие самопроизвольные изменения. Последние очень ярко могут быть показаны на втором примере (рис. 3). Первоначально система развивалась так же, как в первом примере. Однако между 80-м и 100-м днем начался рост B_T , по-видимому, вызванный небольшим снижением B_e (с 0,4 до 0,3), в свою очередь связанным с предшествующим ему столь же малым снижением B_a . Вскоре это привело к катастрофическим последствиям, так как быстро снизилась биомасса потребляемого фитопланктона (B_p) и соответственно возросла биомасса непотребляемого (B_a), по тем же причинам снизилась и биомасса бактерий (B_T). Вслед за возрастанием B_T , естественно, начала расти и B_e . Как обычно, рост биомассы хищника быстро вызвал спад биомассы жертвы (B_T), а затем снизилась и B_e . Таким образом, B_T , B_p и B_e вернулись к низким значениям. Это дало возможность B_T вновь подняться до максимума, в то время как B_p выпала из системы. Примерно со 145-го дня система приобрела совершенно иной характер. Единственным продуцентом остался непотребляемый фитопланктон (α), энергия которого поступает на гетеротрофные уровни только через мертвое вещество (θ) и бактерий (η). Особенно интересно, что в этих условиях при постоянстве B_a , первичной продукции (40) и обеспеченном избытке пищи для η наблюдались периодические колебания биомасс γ , δ , ϵ и η , т. е. в системе происходили строго циклические изменения, которые, очевидно, могли бы продолжаться неограниченно долго¹.

С точки зрения биологии этот пример интересен тем, что он в очень яркой форме демонстрирует возможность возникновения резко выраженных спонтанных колебаний биомасс отдельных компонентов экосистемы, закономерно возникающих в результате трофических взаимоотношений между ними, при строгой константности всех других условий. Конечно, такая возможность не может считаться новой для теоретической экологии, но ею нередко пренебрегают при анализе эмпирических данных, относящихся к реальным экосистемам. Часто наблюдается тенденция связывать наблюдаемые колебания биомасс отдельных компонентов экосистем непосредственно с какими-либо колебаниями абиотических факторов без учета того, что резкие колебания численности и биомасс могут закономерно возникать и при строго константных абиотических условиях, подобно тому как это произошло в описанном модельном опыте.

В последующих опытах при больших начальных величинах B_a и B_e вначале шло возрастание B_T , тем не менее система обнаруживала неустойчивость, связанную с выеданием отдельных ее компонентов. Устойчивость системы исследований удалось повысить, несколько изменив ее структуру.

При этом мы исходили из следующего.

В опытах первого и второго примеров рост рыб не мог быть обеспечен вследствие слишком малых начальных величин B_a и B_e .

Стабильность реальных экосистем достигают многими исторически выработавшимися путями. Как известно, стабильность природных экосистем в значительной мере связана с тем, что каждый трофический уровень представлен в них, как правило, значительным числом видов, характерным образом различающихся между собой в отношении многих морфологических, физиологических и экологических признаков.

¹ Есть основания считать, что математически эти периодические изменения соответствуют устойчивому предельному циклу в отличие от незатухающих колебаний, рассмотренных Вольтерра (Volterra, 1933), которые в фазовом пространстве соответствуют замкнутым траекториям, охватывающим особую точку центра, вследствие чего система, рассмотренная Вольтерра, оказывается негрубой.

Бесчисленное количество разнообразных приспособлений обеспечивает возможность существования экосистем, в составе которых неограниченно долго существуют хищники и их жертвы. В частности, в составе планктона на протяжении всего вегетационного сезона или всего года присутствуют фитопланктон и потребляющие его фильтраторы зоопланктона, а также поедающие их хищники. Биомасса хищников на протяжении всего сезона составляет некоторую, нередко значительную часть от общей биомассы зоопланктона, однако, несмотря на огромную скорость потенциально возможного размножения, обычно уступает биомассе нехищного зоопланктона. Потребление планктона рыбами, даже при такой высокой плотности их, как в рыбоводных прудах, никогда не приводит к уничтожению зоопланктона, а часто даже не снижает его биомассы. По понятным причинам не представлялось возможным повысить стабильность рассматриваемой модели путем существенного увеличения числа ее компонентов с различными свойствами, но можно было отразить в модели, что биомассы отдельных компонентов устойчивых природных экосистем постоянно остаются на достаточно высоком уровне. Принципиально важно, что компоненты системы мы понимаем не как отдельные видовые популяции, а как трофически однородные совокупности нескольких или многих видовых популяций, занимающих сходное положение по отношению к «потоку энергии» в экосистеме.

Опыт по изучению рассматриваемой модели показал, что биомассы всех компонентов промежуточной продукции, даже при постоянном избытке пищи, устанавливаются на минимальном уровне, т. е. оказываются в зависимости не от трофических условий, а от потребления со стороны последующего трофического уровня. Точнее сказать, уровень, на котором устанавливается биомасса данного компонента, зависит от совокупности приспособлений, благодаря которым видовые популяции, входящие в его состав, сопротивляются потреблению. В отличие от промежуточной конечная продукция в условиях рассматриваемой модели находится в прямой зависимости от трофических условий.

В соответствии со сказанным введенные в модель величины минимальных непотребляемых биомасс приобрели теперь иной смысл. При таком истолковании их, обоснованном результатами изучения реальных экосистем, можно было взять более высокие значения минимальных непотребляемых биомасс, а именно: такие, которые достаточно велики для обеспечения нужных биомасс и продукции последующих уровней.

Приняв эту и некоторые другие особенности результатов первого этапа исследований, переходя ко второму этапу, мы внесли в модель следующие изменения.

1. Вместо малых величин минимальных непотребляемых биомасс γ , δ , ϵ и η взяли значительно более высокие, различные во всех опытах значения B_i^0 . Минимальную биомассу β оставили прежней (0,3).

2. Вместо малой величины начальной биомассы рыб, близкой к биомассе мальков карпа при зарыблении выростных прудов, взяли значительно более высокую величину $B_z = 20$, соответствующую биомассе годовиков карпа при зарыблении нагульных прудов. Как и ранее, приняли, что на 1 м^2 приходится по 3 рыбы, т. е. $B_z = 3 \omega_z$.

3. Для интенсификации бактериального разложения мертвого вещества время генерации бактерий снизили с 24 до 12 ч, т. е. вдвое повысили скорость их размножения, поэтому теперь

$$T_\eta = 2B_\eta (1 - 10^{-0,25\delta}),$$

$$P_\eta = 4B_\eta (1 - 10^{-0,25\delta}).$$

4. B_γ обычно составляет единицы, в то время как B_β — десятки $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2}$. Поэтому при прежнем значении эффективных биомасс пищи (B_{II}) для γ и δ относительное значение бактерий в питании их оказывалось ничтожным. Чтобы установить это и повысить потребление η , взяли новые коэффициенты при эффективной биомассе бактерий. Теперь B_{II} для γ равно

$$[(B_\beta - 0,3) + 10(B_\gamma - 2)]$$

и для δ —

$$[(B_\beta - 0,3) + 5(B_\gamma - 2)].$$

Для устранения недостаточно оправданных усложнений и повышения эффективности системы для компонентов зоопланктона взяли более высокие значения $K'' = 0,5$ и $\frac{1}{I} = 0,75$.

Теперь

$$T_\gamma = 0,4067 B_\gamma, (P_\gamma)_{\max} = 1,0846 B_\gamma, (H_\gamma)_{\max} = 0,2711 (P_\gamma)_{\max},$$

$$T_\delta = 0,2626 B_\delta, (P_\delta)_{\max} = 0,7002 B_\delta, (H_\delta)_{\max} = 0,1750 (P_\delta)_{\max},$$

$$T_\epsilon = 0,3000 B_\epsilon, (P_\epsilon)_{\max} = 0,8000 B_\epsilon, (H_\epsilon)_{\max} = 0,2000 (P_\epsilon)_{\max}.$$

Приведенные ниже примеры (третий и четвертый) относятся к опытам второго этапа исследований. В третьем примере (рис. 4) показаны результаты опыта со следующими начальными данными:

$$B_\alpha = 1, B_\beta = 60, B_\gamma = 15, B_\delta = 13, B_\epsilon = 8, B_\zeta = 20;$$

$$B_\eta = 5, B_\theta = 0.$$

Минимальные непотребляемые биомассы следующие:

$$B_\beta^0 = 0,3, B_\gamma^0 = 13,5, B_\delta^0 = 11,5, B_\epsilon^0 = 7, B_\eta^0 = 2.$$

Рассмотрим сначала первые 30 дней существования системы. За короткий срок B_γ и B_δ установились на минимальных уровнях, B_η — на уровне, близком к максимальному ($B_\eta = 9$), что в данном случае было достаточно для предотвращения прироста θ . Биомасса рыб (B_ζ) росла со скоростью, соответствующей полному удовлетворению их пищевых потребностей, однако исключительно за счет снижения биомассы ϵ , возросшей в начальный период, когда B_ζ была малой. Таким образом, перед нами распространённое в реальных условиях явление, когда конечная продукция в известный период обеспечивается высокой биомассой пищи, созданной в период слабого потребления последней.

На 31—35-й день резкое снижение B_β вызвало возрастание потребления η со стороны γ и δ , повлекшее уменьшение B_η и, как следствие, быстрое накопление мертвого вещества (θ). Из-за недостатка пищи (голодания) затраты на обмен у γ , δ и ϵ привели к начавшемуся быстрому снижению B_γ , B_δ и B_ϵ .

В данном примере снижение B_β было обусловлено не только прямым, но и косвенным влиянием потребления, так как в системе одновременно присутствовал и непотребляемый фитопланктон (α) с начальной очень малой (1) биомассой. Но прирост B_α вплоть до достижения предельных величин, когда, как было принято, начинается отмирание, ничем не ограничен. Как разъяснено

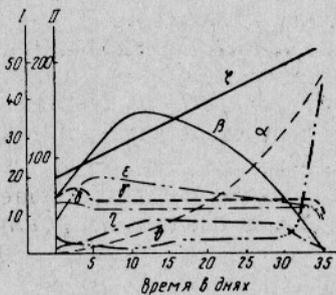


Рис. 4. Третий пример развития модели экосистемы:

I — α, II — γ, δ, ε, ζ, η, θ.

выше, в этих условиях доля β в первичной продукции неуклонно снижается. Таким образом, приведшее к катастрофическим последствиям снижение B_β в рассматриваемом примере наступило как в результате потребления β , так и в результате конкурентных взаимоотношений с α .

Чтобы выяснить относительное значение второго момента, опыт повторили при тех же начальных условиях, но исключив α ($B_\alpha(0) = 0$). Естественно, в начале опыта результаты полностью повторились. Биомассы γ , δ , ϵ , η и θ установились почти на тех же уровнях, рост B_ζ происходил с той же скоростью, и только прирост B_β наблюдался с несколько большей скоростью и до более высокого максимального значения (максимальная величина B_β в первом варианте 140, во втором — 177). Достигнув максимальной величины примерно на 13-й день, B_β в отличие от первого варианта удерживалась на этом уровне длительное время (более 30 дней).

Точно так же прирост биомассы рыб наблюдался до 55-го дня, до прекращения опыта при $B_\zeta = 92$. Однако и в этом случае, хотя и намного позднее и по совершенно другой причине, система претерпевала «катастрофу». Когда примерно к 45-му дню B_ϵ снизилась ниже 10, B_γ и B_δ стали возрастать, видимо, вследствие уменьшившегося потребления со стороны ϵ . Это в свою очередь вызвало усиленное потребление β и η , резкое снижение B_β и B_η и, как следствие, стремительное возрастание B_θ . В этом отношении внешне изменения сходны с изображенными на рис. 4, за исключением исходной причины, проявившейся в том, что во втором варианте опыта при резком снижении B_β биомассы γ , δ и ϵ возрастали. В первом варианте катастрофическое снижение B_β было неизбежным и закономерным следствием неустраняемого возрастания B_α , в то время как во втором — наступившие намного позднее и лишь внешне сходные явления возникли только в результате случайного сочетания условий. Это убедительно показано изображенным на рис. 5 четвертым примером.

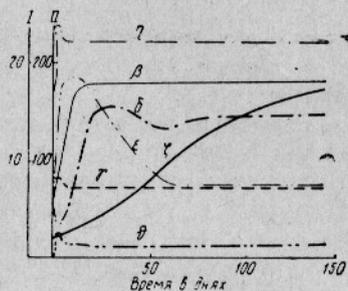


Рис. 5. Четвертый пример развития модели экосистемы:

1— γ , δ , ϵ , η , θ , 2— β , ζ .

Здесь, как и во втором варианте третьего примера, α было исключено. B_β и биомассы компонентов системы оставались на одном уровне до прекращения опыта на 140-й день. Сопоставление первого и второго вариантов третьего примера показывает, какие большие последствия могут иметь на первый взгляд незначительные изменения начальных условий, т. е. устранение первоначально малых величин B_α .

В продолжительном опыте, результаты которого явятся четвертым примером (рис. 5), приняли следующие начальные условия:

$$\text{при } t = 0 \quad B_\alpha = 0, \quad B_\beta = 60, \quad B_\gamma = 8, \quad B_\delta = 17, \\ B_\epsilon = 9, \quad B_\zeta = 20, \quad B_\eta = 5, \quad B_\theta = 0.$$

Минимальные непотребляемые биомассы

$$B_\beta^0 = 0,3, \quad B_\gamma^0 = 7, \quad B_\delta^0 = 22, \quad B_\epsilon^0 = 7, \\ B_\eta^0 = 2.$$

Кроме того, в отличие от предыдущих примеров сняли ограничение максимальной биомассы бактерий, т. е. приняли $M_\eta = 0$.

В данном примере минимальные непотребляемые биомассы B_β^0 и B_ϵ^0 взяли настолько высокие, что даже при этих минимальных значениях

биомасс продукции δ и ϵ были достаточно велики, чтобы обеспечить высокий рацион для рыб. При этих условиях система оказалась способной к длительному существованию без «катастроф» и на протяжении всего опыта биомасса рыб увеличивалась.

В данном случае опыт длился так долго, что не только B_{γ} и B_{δ} , но и B_{ϵ} достигли и удерживались на уровнях, близких к минимальной непотребляемой биомассе: $B_{\gamma} \approx 7,2$; $B_{\delta} \approx 22,6$ и $B_{\epsilon} \approx 7,2$. Интересно, что и B_{γ} лишь незначительно колебалась на некотором постоянном уровне ($14,6 \text{ ккал} \cdot \text{м}^2$, или $19,5 \text{ млн. мл}^{-1}$).

Определенная величина B_{γ} в данном случае установилась как неизбежный результат постоянства прочих компонентов, обеспечивающего практически постоянную скорость пополнения мертвого вещества $\left(\frac{dB_{\delta}}{dt}\right)$ служащего пищей бактериям (H_{ζ} , возрастающая с ростом B_{ζ} , невелика), а следовательно, постоянную скорость прироста бактерий и потребления их.

Заметим, что в данном случае потребление β со стороны γ и δ меньше эффективной продукции фитопланктона ($C_{\beta\gamma}P_{\gamma} + C_{\beta\delta}P_{\delta} < P_{\beta} - T_{\beta}$), так что часть ее поступает в круговорот через мертвое вещество и бактерий. Произведем соответствующий расчет.

Пример

При $B_{\beta} = 179$ $P_{\beta} = 40$ ($1 - 10^{-0,0139 \cdot 179}$) = 39,87. Эффективная продукция, которая может служить питанием для γ и δ , составляет $P_{\beta} - T_{\beta} = 30,92$.

При $B_{\beta} = 179$ и $B_{\gamma} = 14,6$ эффективная биомасса пищи γ , равная $[(179 - 0,3) + 10(14,6 - 2)]$, настолько велика, что $P_{\gamma} = (P_{\gamma})_{\max} = 1,0846 \cdot 7,2 = 8,809$.

Аналогично и $P_{\delta} = (P_{\delta})_{\max} = 0,7002 \cdot 22,6 = 15,82$.

$$C_{\beta\gamma} P_{\gamma} = \frac{(179 - 0,3)}{[(179 - 0,3) + 10(14,6 - 2)]} 8,81 = 5,17,$$

$$C_{\beta\delta} P_{\delta} = \frac{(179 - 0,3)}{[(179 - 0,3) + 5(14,6 - 2)]} 15,82 = 11,70.$$

Как видно,

$$C_{\beta\gamma} P_{\gamma} + C_{\beta\delta} P_{\delta} = 16,87 < P_{\beta} - T_{\beta} = 30,92.$$

Таким образом, остальная часть эффективной продукции, т. е. $30,92 - 16,87 = 14,05$, должна поступать в систему через отмирание β . Действительно, при $B_{\beta} = 179$ по формуле (2в) находим $M_{\beta} = 14,29$, т. е. в пределах погрешностей расчетов ту же величину.

Этот пример демонстрирует систему, в которой первичная продукция устанавливается на максимальном уровне (40). Максимальный возможный уровень первичной продукции, который в реальных экосистемах ограничен комплексом абиотических условий, в модели был принят равным $40 \text{ ккал} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{сутки}^{-1}$. Однако достигнуть и удерживаться на нем P может только, когда биомассы потребителей фитопланктона (γ и δ) не превосходят некоторой определенной величины благодаря их потреблению. В данном случае γ и δ потребляются хищным зоопланктоном (ϵ), а δ , кроме того, и рыбами (ζ). Таким образом, и в данном примере биомассы компонентов промежуточной продукции установились на определенных уровнях не вследствие ограничения их питания, а в результате потребления со стороны последующих уровней, так как трофические условия для γ и ζ , как показано выше, были избыточными. Уровни, на которых устанавливались биомассы γ , δ и ϵ , определялись их способностью противостоять потреблению, что в действительности достигается многими приспособлениями, а в модели отражено величиной минималь-

ной непотребляемой биомассы. Видимо, такое положение относится и к реальным экосистемам или по меньшей мере в форме предельного случая отражает их существенную особенность. Заметим, что противоположный крайний случай, когда прирост биомассы какого-либо компонента, относящегося к промежуточной продукции, ограничен только недостатком пищи, не может длительно существовать в продуктивной системе. Биомасса этого компонента, по условию не ограниченная потреблением, будет расти, пока не достигнет предельной величины, при которой пониженный вследствие недостатка пищи рацион полностью компенсируется затратами на обмен. При этом

$$\frac{dB}{dt} = P - H - T = 0.$$

В этом случае данный компонент уже не может выполнять роль промежуточной продукции в продуктивной системе.

Следовательно, обязательное условие продуктивности системы — ограничение биомассы компонентов промежуточной продукции потреблением их последующими трофическими уровнями. Это одновременно защищает от истребления предыдущий уровень, т. е. обеспечивает питание и возможность достаточно высоких биомасс рассматриваемого компонента промежуточной продукции. Степень защищенности от потребления определяет, на каком уровне устанавливается биомасса данного компонента и соответственно какое место он займет в биотическом балансе системы.

Как мы видели, для поддержания первичной продукции на высоком уровне необходимо ограничивать рост биомасс потребителей фитопланктона, что в значительной мере достигается за счет истребления их хищниками. Роль хищников убедительно показана на примере второго варианта рассматриваемого опыта, специально поставленного для выяснения, какое значение имело присутствие хищного зоопланктона в условиях четвертого примера, когда система длительное время устойчиво давала высокую продукцию рыб. Во втором варианте опыта (рис. 6) все начальные условия были оставлены прежними, кроме того, что был исключен хищный зоопланктон ($B_e = 0$).

Как видно на рис. 5, исключение только хищного зоопланктона привело к тому, что уже за первые 4 дня фитопланктон был полностью выведен и оказалась подорванной основа дальнейшего существования системы, в то время как в присутствии хищного зоопланктона система существовала длительное время (140 дней) и была высокопродуктивной. Несмотря на то, что этот, как и любой другой, модельный эксперимент имеет неизбежные элементы искусственности, полученный демонстративный результат необходимо считать полезным для правильного понимания действительного значения хищников зоопланктона в реальных водоемах, и в более общем смысле потребления компонентов промежуточной продукции. В гидробиологии есть тенденция рассматривать значение хищного зоопланктона преимущественно с точки зрения трофической конкуренции его с рыбами. Получается, что он как бы представляет собой «вредный» или нежелательный элемент планктона, в сильной степени снижающий «потенциальную рыбопродуктивность» водоема.

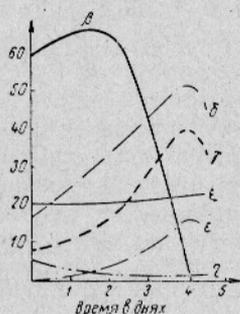


Рис. 6. Второй вариант опыта, изображенного на рис. 5. Условия те же, кроме устранения хищного зоопланктона.

Результаты приведенного модельного опыта показывают, что в действительности все это намного сложнее.

Конечная продукция экосистемы существенно отличается от промежуточной продукции тем, что здесь, по определению, не может быть ограничения биомассы ее потреблением. Следовательно, биомасса компонентов конечной продукции ограничена другими факторами. Когда конечная продукция представлена немногими видами с длительными жизненными циклами, например рыбами, эти факторы в природных экосистемах могут быть многообразными (условия размножения, паразиты и др.), а в нашей модели, равно как и в рыбохозяйственных прудах и бассейнах для выращивания рыб, это трофические условия, определяющие скорость прироста рыб.

Интересно, что биомасса рыб в третьем и четвертом примерах возроста стала совершенно одинаково, несмотря на большие различия в «динамике биомассы» пищи рыб (B_3 и B_4). Это вполне естественно, так как в обоих случаях, во всяком случае первые 55 дней (продолжительность опыта в третьем примере) B_3 и B_4 были достаточно велики, чтобы обеспечить близкий к максимальному рацион рыб и соответственно близкую к максимальной скорость роста B_5 . Что скорость роста B_5 действительно была близка к максимальной, можно показать, выяснив, как должна была бы расти B_5 при обеспечении максимального рациона.

Как мы видели,

$$\frac{dB_5}{dt} = P_5 - H_5 - T_5 = \Pi_5.$$

Прирост

$$\Pi = \frac{K''}{1-K''} T_5$$

При

$$K'' = 0,5 \quad \Pi = T_5.$$

Поэтому можно написать

$$\Pi_5 = \frac{dB_5}{dt} = 0,0673 B_5^{0,8}.$$

Принтегрировав это выражение и учтя, что начальная величина $B_5(0) = 20$, получаем

$$B_5 = [0,0673(1 - 0,8)t + 20^{1-0,8}]^{\frac{1}{1-0,8}} = (0,01346t + 1,821)^5.$$

Рассчитанная по этой формуле кривая роста показана на рис. 5. Как видно, первоначально наблюдался рост рыб со скоростью, близкой к максимальной, если $K'' = 0,5$, т. е. биомасса δ и ϵ обеспечивала рацион, близкий к максимальному, но, естественно, по мере роста B_5 биомасса пищи оказывалась все более недостаточной и скорость роста B_5 замедлялась. Очевидно, продлив опыт, можно было бы заметить, что B_5 , достигнув некоторой величины (B_5)_{max}, при которой $\Pi_3 + \Pi_4 = P_5 = T_5 + H_5$ и $\frac{dB_5}{dt} =$

$= 0$, более бы не изменилась. В такой достигнувшей равновесия системе нет никакой конечной продукции, и, следовательно, эффективность использования поступающей энергии в принятом выше смысле равна нулю.

Таким образом, ясно, что эффективность использования энергии первичной продукции имеет максимум в некоторый момент времени t_{max} . Эффективность превращения энергии первичной продукции в энергию

биомассы рыб может быть выражена разными показателями. Следует различать эффективность, рассчитанную для каждого дня

$$\frac{B_c(t+1) - B_c(t)}{P_p}$$

и рассчитанную для всего периода выращивания рыб

$$\frac{B_c(t) - B_c(0)}{\int_0^t P_p dt}$$

Зная ход изменений во времени первичной продукции и B_c , нетрудно получить значения обоих показателей. В нашем примере начиная с 17-го дня B_p и первичную продукцию можно считать постоянными. При $B_p = 180$ $P_p = 40 = (1 - 10)^{-0.0139 \cdot 179} = 39,87$.

Зная B_c , нетрудно рассчитать, что максимальная эффективность дневного прироста достигается на 57-й день опыта, когда ежедневный прирост (ΔB_c) составляет около 2,08, т. е. 5,22% от валовой энергии первичной продукции.

Эффективность использования первичной продукции за все время роста достигает максимума за 72 дня при $B_c = 122$, когда $\int_0^t P_p dt = 2844$ и эффективность 4,29%. Интересно оценить полученную цифру и сравнить с тем, что известно о реальных водных экосистемах сходного типа. Сравнив пределы колебаний результатов измерения валовой первичной продукции рыбохозяйственных карповых прудов с пределами колебания их рыбопродуктивности, Г. Г. Винберг (1960) нашел, что по этим средним данным рыбопродукция составляет 2,67% от валовой первичной продукции за сезон выращивания¹. Позднее очень сходные величины были получены В. П. Ляхновичем во время наблюдений на удобряемых прудах (Винберг и Ляхнович, 1965) и В. Кузмичевой. Если учесть, что полученные в реальных условиях на производственных и опытных прудах величины, во-первых, относятся к экосистемам несколько иного типа, во-вторых, не могут рассматриваться как максимальные, то особенно поразительно, насколько близки к ним полученные на модели результаты.

Здесь будет уместно посмотреть, в какой мере биомассы других компонентов, с которыми мы встречаемся, рассматривая четвертый пример, близки или же, наоборот, далеки от возможных в реальных экосистемах подобного типа. Как уже говорилось, была взята очень высокая, но реально возможная величина первичной продукции. Соответственно, даже если за вегетационный период взять 120 дней, то получим хотя и очень высокую, но находящуюся в пределах реально возможных величин рыбопродукцию: B_c за 120 дней достигла 165. Это соответствует рыбопродукции, равной $165 - 20 = 145 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2}$, или $1450 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. В равной мере и суммарная величина биомассы зоопланктона ($22,6 + 7,2 + 7,2 = 35 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2}$, или $50 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ сырого веса), хотя и высока, но опять-таки не выходит за пределы кормовой биомассы, наблюдающейся в высокопродуктивных карповых прудах.

Лишь небольших оговорок требует и биомасса бактерий — $14,6 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2}$, что при принятой глубине 1 м эквивалентно $14,6 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$,

¹ В оригинале для расчета была взята энергия биомассы рыб при калорийности $1 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$, умноженная на 3 для учета затрат на энергетический обмен. При этом способе расчета эффективность использования первичной продукции составляет $2,67 \cdot 3 = 8\%$.

или $19,5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3} = 19,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. При весе (массе) одной бактерии 10^{-9} мг это соответствует $19,5 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$. Такое большое количество бактерий непосредственно в планктоне может встретиться лишь в редких случаях, хотя такие величины, как $5\text{—}10 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$, уже обычны для высокопродуктивных прудов. Если вспомнить, что по условию в модели разлагающееся органическое вещество не оседает, как в природных условиях, а остается во взвешенном состоянии, то биомасса бактерий уже не может считаться нереальной.

Не исключено, что такое приближение к реальным величинам — случайность, однако если учесть совокупность результатов первых опытов исследования модели, которые ни разу не противоречили эмпирическим данным, то ясно, что модель построена на реальной основе. Видимо предложенный способ построения модели заслуживает внимания и дальнейшего совершенствования и исследования.

Это не означает, конечно, что рассмотренная модель имеет только частные легкоустраняемые недостатки, в ее основе есть еще много неясного. Упомянем только два момента. Во-первых, выше, при изложении результатов исследований, основное внимание обращали на состояния, приближающиеся к устойчивым или стационарным. Это имеет смысл, но весьма вероятно, что в реальных экосистемах стационарные состояния по большей части не успевают устанавливаться. Поэтому возможно, что в дальнейшем основное внимание должно быть обращено на отыскание закономерностей динамических состояний экосистемы. Впрочем, в нашем случае для моделирования сознательно был выбран тип экосистемы, компоненты которой (фито- и зоопланктон) представляют собой многовидовые совокупности огромного числа особей с относительно краткими жизненными циклами, что облегчает приближение к стационарным состояниям. Во-вторых, смена состояний реальных экосистем часто обусловлена закономерными, например сезонными, изменениями условий среды, с чем связано бесчисленное множество разнообразных приспособлений. Возникает вопрос, допустимо ли, например, рассматривать условия наиболее эффективного использования энергии экосистемой, не принимая во внимание цикличность в развитии особей и видовых популяций, не входит ли цикличность многих проявлений жизни особи, видовой популяции и биоценоза в число обязательных моментов, обеспечивающих высокую стабильность и продуктивность природных экосистем, так как стабильность экосистем следует понимать не как постоянство некоторого неизменного во времени состояния, а как закономерно повторяющуюся смену состояний. Быть может, поучительный пример в этом отношении дают многие обитатели тропических морей, живущие в близких к постоянным условиям среды, для которых тем не менее оказалось настолько важным приурочить период размножения к строго определенному времени, что за отсутствием других достаточно выраженных сезонных колебаний внешних условий они были вынуждены выработать периодичность размножения, связанную с лунным календарем. Вопрос о значении периодичности в биологических явлениях, который имеет первостепенное значение, например, для преодоления трудностей, встречающихся при построении искусственных экосистем в условиях замкнутого пространства, остается не затронутым нами. Соответствующим образом видоизмененные модели дадут возможность углубить наши представления и об этих явлениях. Поэтому есть все основания считать, что среди разных методов, которые должны привлекаться при решении многих вопросов, возникающих при разработке теории биологической продуктивности экологических систем, метод математического моделирования займет не последнее место.

ЛИТЕРАТУРА

- Андронов, Витт, Хайкин. Теория колебаний. Физматиздат, 1958.
- Беляцкая Ю. С. Сезонные изменения общего числа и биомассы бактерий в воде трех озер разных типов. Микробиология. Изд-во АН СССР. Т. 1, 1958.
- Беляцкая Ю. С. Время генерации и утилизация энергии водными бактериями. Научные доклады Высшей школы. «Биологические науки». Т. 2, 1958.
- Винберг Г. Г. Биологические основы минерального удобрения рыбоводных прудов. Успехи современной биологии. Т. 34, 1952.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1955.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР. Минск, 1960.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивность экологических систем. Зоологический журнал, Т. 41, 1952.
- Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. Удобрение прудов. Пищепромиздат, 1965.
- Винберг Г. Г., Шушкина Э. А., Печень Г. А. Продукция ракообразных озерного зоопланктона. Зоологический журнал, Т. 44, 1965.
- Григерек Е., Гильбрихт А., Сподневская И. Изменение планктонного биоценоза, вызванное влиянием рыб, действующих как хищники и контролирующей среду прудов. «Вопросы экологии». Т. 5, 1962.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, 1955.
- Коддингтон и Левинсон. Теория дифференциальных уравнений. ИЛ, 1960.
- Меншуткин В. В. и Жаков Л. А. Применение математического моделирования в исследованиях по динамике численности популяции окуня. Сб. «Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики», 1964.
- Volterra V. et D'Ancona U. Les associations biologiques au point de vue mathématique. Paris, 1935.

Замеченные опечатки к трудам ВНИРО, т. 67

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
7	17 сверху	that of	that the management of
57	8 снизу формула (56)	$\Pi_{\max} = \frac{K''_{\max}}{1 - K''_{\max}} T$	$\Pi_{\max} = \frac{K''_{\max}}{1 - K''_{\max}} T$
65	1 сверху	$(B + B_p = 200)$	$(B_a + B_p = 200).$