

ВЕДУЩАЯ РОЛЬ ГЕОХИМИИ В НЕКОТОРЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Дискуссия

А.М.Молчанов (НИВЦ АН СССР, Пушино). Первая школа по математическому моделированию сложных биологических систем (Мозжинка, март 1973 г.) была полезна (кроме прочего) еще и разнообразными научными контактами. Возникла, в частности, надежда выделить сравнительно простые модельные подсистемы в некоторых биогеоценозах.

Основным свойством подобных экосистем является ведущая роль 1-2 геохимических факторов, а вся сложность собственно биологии сводится к простым балансовым характеристикам типа прироста биомассы.

1. Некоторые примеры

(лица, указанные в тексте, не несут ответственности за предлагаемую интерпретацию)

1. Движение границы между лесом и болотом (Д.Н.Сабуров) определяется в основном потоком окисленных грунтовых вод. Сложная структура переходной зоны вторична и зависит, по-видимому, от градиента кислотности.

2. Накопление пресной воды барханами (В.А.Скиртаев) в полупустынях междуречья Урала и Волги. Травянистые растения, используя воду, резко понижают аккумулятивные свойства песков и гибнут от недостатка воды. Крупные животные (сайгаки) разбивают копытами мертвую дерновину и замыкают цикл, возвращая пески к активной форме.

3. Строение зоны загрязнения в реках (В.А.Вавилин) определяется скоростью течения и мощностью промышленных сбросов.

4. Потоки тепла в зоне вечной мерзлоты определяют, по-видимому, динамику переходов вода - лед. Растительность играет хотя и существенную, но вторичную роль.

5. Уровень грунтовых вод является ведущей переменной для зоны болот. В районах орошаемого земледелия появляется другая существенная переменная - темп накопления солей в почве.

6. Роль косной компоненты в океанических течениях.

II. Общая схема

Угадывается общий методический подход к построению моделей подобных "треугольных" систем:

$$\frac{dx}{dt} = a(x) + \epsilon f(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = b(x, y).$$

Здесь геохимический "икс" определяет (возможная связь с идеей лимитирующего фактора по И.А.Полетаеву) структуру уравнений для биологических "игреков". Обратное влияние мало. Его величина задается безразмерным малым параметром ϵ . Положив $\epsilon = 0$, выделяем ведущую геохимическую компоненту

$$\frac{dx}{dt} = a(x),$$

состоящую всего из 1-2 уравнений. Обратное влияние имеет значение только на больших ($t \sim \frac{1}{\epsilon}$) эволюционных (или сукцессионных) временах.

В.Е.Заика (Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь). Предлагаемая тема может иметь очевидное значение для проблемы выделения границ биогеоценозов (БГЦ) и их взаимодействия, так как прежде всего она касается межэкосистемных, но не внутрисистемных процессов.

Действительно, косные компоненты ответственны за облик биотопа - среды экосистемы, они определяют, какая именно экосистема будет занимать данный участок среды. Все примеры Молчанова построены на этом. Так, чтобы существовал островной БГЦ, необходим остров.

Но если не ограничиваться столь большими системами (лес, степь, болото), а углубиться в какую-либо из подобных экосистем, деля ее на подсистемы, обнаружится, что в разных подсистемах ведущими (или лимитирующими) могут оказаться и биологические переменные.

Если исходить из предлагаемого в записке подхода, то в сложном БЦ можно выделить иерархию "треугольных систем", древо таких систем. Ближе к основанию роль геохимических переменных, вероятно, будет больше, ближе к вершине (в дочерних подсистемах), ведущими будут биологические факторы.

Границы леса могут определяться косными компонентами, но распределение и динамика многих элементов лесного населения - структурой древесной растительности, характером ярусности, степенью сомкнутости крон деревьев и т.д.

Если группа намерена обсудить формальный аппарат, то его не обязательно привязывать к геохимическим факторам. Если делается упор на биологические приложения, то ведущая роль геохимии будет при анализе межбиогеоценологических связей, но не внутриценологических, в указанном смысле.

Конечно, это зависит еще и от того, что считать биогеоценозом.

Б.Я. Виленкин (Институт океанологии АН СССР, Москва).
Еще вариант примера к рабочей записке Молчанова.

Существование коралловых атоллов в океане.

Принято считать, что концентрация живого вещества в тропических водах лимитирована концентрацией биогенных элементов в воде. Это, вероятно, так и есть. Так как атолл в отличие от планктонной экосистемы не перемещается вместе с течением, то вокруг каждой фотосинтезирующей клетки образуется зоны, где биогены "выедены", и доступ новых может осуществляться только за счет диффузии в слабом концентрационном градиенте. Возможный уровень фотосинтеза, таким образом, не лимитируется концентрацией биогенов, но питается их потоком. На автотрофах подвешена пищевая цепь. Более общий вариант - все то же справедливо и для развития экосистемы на неподвижном твердом субстрате в перемешиваемой жидкости (турбулентность или волновое перемешивание). Здесь тоже каж-

дой фотосинтезирующей клетке доступны биогены из большого объема воды. Автор несет ответственность за предложенную интерпретацию.

Экосистема с иной природой ведущей компоненты - мидийные банки у скалистого побережья Испании. Здесь грунт таков, что малькам мидии не на что осесть. В 50-х годах здесь развесили веники, после чего на мелководье образовался тот самый "биоценоз", для которого это слово было придумано Мёбиусом.

Автору было бы интересно узнать суждения по таким вопросам:

1. Система тем легче сводится к треугольной, чем меньше число входящих в нее биологических компонент.

2. Возможность сведения системы к треугольной (или разбиения ее на небольшое число таких систем) зависит от соотношения времени (времен) релаксации ведущей компоненты (компонент) и продолжительности жизненных циклов в некоторых популяциях.

Последний вопрос представляет интерес и потому, что неоправданно большие надежды возлагаются на уравнения для биологических "игреков" вида

$$\frac{dy_1}{dt} = ay_1 + by_2 + ky_1y_2.$$

Данные по физиологии животных и популяционной экологии позволяют считать, что член ky_1y_2 часто не имеет смысла независимо от того, как много места на бумаге занимает выражение для k .

А.Б.Горстко, Ю.А.Домбровский, Ф.А.Сурков (НИИ механики и прикладной математики, Ростов-на-Дону). В лаборатории разрабатывается модель биогеоценоза Азовского моря. Статистический анализ показал, что состояние биоценоза определяется в основном гидрометеорологическими факторами: соленость моря (определяет ареалы обитания рыб, различных видов планктона), речной сток (определяет количество биогенных веществ, вносимых в море, условия нереста рыб). Существенно также влияние температурных факторов, ветровой активности и т.д.

Модель строится в дискретном времени и имеет вид:

$$\begin{aligned} y(t+1) &= \beta[y(t), x(t)] \\ x(t+1) &= \alpha[x(t)] \end{aligned} \quad , \quad \text{где } \tau < t+1 \quad (I)$$

$x(t)$ - вектор состояния среды, $y(t)$ - вектор состояния биоценоза. Биологические процессы не оказывают влияния на перечисленные гидрометфакторы.

Интересно, что даже модель вида $y(t+1) = \beta[x(t)]$ вполне удовлетворительно описывает динамику биоценоза.

Т.Г. Гильманов (МГУ, факультет почвоведения). Обсуждение вопроса о выделении экосистемы с ведущей косной или биокосной компонентой считаю целесообразным, так как разработка математических моделей таких, относительно простых, но практически очень важных, экосистем будет важным шагом на пути математического анализа и моделирования более сложных экосистем с выраженной биологической детерминацией, наиболее характерными примерами которых являются зрелые леса различных природных зон. В дополнение к перечисленным Молчановым примерам "треугольных" экосистем приведу еще три характерных примера.

1. Экосистемы гидроморфных лугов, видовой состав, продуктивность и биомасса которых полностью определяются влажностью почв и режимом грунтовых вод, на что и указывает термин "гидроморфные".

2. Солончаки - галоморфные экосистемы аккумулятивных депрессий и пойм степной и пустынной зон.

3. Экосистемы мангровых лесов низких побережий в полосе океанического прилива в тропических районах Азии, Африки и Америки.

Определяющими факторами в экосистемах этого типа являются соленая океаническая вода и создаваемые при затоплении восстановительные условия. Мангровые экосистемы - это высокопродуктивные территории с исключительным обилием растительного, животного и микробного населения. При отделении этих территорий от океана путем строительства дамб, осушении и сельскохозяйственном освоении в результате изменения окислительно-восстановительного режима идет окисление сульфидов железа и марганца, содержащихся в мангровых почвах, и за

несколько лет рН почвы опускается с 7-8 до 4-5 и почвы практически утрачивают свое плодородие.

Следующее замечание касается общего вида математических моделей экосистем с ведущей абиотической компонентой. Кроме выделения геохимического "икса" и биологического "играка", в системе

$$\begin{cases} \dot{x} = a(x) + \varepsilon f(x, y) \\ \dot{y} = b(x, y), \end{cases} \quad (I)$$

как это предлагается Молчановым, представляется целесообразным ввести в рассмотрение еще внешние (входные, управляющие, вынуждающие) переменные $u(t)$ и расписать первое уравнение системы (I) в виде

$$\begin{cases} \dot{x} = a_0(u) + \varepsilon_1 a_1(u, x) + \varepsilon_2 f(u, x, y) \\ \dot{y} = b(u, x, y). \end{cases} \quad (2)$$

Такой подход больше соответствует практическим задачам математического моделирования поведения реальных экосистем в изменяющихся условиях внешней среды и под антропогенными воздействиями. На его основе можно выделить три разных типа экосистем и соответствующие типы моделей: 1⁰ малоинерционные системы, для которых ε_1 и ε_2 в модели (2) малы, в результате чего система "послушно" следует за вынуждающими воздействиями $u(t)$; 2⁰ собственно "треугольные" системы, в которых мал только параметр ε_2 , но система обладает достаточной абиотической инертностью или буферностью к внешним воздействиям; 3⁰ совершенные био-гео-ценозы, в которых биологический y существенно входит в правую часть уравнения для x (x всегда будет входить в правую часть уравнения для y).

Приведу примеры экосистем всех трех типов.

Малоинерционные экосистемы - это различные биогеоценозы на легких (песчаных и супесчаных) дренированных почвах. Они малоинерционны по отношению к таким входам, как, например, атмосферные осадки, изреживание растительности, внесение удобрений. Даже при достаточном среднегодовом количестве осадков неравномерность их выпадения может привести к гибели растительности в результате временного переиссушения, как показали многолетние работы по изучению условий выращивания

лесополос на легких почвах Волгоградской области. Засуха в 1972 г. показала, что в средней полосе России сосновые боры на песках сильно страдали от лесных пожаров. С химической точки зрения также известно, что внесение крупных однократных доз минеральных удобрений или извести в легкие почвы может вызвать химические ожоги и отравление растений из-за низкой химической буферности этих почв. В то же время при стационарной подаче влаги и питательных веществ эти экосистемы могут давать высокую и ценную продукцию. Так, на средиземноморском побережье Африки на песках выращиваются апельсиновые сады, поливаемые морской водой.

Примером системы типа 2⁰ может служить экосистема луговой степи на черноземных почвах тяжелого (глинистого или суглинистого) механического состава. Влажность и химические свойства этих почв обладают определенной буферностью, памятью. Прочно удерживаемый весенний запас влаги обеспечивает произрастание растений даже в засушливые годы. В то же время обратное влияние растительности и животного населения на свойства почвы и климатический режим этой экосистемы проявляется только в многолетнем масштабе времени ($t \sim \varepsilon_2^{-1}$) через процессы образования почвенного гумуса, оструктурирования почвы, биологического накопления химических элементов и т.д.

Зрелый климаксный лес как пример совершенного, в значительной мере автономного биогеоценоза, характеризуется высокой устойчивостью его биогеохимического режима перед внешними воздействиями. Широко известна роль леса как регулятора гидрологических и атмосферных процессов, его противозерозионная функция.

Интересно отметить, что современное положение в науке математического моделирования экосистем также может быть естественно увязано с тремя выделенными типами моделей. Наиболее глубоко математически изучены модели типа 1⁰ (многочисленные модели водных экосистем, экосистем тундры и пустыни). Также достаточно хорошо поддаются моделированию экосистемы типа 2⁰ (особенно много работ по системному подходу к луговым и пастбищным экосистемам). Напротив, сколько-нибудь целостной модели лесной экосистемы мне до сих пор не

известно, хотя частных моделей и описательной информации по лесам, по-видимому, больше, чем по всем другим системам. Причем характерно, что главные трудности встречаются при математической идентификации функции $f(u, x, y)$, через которую осуществляется гомеостазис экосистемы, в то время как влияние абиотических и биологических факторов на лесной биоценоз (функция $v(u, x, y)$) легче поддается математической трактовке.

В настоящее время на кафедре почвоведения МГУ мною в сотрудничестве со ст.науч.сотр. Е.М.Самойловой (консультируют Н.И.Базилевич и В.В.Алексеева) разрабатывается динамическая модель водного режима и биологической продуктивности луговой экосистемы в форме Z^0 , где входные переменные $u(t) = (u_1, u_2, u_3)$ - атмосферные осадки, относительная влажность и температура воздуха; абиотические переменные состояния системы $x(t) = (x_1, x_2, x_3)$ - значения влажности трех горизонтов почвы; биотические переменные состояния $y(t) = (y_1, y_2, y_3)$ - биомассы трех основных групп луговых растений. Для оценки параметров модели и ее проверки используется информация о динамике климатических условий, свойств почвы и биологической продуктивности луговых экосистем Центрально-Черноземного заповедника, Тамбовской и Новосибирской областей.

А.А.Дюльдин (Киевский гос. ун-т, лаб. экологии и токсикологии). Предлагаю для обсуждения еще два примера "треугольных" систем.

I. Температура окружающей среды очень сильно влияет на структуру процессов терморегуляции в организме. Обратное влияние теплопродукции организма на температуру среды, вообще говоря, мало в случае, когда объем среды гораздо больше объема организма. Модель имеет "треугольный" вид:

$$\begin{aligned} \dot{T} &= a(T) + \varepsilon f(\dot{T}, \vec{y}) \\ \frac{d\vec{y}}{dt} &= \vec{b}(T, \vec{y}), \end{aligned}$$

где T - температура среды; y - скорость биохимических реакций, идущих с выделением тепла; f - теплофизические свойства среды; \vec{b} - структура системы терморегуляции; ε - малый параметр при условии $V_{\text{орг.}} \ll V_{\text{среды}}$, где V_i - объемы

организма и окружающей среды. Эту модель можно уточнить и привязать к конкретным данным.

2. Количество солнечной энергии и периодичность ее поступления определяют структуру биоценозов. В тропиках света много, амплитуда его колебаний невелика \Rightarrow мощные многокомпонентные стабильные биоценозы. В тундре света мало, и амплитуда его поступления очень велика, так как полгода - круглый день, полгода - ночь, \Rightarrow биоценозы бедные по числу видов, численность видов велика и сильные колебания численности. Пример - классические "квазивольтерровские" колебания песцов и леммингов, которые находятся в отношении хищник-жертва. Обратное влияние биоценоза на потоки энергии слабое и осуществляется через структуру растительности.

Почти философское рассуждение: природа иерархична. Связи между уровнями, по-видимому, описываются "треугольными" системами.

Дискуссия: "треугольный" подход не позволяет подойти к анализу структуры собственно биологических систем, например системы терморегуляции организма. По-видимому, постулат о "треугольности" можно дополнить постулатами о внутренней структуре биосистем.

Ю.В.Титов, Ф.Н.Семевский (ЦЭЛПИ МСХ СССР, биологический отдел, сектор экологических исследований, Москва). Ассоциации травянистой растительности определяются комплексом условий произрастания.

В течение многих лет мы проводили комплексные экологические исследования в Казахстане и других областях Союза. Изучение растительности на фоне почвенных условий в стиле школы Раменского привело нас к уверенности, что факторы, определяющие состав и развитие пустынной, степной и луговой растительности, множественны (режим увлажнения, богатство почвы, структура почвы, механический состав, давление фитофагов) и непрерывно изменяются от точки к точке. Представление о ведущих геохимических факторах основано на иллюзии. В различных условиях происходит перестройка растений (модификация, экотипы) и растительности (изменение видового состава ассоциаций), которая приводит к тому, что жизненно важ-

ные элементы усваиваются в определенном соотношении независимо от этих условий. Для того, чтобы пояснить этот, естественно, несколько утрированный тезис, приведем примеры.

При переходе от влажных к сухим местообитаниям гигрофильная растительность, характеризующаяся мощным развитием ассимилирующего аппарата и редукцией корневой системы, сменяется ксерофильной растительностью с мощной корневой системой и редуцированным ассимиляционным аппаратом. Например, даже внутри одного рода *Auregula* количество устьиц на 1 мм^2 нижней поверхности листа меняется от 51 у *A. odorata* во влажных местообитаниях до 442 у *A. glauca* в сухих. Более того, даже у особей одного и того же вида перестройки весьма значительны. Хорошо известно, что избыток света угнетающе действует на развитие ассимиляционного аппарата, за счет которого развивается корневая система. Недостаток света оказывает противоположное действие.

Описанные перестройки приводят к тому, что в любых условиях для отдельных растений и растительности существенными оказываются не один и не два, а вся сумма факторов среды. Можно говорить о ведущей роли отдельных факторов в ходе формирующих процессов, но возвращаться к идее Либиха о лимитирующих факторах, давно отброшенной физиологией, даже в той форме, которую придал ей Поletaев, нельзя.

Рост любых растений и любых ассоциаций растительности всегда определяется комплексом условий среды. В результате гибкости организации растений разница между факторами среды в некотором абстрактном смысле стирается. Действительно, поведение биологических систем определяется, хотя бы в первом приближении, одним фактором, но в роли этого фактора выступает не какой-либо один геохимический параметр, а некая метрика от вектора условий произрастания, которую можно условно назвать "обеспеченностью пищей" или как-либо еще. Эта метрика определяет сущность поведения биологической системы, а вектор условий произрастания отражается вектором состава биоценоза, не оказывая влияния на основные свойства систем. Этот состав, сложившийся в течение крупномасштабных временных периодов, может быть понят на основе учета всей совокупности факторов.

И.А.Полетаев (Институт математики СО АН СССР, Новосибирск). По поводу предложения Молчанова о выделении в особый класс биогеохимических систем с "ведущей геохимической компонентой" предлагаю нижеследующие замечания.

1. Термин "треугольные" (не претендующий, по-видимому, на глубокий научный смысл и имеющий лишь мнемоническое значение) представляется неудачным. Запись модели в виде системы дифференциальных уравнений, предлагаемая ее автором

$$\begin{aligned} \dot{\bar{x}} &= f_1(\bar{x}) + \varepsilon f_2(\bar{x}, \bar{y}) \\ \dot{\bar{y}} &= f_3(\bar{x}, \bar{y}) \end{aligned} \quad \longrightarrow \quad \begin{array}{c} \triangle \\ \hline \square \end{array}, \quad (I)$$

не является общей по той причине, что в общем случае "вклад", вносимый в геохимию биогенезом, не дает "слагаемого" $\varepsilon f_2(\bar{x}, \bar{y})$, а может иметь характер иной (катализиция процессов и их ускорение, переключение и т.д.). Запись следовало бы изменить, например, на такую

$$\dot{\bar{x}} = F(\bar{x}, \bar{y}),$$

оговорив, что влияние \bar{y} на $F_1 - \left(\frac{\partial F}{\partial y_i}\right)$ может быть малым. Тогда пропадет и внешность треугольника в записи, происходящая от знака суммы, которая соответствует лишь, по-видимому, узкому классу систем с ведущей геохимической компонентой.

2. Естественнонаучный интерес к системам типа (I) и более общим нам представляется ограниченным. Ландшафт и геохимические процессы в биосфере скорее формируются биогенезом (см. Вернадский!), чем определяют биогенез. Идея "ведущей геохимической компоненты" может быть шутливо сведена к высказыванию: "рыбы водятся там, где есть вода", а последняя идея не обещает интересных открытий.

3. Исследование систем типа (I) может представлять интерес для математиков как системы выделенного класса, быть может, с интересными свойствами. Однако превалирование математических интересов в естественнонаучных исследованиях большой важности нам представляется явлением неестественным и болезненным.