

НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

ЗНАНИЕ

М. Я. Антоновский
С. М. Семенов
МАТЕМАТИЧЕСКИЕ
МЕТОДЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
ПРОГНОЗИРОВАНИЯ



8/1978

СЕРИЯ
МАТЕМАТИКА,
КИБЕРНЕТИКА

**НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ**

Серия «Математика, кибернетика»
№ 8, 1978 г.
Издается ежемесячно с 1967 г.

М. Я. Антоновский,

доктор физико-математических наук

С. М. Семенов,

кандидат физико-математических наук

**МАТЕМАТИЧЕСКИЕ
МЕТОДЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
ПРОГНОЗИРОВАНИЯ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»
Москва 1978

65.9(2)21
A72

Антоновский М. Я. и Семенов С. М.

A72 . Математические методы экологического прогнозирования. М., «Знание», 1978.

64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Серия «Математика, кибернетика», 8. Издается ежемесячно с 1967 г.)

В простой и доступной форме рассказывается о некоторых методах экологического прогнозирования, позволяющих получить количественную оценку последствий антропогенных воздействий, масштаб которых в настоящее время настолько возрос, что становится совершенно необходимой разработка научно обоснованных программ в области охраны природы и регулирования качества окружающей среды.

Брошюра предназначена для широкого круга читателей, интересующихся этими актуальными вопросами.

20204

65.9(2)21
57.026

© Издательство «Знание», 1978 г

I. ВВЕДЕНИЕ

Состояние окружающей среды, сложившейся в процессе формирования облика Земли, определяется динамическим равновесием, установившимся в сложном комплексе многочисленных взаимодействующих процессов как в живой, так и неживой природе. Любая форма жизни взаимодействует с окружающей средой; с одной стороны, приспосабливается к ней и использует ее «для своих потребностей», с другой — сама вносит в нее изменения, сдвигая установившееся равновесие в ту или иную сторону. Особенно заметные изменения природа претерпела в результате антропогенных воздействий, т. е. воздействий, вызванных деятельностью человека. Эти воздействия в настоящее время стали такими значительными, что весьма серьезной становится проблема охраны окружающей среды. Именно поэтому в Основных направлениях развития народного хозяйства СССР на 1976—1980 годы подчеркнута необходимость развития научных основ рационального использования и охраны почв, недр, растительного и животного мира, воздушного и водного бассейнов.

На ранних стадиях развития человечества его воздействия на природу были локальны и весьма незначительны. Охота и сбор пригодных для питания растений не могли привести к каким-либо значительным изменениям в природе. Ресурсы природы были колоссальны, численность человеческой популяции невелика, а «технические средства» воздействия человека на природу — орудия охоты — весьма примитивны и малоэффективны. С появлением скотоводства и земледелия масштаб антропогенного воздействия на природу постепенно возрастал. На бедных землях земледельцы для повышения урожайности сжигали все новые и новые участки лесов, и эти участки, удобренные зольными элементами, засеивали злаками. Выпас крупных стад домашнего

скота привел к тому, что животные стали уничтожать травяной покров (а также подрост деревьев), что повлекло за собой сильные изменения напочвенного покрова и как следствие невозможность естественного возобновления лесов на значительных площадях.

Таким образом, воздействия стали иметь региональный масштаб, а их интенсивность значительно возросла.

Качественно новая ситуация сложилась после возникновения промышленного производства и связанной с ним разработки недр Земли, так как любая стадия полного производственного цикла крупного современного промышленного предприятия — от получения исходного сырья до передачи готовой продукции потребителю — связана с загрязнением природных сред. В качестве примеров можно привести загрязнение атмосферы дымами заводских труб, загрязнение водоемов сточными водами и т. п. Современное сельское хозяйство также дает примеры сильнейших воздействий на природные ресурсы. Это массовые применения ядохимикатов (ДДТ) для борьбы с популяциями вредителей сельскохозяйственных культур, орошение и осушение крупных участков земли, уничтожение и насаждение лесов. В нашем распоряжении есть средства, позволяющие менять течения рек, создавать искусственные водохранилища, обеспечивать соответствующие условия для вымирания или же, наоборот, процветания некоторых популяций рыб, птиц, животных и других биологических видов. Так, например, в результате поощрения отстрела волка и сильных ограничений охоты на лося в настоящее время плотность популяции волка в Московской области близка к нулю, в то время как плотность популяции лося столь велика, что отдельные особи часто появляются в черте г. Москвы. Отметим, что воздействия антропогенного характера на природу в наше время часто приводят уже не только к локальным или региональным, но и к глобальным изменениям в окружающей человека среде. Так, применение ДДТ, о котором шла речь выше, вызвало появление этого яда в различной концентрации во всех природных средах. Например, применение ДДТ при опыливания лесов на Аляске привело к тому, что смываемый осадками ядохимикат проникал в реки, накапливался в зоопланктоне и вызывал гибель лососей, питающихся, в частности, некоторыми из видов зоопланктона.

Интересно отметить, что процессы транспорта загрязнителей в природных средах идут весьма интенсивно. Тот же

ДДТ в настоящее время обнаружен даже в тканях антарктических жителей — пингвинов.

Итак, в настоящее время человеческая деятельность может приводить (а в ряде случаев уже привела) как к региональным, так и глобальным изменениям в окружающей среде.

На первых этапах истории человечества отношение человека к природе определялось исключительно целью «выживания». На последующих этапах эта цель изменилась в направлении «максимальной эксплуатации природных богатств». В наше время человек, эксплуатируя природные богатства, начинает учитывать те изменения в состоянии окружающей среды, которые будут следствием его хозяйственной деятельности. Это означает, что во взаимоотношении с природой человечество начинает придерживаться уже не принципа «максимальной эксплуатации», а руководствуется принципом наиболее целесообразного «оптимального воздействия» на природу.

Для того чтобы учесть такие изменения в состоянии окружающей среды при текущем и перспективном планировании хозяйственной деятельности, требуется:

1) уметь сопоставлять различным вариантам хозяйственных планов соответствующие им изменения состояния природных сред — воздушной, водной, почв и пр.;

2) уметь сопоставлять различным состояниям природных сред соответствующие состояния природных экосистем — природных комплексов взаимодействующих биологических видов, рассматриваемых в единстве со средой их обитания;

3) уметь оценивать состояние окружающей природной среды в целом и ее элементов — природных экосистем, т. е. иметь некоторый критерий, позволяющий судить о степени приемлемости, желательности, «полезности» одного состояния по сравнению с другим.

Другими словами, мы должны уметь осуществлять прогноз и состояние окружающей среды при данном варианте хозяйственной политики и оценку этого прогнозируемого состояния. Обеспечение эффективных оценки и прогноза является необходимым элементом как при разработке программ регулирования состояния окружающей природной среды, так и при выборе наилучшего, оптимального плана хозяйственного развития.

Совокупность исследований, связанных с проблемами 1—3, обладает рядом специфических особенностей. Во-

первых, эти исследования комплексные, требующие объединения усилий широкого круга специалистов: физиков, биологов, математиков, экономистов, химиков, медиков, социологов. Все эти науки находятся на различных стадиях формализации, обладают разными научно-исследовательскими традициями, в то время как существо проблем 1—3 требует их гармоничного взаимодействия в рамках развитой количественной теории. Во-вторых, решение этих проблем нельзя отложить на будущее в расчете на то, что естественный путь развития указанных выше наук рано или поздно приведет к возникновению требуемой теории. Этот процесс весьма длительный, в то время как уже есть настоятельная необходимость в принятии научно обоснованных решений относительно состояния окружающей среды как при разработке хозяйственной политики, так и при разработке стратегий управления состоянием окружающей природной среды. Эти два обстоятельства обуславливают, в частности, необходимость в одновременной разработке как фундаментальных, так и прикладных аспектов соответствующих проблем, в максимальном соответствии формальных и содержательных постановок задач.

В настоящей брошюре рассматривается круг вопросов, связанных с математическими методами прогнозирования состояний природных экосистем и количественной оценки этих состояний.

II. ТИПИЧНАЯ ЗАДАЧА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ

Рассмотрим некоторый регион R — определенную интересующую нас территорию (рис. 1). На территории этого региона есть озеро (O), в котором обитают K известных нам видов гидробионтов—водорослей, рачков, рыб и т. д. На территории региона расположен также лесной массив (L). Видовой состав лесной экосистемы представлен ($N - K$) известными нам видами. Состояние биоты («живой» части экосистемы) региона мы будем описывать векторной функцией времени t :

$$Y(t) = (y_1(t), \dots, y_K(t), y_{K+1}(t), \dots, y_N(t)),$$

где $y_i(t)$ — численность (или плотность) в момент времени t соответствующего вида гидробионтов при $i \leq K$ и вида из лесной экосистемы при $i > K$. Очень часто в сложившихся

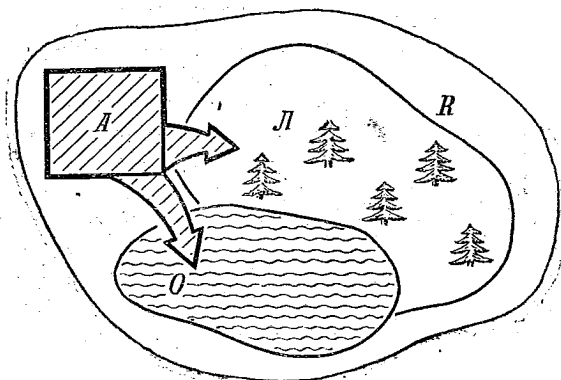


Рис. 1

и находящихся в равновесии экосистемах плотности большинства представленных в них видов изменяются незначительно. В этом случае вектор — функцию $Y(t)$ можно считать постоянной во времени функцией. В общем случае состояние биоты экосистемы характеризуется некоторым колебательным во времени процессом изменения плотности (или численности) каждого из них.

Предположим, что планируемыми органами рассматривается проект строительства в пункте A региона R некоторого предприятия определенной мощности, работа которого будет сопряжена с выбросом в атмосферу вещества I в количестве a т/год и сбросом вещества II в озеро в количестве b т/год. Положение это вполне реально, поскольку даже при использовании высокоэффективных очистных сооружений какое-то количество отходов производства всегда проникает в окружающую среду и там распространяется.

В ответ на описанное антропогенное воздействие — функционирование предприятия в пункте A региона R в природных средах рассматриваемого региона произойдет ряд изменений. Во-первых, изменится концентрация вещества I в атмосфере в результате постоянного выброса его предприятием. Во-вторых, по тем же причинам изменится концентрация вещества II в озерной воде. Далее в зависимости от типов загрязняющих веществ возможен переход загрязнителей из одной среды в другую или накопление загрязнителя в какой-либо одной из сред. Например, в результате сжигания угля и нефти, а также при функцио-

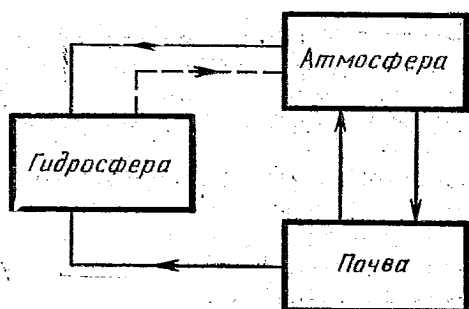


Рис. 2

нировании ряда предприятий химической промышленности в атмосферу попадают соединения ртути. В атмосфере происходит их распространение в результате переноса потоками воздуха. Эти соединения могут также переходить из атмосферы в почву и обратно, из атмосферы в водную среду, а также из почвы в водную среду при смыве их в водотоки. В водной среде ртуть в виде растворимых соединений может распространяться в результате переноса водными потоками и в результате диффузии. Выведение соединений ртути из водной среды в атмосферу происходит гораздо медленнее, чем описанные выше процессы. Поэтому можно считать, что в водной среде соединения ртути накапливаются. На рис. 2 изображена схема распространения выбросов соединений ртути в природных средах (незначительное выведение соединений ртути из гидросферы в атмосферу показано пунктиром).

При непрерывной работе предприятия и, следовательно, при постоянных выбросах загрязнителей I и II в природные среды процессы переноса и распространения загрязнителей, обусловленные довольно сложными геофизическими, геохимическими и гидрометеорологическими закономерностями, придут в некоторое динамическое равновесие. Это означает, что в рассматриваемых природных средах — озерной воде, почве и атмосфере — возникнут определенные концентрации рассматриваемых загрязнителей. Обозначим через

$$C = (C_{1В}, C_{1П}, C_{1А}, C_{2В}, C_{2П}, C_{2А}).$$

вектор этих концентраций, где первый индекс обозначает тип загрязнителя, а второй — тип природной среды; В —

водная среда; П — почва; А — атмосфера. Итак, данное антропогенное воздействие — функционирование нового предприятия — приводит прежде всего к изменениям в абиотической (неживой) части окружающей среды. Возникло поле концентраций выбрасываемых предприятием загрязняющих веществ в различных природных средах рассматриваемого региона. Если вещества I и II в каких-то количествах и раньше присутствовали в природных средах, то деятельность нашего предприятия приведет к изменению их первоначальных концентраций. Так, например, те же соединения ртути могут поступать в атмосферу по естественным причинам, — в результате выветривания почвы и различных минералов горных пород.

Вследствие образования или изменения поля концентраций С веществ I и II в природных средах региона начинаются процессы изменения и в живой части экосистемы региона — в биотической среде, или, короче, в биоте. Эти изменения могут быть как количественного, так и качественного характера. Количественные изменения суть изменения численностей (или плотностей) видов, обитавших в данном регионе R и до начала рассматриваемого антропогенного воздействия. Если наше предприятие выбрасывает в атмосферу сернистый ангидрид — SO_2 , а в лесной экосистеме региона присутствует сосна, то увеличение концентрации SO_2 в атмосфере приведет к снижению годового прироста сосны. Результатом этого будет постепенное снижение биомассы сосны на единице площади.

Ниже приведены данные в процентах о снижении годового прироста сосны обыкновенной *Pinus silvestris* L. в зависимости от концентрации сернистого ангидрида в атмосфере по сравнению с районами, значительно удаленными от источников выброса SO_2 . (Концентрации SO_2 в атмосфере над такими «чистыми» участками называются фоновыми.)

Чувствительность сосны обыкновенной к присутствию SO_2 в атмосфере

Концентрации в атмосфере, $мг/м^3$	Снижение годового прироста, %
100	20
140	25
180	30

Изменения качественного характера суть исчезновение из экосистемы региона ранее присутствовавших видов, а также появление видов, ранее в экосистеме отсутствовавших. В качестве примера можно указать на исчезновение лишайников в городах, где концентрация сернистого ангидрида в атмосфере высока вследствие функционирования промышленных предприятий, работы теплоцентралей и ряда других причин. Лишайники, вообще говоря, являются видами, весьма чувствительными к сернистому ангидриду.

Ниже, в таблице приведены данные о чувствительности некоторых видов лишайников к сернистому ангидриду. Символ «+» означает, что вид встречается при соответствующих концентрациях SO_2 , а «—» означает, что не встречается.

Чувствительность некоторых видов лишайников к сернистому ангидриду

Название вида	Диапазон концентраций (концентрации, мкг/м ³)		
	2,85— 5,70	5,70— 8,55	>8,55
<i>Acidia chlorococca</i> (Graewe) Lett,	+	+	+
<i>Parmelia sulcata</i> Tayl.	+	+	—
<i>Cetraria ciliaris</i> Tuck.	+	—	—

В ответ на изменение поля концентраций химических веществ в воде, кроме количественных, могут также возникать интенсивные процессы качественных перестроек экосистем. Типичным примером таких перестроек является эвтрофикация. Поясним это понятие. Наличие в воде водоемов биогенных веществ (находящихся в растворенном состоянии) — соединений азота, фосфора, железа и ряда других элементов — необходимо для роста водорослей. Последние, используя энергию солнечного излучения и биогенные вещества, строят молекулы растительного белка. В водоемах, бедных биогенными веществами, плотность водорослей невелика, а следовательно, невелика и плотность тех биологических видов, для которых водоросли служат пищей (зоопланктон, планктоноядные рыбы). Мала также и плотность хищных рыб. Эти водоемы, как правило, богатые растворенным в воде кислородом, «бедны жизнью», вода в них прозрачна. Водоемы такого типа называются олиготроф-

ными, а типичным примером такого водоема может служить горное озеро.

Если концентрация биогенных веществ в воде повышается, то плотность водорослей начинает возрастать, а видовой их состав изменяется. При больших концентрациях биогенных элементов плотность водорослей становится весьма высокой, водоем «зацветает». При гниении отмирающих водорослей (особенно подо льдом) связывается значительная часть растворенного в воде кислорода. Водоем становится «богатым жизнью», видовой состав экосистемы изменяется. Приблизительно так протекает эвтрофикация водоемов при увеличении в них концентрации биогенных элементов. Водоемы этого типа называются эвтрофными, и каждый читатель их наверняка видел.

Рассмотренные выше качественные изменения, возникающие в биоте природных экосистем в ответ на изменения в абиотической среде, являются примерами явления э к з о г е н н о й с у к ц е с с и и. Суть этого явления состоит в следующем. Каждому состоянию абиотической среды, т. е. заданному световому, температурному и гидрологическому режимам, концентрациям химических веществ в природных средах и другим параметрам, соответствует близкое к равновесному (климаксное) состояние биоты экосистемы, характеризующееся определенным видовым составом и определенными плотностями (или численностями) представленных в экосистеме биологических видов. При изменении состояния абиотической среды (например, при изменении поля концентраций некоторого вещества) прежнее состояние климакса перестает быть таковым. Начинается переходный процесс перестроек к новому равновесию, соответствующему новому состоянию абиотической среды. Этот процесс и есть экзогенная сукцессия.

Теперь мы можем окончательно сформулировать задачу экологического прогнозирования, связанную с проектом строительства предприятия в регионе R . Эта задача состоит из двух частей:

1. Определить по величине выброса $V = (a, b)$ предприятия соответствующее поле концентраций загрязнителей:

$$C = (C_{IV}, C_{IP}, C_{IA}, C_{IPV}, C_{IPP}, C_{IIA}).$$

2. По найденному полю концентраций C определить новое, соответствующее ему состояние равновесия Y биоты экосистемы, т. е. описать видовой состав и плотности (численности) видов, представленных в новой климаксной экосистеме.

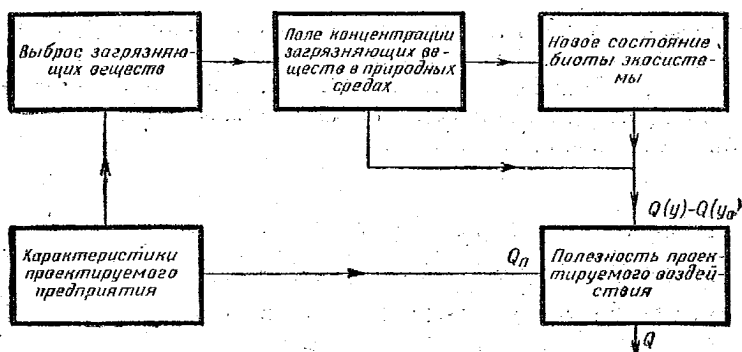


Рис. 3

Мы сформулировали выше конкретную задачу экологического прогнозирования лишь в научно-исследовательском плане. Каким образом прогноз может быть использован на практике при принятии решения относительно целесообразности строительства проектируемого предприятия? Приведем один из возможных вариантов схемы принятия решения. Предположим, что в нашем распоряжении есть некоторый критерий Q , позволяющий оценивать как полезность деятельности предприятия, так и степень приемлемости, полезности одного состояния экосистемы по сравнению с другим. Пусть Q_n — полезность функционирования проектируемого предприятия. Планируемый выброс загрязнителей $V = (a, b)$ определит поле концентрации загрязнителей в природных средах, которому будет соответствовать новое климаксное состояние Y биоты экосистемы, отличное от первоначального Y_0 ; тогда $[Q(Y) - Q(Y_0)]$ — приращение полезности состояния экосистемы. Правило принятия решения выглядит в этом случае следующим образом: если суммарная полезность

$$Q = [Q_n + Q(Y) - Q(Y_0)]$$

положительна, то принимается решение строить предприятие, а если отрицательна, то не строить. Эта схема построена на интуитивно совершенно ясном процессе сравнения «выгод» от функционирования предприятия с «затратами» в смысле изменения состояния окружающей среды.

Отметим сразу, что критерий Q определяется не только чисто экономическими соображениями. При разработке

критерия учитываются социологические, политические, эстетические и другие аспекты.

Итак, решение нашей типичной задачи экологического прогнозирования можно представить в виде следующей схемы, приведенной на рис. 3.

III. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПРЕВРАЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВ В ГЕОФИЗИЧЕСКИХ ПРИРОДНЫХ СРЕДАХ

Геофизические и геохимические процессы, обуславливающие явления переноса и превращения вещества в природных средах, весьма сложны и качественно разнородны. Различные вещества, оказавшись в атмосфере, могут переноситься воздушными потоками, распространяться за счет процессов диффузии, осаждаться на аэрозолях, выводиться из атмосферы с осадками, накапливаться в почве, переноситься водотоками, вступая при этом в разнообразные химические реакции и образуя различные неорганические и органические соединения. Все эти процессы количественно изучены весьма неодинаково. Если даже при моделировании какого-либо природного комплекса мы сталкиваемся с такими геофизическими и геохимическими процессами, каждый из которых, взятый в отдельности, хорошо изучен, обычно очень непросто осуществить синтез этих знаний и изучить процесс переноса и превращения вещества в целом. Масштабы рассматриваемых процессов так велики, что почти исключают возможность эффективного использования физической модели (экосистемы, уменьшенной до лабораторных размеров) для изучения в целом процессов распространения и превращения вещества в природе. В настоящее время для этих целей широко используется метод математического моделирования, позволяющий в какой-то степени синтезировать наши представления о характере геофизических и геохимических процессов, в общих чертах представить себе перенос и превращение веществ в природных средах. Мы сейчас рассмотрим один из классов моделей этих процессов — линейные стационарные балансовые модели. Переменными этих моделей являются величины содержания в геофизических средах различных веществ, циркулирующих в природе. Как правило, в каждой из моделей

рассматривается совместная динамика содержаний целого комплекса веществ в природных средах или различных фаз (твердой, жидкой, газообразной) одного и того же вещества. В современных моделях переменные обычно дезагрегируются по пространству, т. е. рассматривается содержание данного вещества в данной геофизической среде не в целом по биосфере, а отдельно по различным ее частям. Таким образом, интересующая нас величина (содержание вещества) приобретает по крайней мере три индекса: для обозначения области пространства (i_1), вещества (i_2) и геофизической среды (i_3). Выражение $Q_{i_1 i_2 i_3}$ означает содержание вещества i_2 в геофизической среде i_3 области пространства i_1 . Такого рода сложные индексы мы будем называть мультииндексами и обозначать одной буквой $i = (i_1 i_2 i_3)$, а множество фигурирующих в модели мультииндексов — через Ω . Применение мультииндексов позволяет одновременно определять и область пространства и тип геофизической среды и название вещества, процессом переноса и превращения которого мы интересуемся.

Пусть пространство, примыкающее к поверхности Земли, разбито на M областей, и мы рассматриваем перенос и превращение N веществ в L геофизических средах, т. е.

$$\begin{aligned} 1 &\leq i_1 \leq M \\ 1 &\leq i_2 \leq N \\ 1 &\leq i_3 \leq L \end{aligned}$$

Далее, пусть ${}^t Q_i$ — масса вещества i_2 в геофизической среде i_3 области пространства i_1 в момент времени t . Обозначим через $k_{i,j}(\tau)$ долю этой массы вещества, которая через время τ окажется в геофизической среде j_3 области j_1 пространства, претерпев в процессе переноса превращение в вещество j_2 . Разумеется,

$$\sum_{j \in \Omega} k_{i,j} = \sum_{i_1=1}^M \sum_{j_2=1}^N \sum_{j_3=1}^L k_{i_1 i_2 i_3, j_1 j_2 j_3} = 1 \quad (1)$$

для любого $i = (i_1 i_2 i_3) \in \Omega$, поскольку масса в процессе переноса и превращений вещества не возникает и не уничтожается.

Простые соображения баланса вещества по каждому мультииндексу i (т. е. учет «прихода» и «расхода» каждого вещества i_2 в каждой геофизической среде i_3 каждой области пространства i_1) приводят нас к следующим соотношениям:

$${}^{t+\tau}Q_i = \sum_{j \in \Omega} {}^tQ_j k_{j,i}(\tau), \quad i \in \Omega. \quad (2)$$

Соотношения (2) определяют нам динамику распространения рассматриваемых веществ в различных геофизических средах различных областей.

Предположение, которое выделяет класс линейных стационарных балансовых моделей из других, состоит в том, что величины $k_{i,j}$ не зависят от величин Q_j и времени t .

Из соображений удобства совокупность величин $\{Q_i\}$, $i \in \Omega$ мы будем рассматривать как функцию, определенную на конечном множестве мультииндексов Ω , принимающую в каждой точке $i \in \Omega$ значение Q_i :

$$Q(i) = Q_i.$$

Каждую функцию Q мы будем называть в дальнейшем состоянием абиотической среды (или, для краткости, просто состоянием), а множество всех функций на Ω — множеством состояний и обозначать его $C(\Omega)$. Разумеется, физический смысл при этом имеют лишь такие состояния Q , для которых $Q(i) \geq 0$ при любом $i \in \Omega$, ибо масса отрицательной быть не может. Подмножество таких состояний мы будем обозначать через $C^+(\Omega)$. Функции $Q(i)$ на Ω можно поточечно складывать

$$(Q' + Q'')(i) = Q'(i) + Q''(i)$$

и умножать на действительные числа

$$(\lambda Q)(i) = \lambda Q(i).$$

Балансовые соотношения (2) можно понимать как преобразование, или же, по-другому, как оператор \mathcal{K} , т. е., как правило, позволяющее поставить в соответствие каждому состоянию $Q \in C(\Omega)$ другое состояние $Q' \in C(\Omega)$. Это правило задается соотношениями

$$Q'(i) = \sum_{j \in \Omega} Q(j) k_{j,i}, \quad i \in \Omega, \quad (3)$$

которые коротко записываются в операторной форме в виде $Q' = Q \mathcal{K}$. Соотношения (2), определяющие динамику распространения рассматриваемых веществ в природных средах различных областей, можно также кратко записать в операторной форме:

$${}^{t+\tau}Q = {}^tQ \mathcal{K}(\tau).$$

Оператор $\mathcal{K}(\tau)$, который характеризует процесс распространения и превращения веществ в природных средах за время τ , обладает рядом свойств:

1) оператор \mathcal{K} линеен, т. е. для любых $\mathbf{Q}, \mathbf{Q}', \mathbf{Q}'' \in C(\Omega)$, $\lambda \in \mathbb{R}^1$ выполнено:

$$\begin{aligned}(\mathbf{Q}' + \mathbf{Q}'')\mathcal{K} &= \mathbf{Q}'\mathcal{K} + \mathbf{Q}''\mathcal{K}, \\ (\lambda\mathbf{Q})\mathcal{K} &= \lambda(\mathbf{Q}\mathcal{K});\end{aligned}$$

2) оператор \mathcal{K} преобразует элементы подмножества $C^+(\Omega)$ в элементы, принадлежащие этому же подмножеству $C^+(\Omega)$;

3) для любой пары $\mathbf{Q}, \mathbf{Q}' \in C(\Omega)$, таких, что $\mathbf{Q}' = \mathbf{Q}\mathcal{K}$, имеет место равенство:

$$\sum_{j \in \Omega} \mathbf{Q}(j) = \sum_{i \in \Omega} \mathbf{Q}'(i).$$

Первое из этих свойств следует непосредственно из определения (3) оператора \mathcal{K} , второе также следует из определения оператора и неотрицательности величин $k_{i,j}$ (см. выше). Третье свойство отражает очевидный физический факт сохранения массы при распространении и превращении веществ и, кроме того, может быть также установлено формально:

$$\begin{aligned}\sum_{i \in \Omega} \mathbf{Q}'(i) &= \sum_{i \in \Omega} \left(\sum_{j \in \Omega} \mathbf{Q}(j) k_{j,i} \right) = \sum_{j \in \Omega} \mathbf{Q}(j) \left(\sum_{i \in \Omega} k_{j,i} \right) = \\ &= \sum_{j \in \Omega} \mathbf{Q}(j),\end{aligned}$$

поскольку $\sum_{i \in \Omega} k_{j,i} = 1$ при любом $j \in \Omega$ в силу соотношений (1).

Предположим, что в некоторый момент времени t_0 состояние абиотической среды $t_0 \mathbf{Q}$ нам известно. Как определить его состояние в момент времени $t_n = t_0 + n\tau$? В силу соотношений (2) некоторое состояние $t_r \mathbf{Q}$ в момент времени t_r связано с состоянием $t_{r-1} \mathbf{Q}$ в момент времени t_{r-1} операторным соотношением:

$$t_r \mathbf{Q} = t_{r-1} \mathbf{Q} \mathcal{K}. \quad (4)$$

В дальнейшем для упрощения символики мы будем заменять выражение $t_r \mathbf{Q}$ выражением ${}^r \mathbf{Q}$. Итак, ${}^r \mathbf{Q} = {}^{r-1} \mathbf{Q} \mathcal{K}$. Ясно, что если к начальному состоянию ${}^0 \mathbf{Q}$ n раз последовательно применить оператор \mathcal{K} , то мы как раз получим состояние ${}^n \mathbf{Q}$, т. е.

$${}^n\mathbf{Q} = (\dots \underbrace{({}^0\mathbf{Q}\mathcal{K})\mathcal{K}\dots}_{n})\mathcal{K}.$$

Последнее соотношение символически записывается в виде

$${}^n\mathbf{Q} = {}^0\mathbf{Q}\mathcal{K}^n,$$

где \mathcal{K}^n — преобразование пространства состояний $C(\Omega)$, состоящее в последовательном выполнении преобразования \mathcal{K} n раз (можно показать, что оператор \mathcal{K}^n также обладает свойствами 1—3). Процессы, описываемые соотношением (4), изучаются в разделе математики, который называется теорией цепей Маркова в честь выдающегося русского математика академика А. А. Маркова, разработавшего основы этой теории. Теория марковских цепей в настоящее время развилась в теорию марковских процессов и играет существенную роль как в фундаментальных, так и в прикладных исследованиях.

Одним из основных результатов теории марковских цепей является следующее утверждение: для любого начального состояния ${}^0\mathbf{Q}$ последовательность состояний, определяемая соотношением

$${}^r\mathbf{Q} = {}^{r-1}\mathbf{Q}\mathcal{K},$$

стремится к некоторому состоянию ${}^*\mathbf{Q}$ в том смысле, что $\lim_{r \rightarrow \infty} {}^r\mathbf{Q}(i) = {}^*\mathbf{Q}(i)$ для любого $i \in \Omega$. При этом если ${}^0\mathbf{Q} \in C^+(\Omega)$, то ${}^*\mathbf{Q} \in C^+(\Omega)$

$${}^*\mathbf{Q} = {}^*\mathbf{Q}\mathcal{K};$$

$$\sum_{i \in \Omega} {}^*\mathbf{Q}(i) = \sum_{i \in \Omega} {}^0\mathbf{Q}(i).$$

В задачах о распространении и превращении веществ в природных средах представляет особый интерес некоторое специальное состояние абиотической среды, называемое состоянием равновесия. Состояние равновесия характеризуется неменяющимися во времени величинами содержания веществ в природных средах. Это равновесие динамическое, так как процессы распространения и превращения не приостанавливаются, но лишь компенсируют друг друга. В любой из природных сред областей пространства «расход» каждого из рассматриваемых веществ уравнивается его «приходом». Утверждение о том, что ${}^*\mathbf{Q} = {}^*\mathbf{Q}\mathcal{K}$ как раз и означает, что в отсутствие внешних источников поступлений веществ процессы распространения и превращения веществ

в природных средах приходят с течением времени в динамическое равновесие.

В весьма важном случае, когда процесс обладает свойством перемешивания, а именно когда любое вещество i_2 из любой геофизической среды i_3 любой области i_1 пространства может с течением времени перейти в любую из геофизических сред i'_3 любой области пространства i'_1 , претерпев превращение в любое из рассматриваемых веществ i'_2 , можно высказать более сильное утверждение о стремлении состояния абиотической среды к равновесию. Это предположение, которое обычно бывает выполнено при циркуляции в природных средах различных соединений (или фаз) одного и того же вещества, легко превращающихся друг в друга, приводит к существованию такого единственного состояния $**Q \in C^+(\Omega)$, что

$$а) \quad **Q(i) > 0 \text{ для любого } i \in \Omega;$$

$$б) \quad \sum_{i \in \Omega} **Q(i) = 1;$$

$$в) \quad **Q = **Q\mathcal{H};$$

г) для любого начального состояния ${}^0Q \in C(\Omega)$ последовательность состояний rQ стремится с течением времени к равновесному состоянию:

$${}^rQ = \left(\sum_{i \in \Omega} {}^0Q(i) \right) **Q.$$

В том случае, когда существуют внешние источники поступления веществ в природные среды, естественное состояние равновесия оказывается нарушенным. Поступающие вещества непрерывно включаются в круговорот веществ между геофизическими средами. Обозначим через ${}^r p_i$ величину поступления вещества i_2 в геофизическую среду i_3 области пространства i_1 на отрезке времени от t_{r-1} до t_r и введем вектор ${}^r P \in C(\Omega)$, определяемый соотношением:

$${}^r P(i) = {}^r p_i.$$

Тогда динамику состояния абиотической среды можно описать соотношением:

$${}^r Q(i) = \sum_{j \in \Omega} {}^{r-1} Q(j) k_{j,i} + {}^r P(i) \quad (5)$$

или в операторной форме:

$${}^r Q = {}^{r-1} Q \mathcal{K} + {}^r P.$$

В практике моделирования соотношения (5) обычно записываются в виде системы конечно-разностных уравнений:

$$\Delta({}^r Q_i) = -\frac{\tau}{\tau_i} {}^{r-1} Q_i + \sum_{\substack{j \in \Omega \\ j \neq i}} \frac{\tau}{\tau_{j,i}} {}^{r-1} Q_j + {}^r q_i \tau, \quad i \in \Omega,$$

где $\Delta({}^r Q_i) = {}^r Q_i - {}^{r-1} Q_i$, $\tau_i = \tau (1 - k_{i,i})^{-1}$,
 $\tau_{j,i} = \tau (k_{j,i})^{-1}$ для любых $j, i \in \Omega$, $j \neq i$, а ${}^r q_i =$
 $= (\tau^{-1})^r p_i$.

Эти соотношения, полученные из соотношений (5) тождественными преобразованиями, и есть наиболее широко используемая форма линейной балансовой модели процессов распространения и превращения вещества в природных средах. Величина τ_i , имеющая размерность времени, называется временем жизни вещества i_2 в геофизической среде i_3 области пространства i_1 , а величина $\tau_{j,i}$ (также имеющая размерность времени) — временем выведения вещества j_2 из геофизической среды j_3 области пространства i_1 в геофизическую среду i_3 области пространства i_1 , сопровождающегося превращением в вещество i_2 . Следует помнить, что и первое и второе названия условны и лишь в некоторой степени отражают физический смысл введенных величин. Чтобы ощутить их смысл, представим себе, что нам удалось в момент времени t_0 «запретить» поступление вещества i_2 в геофизическую среду i_3 области пространства i_1 . Тогда вещество будет лишь выводиться, причем этот процесс будет описываться конечно-разностным уравнением:

$$\frac{\Delta({}^r Q_i)}{\tau} = -\frac{{}^{r-1} Q_i}{\tau_i}.$$

При малом τ это уравнение можно заменить дифференциальным уравнением:

$$\dot{Q}_i = -\frac{1}{\tau_i} Q_i,$$

решением которого служит убывающая экспонента:

$${}^t Q_i = {}^{t_0} Q_i e^{-\frac{t-t_0}{\tau_i}}.$$

Отсюда видно, что если $t - t_0 = \tau_i$, то ${}^t Q_i = \frac{1}{e} {}^{t_0} Q_i$.

Следовательно, за период времени, равный времени жизни

τ_i в отсутствие поступления, количество Q_i вещества i_2 в геофизической среде i_3 области пространства i_1 сократится в $e = 2,71... \text{ раз}$.

Величины q_i характеризуют мощность источников внешних поступлений и имеют размерность масса/время.

Времена жизни связаны с временами выведения соотношениями:

$$\frac{1}{\tau_i} = \sum_{\substack{j \in \Omega \\ j \neq i}} \frac{1}{\tau_{i,j}}$$

В качестве примера использования линейных балансовых моделей в экологическом прогнозировании мы рассмотрим глобальную модель циркуляции ртути между атмосферой, почвой и гидросферой при наличии постоянного поступления ртути в природные среды от источников как естественного, так и антропогенного происхождения. Эта модель, построенная группой советских ученых (член-корреспондент АН СССР Ю. А. Израэль, И. М. Назаров и другие) обсуждалась на II и III советско-американских симпозиумах по всестороннему анализу окружающей природной среды (Гонолулу, 1976; Ташкент, 1977).

Эта модель глобальная, и поэтому первый компонент мультииндекса i , обозначающий область в пространстве, можно опустить. Индекс i_3 будет принимать три значения: А — атмосфера, П — почва, Г — гидросфера. Индекс i_2 , означающий тип вещества, будет принимать всего два значения: 1 и 2, что означает «антропогенную» и «естественную» ртуть соответственно (для краткости мы будем называть эти вещества ртуть 1 и ртуть 2). В соответствии с описанной выше методикой построения балансовых уравнений формально возникают шесть переменных: Q_{1A} , $Q_{1П}$, $Q_{1Г}$, Q_{2A} , $Q_{2П}$, $Q_{2Г}$, динамику изменения которых следует определить. Сделаем несколько замечаний относительно круговорота ртути в природе.

1°. Поступление ртути 1 в атмосферу осуществляется только за счет прямых антропогенных выбросов — при сжигании угля и нефти, из коммунальных отходов, а также при функционировании предприятий химической промышленности. Это ртуть на грубодисперсной фракции выбросов (на крупных частицах), составляющая долю $(1 - S)$ от всей массы выбросов ртути в атмосферу. Величина S определяется технологией, используемой при очистке выбросов от аэрозолей.

Эта часть выбросов ртути в атмосфере долго «не живет», а выпадает на почву вблизи предприятий в течение нескольких часов. Следовательно, можно считать, что ртуть 1 в количестве $(1-S) \times q_{\text{антр}}$ в год попадает прямо в почву вблизи предприятий, где $q_{\text{антр}}$ — вся масса антропогенного выброса ртути в атмосферу за год. В силу высказанных соображений можно исключить из рассмотрения переменную Q_{1A} .

2°. Ртуть 1, попадая в почву, в дальнейшем при переходах в атмосферу и гидросферу (выведение с водотоками) превращается в ртуть 2. Следовательно, можно исключить из рассмотрения переменную $Q_{1Г}$. Из гидросферы ртуть выводится столь медленно, что на интересующем нас отрезке времени (порядка сотен лет) этим процессом можно пренебречь, т. е. считать, что ртуть из гидросферы в почву и атмосферу совершенно не поступает.

4°. Ртуть 2 присутствует в атмосфере по двум причинам. Во-первых, из-за прямого поступления в результате антропогенного выброса в количестве $Sq_{\text{антр}}$ в год. Эта часть выбросов — в основном пары ртути, осевшие на мелкодисперсной фракции выбросов (на мелких частицах) или покинувшие факел, — ведет себя как естественная ртуть (ртуть 2). Во-вторых, из-за естественного выведения ртути из почвы в атмосферу.

5°. Ртуть 2 присутствует в почве по двум причинам. Во-первых, существуют естественные источники поступления ртути в почву. Например, ртуть поступает в почву в результате процессов выветривания при разрушении кристаллической решетки минералов горных пород. Обозначим через $q_{\text{ест}}$ интенсивность естественного поступления ртути в почву (мощность естественных источников) и отметим, что это ртуть 2. Во-вторых, за счет поступления ртути 2 из атмосферы:

Обозначив через $q_{\text{ост}}$ ежегодное поступление ртути в гидросферу за счет процессов, не имеющих отношения к циркуляции ртути в системе атмосфера — почва — гидросфера, мы можем выписать систему конечно-разностных уравнений, являющихся линейной балансовой моделью круговорота ртути:

$$\Delta ({}^r Q_{2A}) = -\frac{{}^{r-1} Q_{2A}}{\tau_{2A}} + \frac{{}^{r-1} Q_{1П}}{\tau_{1П, 2A}} + \frac{{}^{r-1} Q_{2П}}{\tau_{2П, 2A}} + {}^r q_{\text{антр}} S;$$

$$\Delta ({}^r Q_{2П}) = -\frac{{}^{r-1} Q_{2П}}{\tau_{2П}} + \frac{{}^{r-1} Q_{2A}}{\tau_{2A, 2П}} + {}^r q_{\text{ест}};$$

$$\Delta({}^rQ_{1П}) = -\frac{r^{-1}Q_{1П}}{\tau_{1П}} + (1-S)rq_{\text{антр}};$$

$$\Delta({}^rQ_{2Г}) = \frac{r^{-1}Q_{2А}}{\tau_{2А, 2Г}} + \frac{r^{-1}Q_{2П}}{\tau_{2П, 2Г}} + \frac{r^{-1}Q_{1П}}{\tau_{1П, 2Г}} + rq_{\text{осГ}}.$$

Здесь величина временного шага τ равна одному году.

Времена жизни связаны с временами выведения простыми соотношениями:

$$\frac{1}{\tau_{2А}} = \frac{1}{\tau_{2А, 2Г}} + \frac{1}{\tau_{2А, 2П}};$$

$$\frac{1}{\tau_{2П}} = \frac{1}{\tau_{2П, 2Г}} + \frac{1}{\tau_{2П, 2А}}; \quad (6)$$

$$\frac{1}{\tau_{1П}} = \frac{1}{\tau_{1П, 2А}} + \frac{1}{\tau_{1П, 2Г}}.$$

Напомним, что переменные $Q_{1Г}$ и $Q_{1А}$ в балансовых уравнениях не участвуют, поскольку в рамках модели ртуть 1 в гидросферу не поступает, а из атмосферы мгновенно выводится в почву.

Авторами модели был проведен целый комплекс расчетов, наблюдений и экспериментов, в результате чего были найдены параметры этой модели.

Параметры $\tau_{2А}$, $\tau_{2П}$ и $\tau_{1Г}$ рассчитываются по приведенным в таблице данным посредством формул (6). Величина параметра S оказалась малосущественной для модельных расчетов.

Параметры модели

Параметр	Обозначение	Принятое значение параметра	Размерность
Время выведения ртути 2 из почвы в атмосферу	$\tau_{2П, 2А}$	$4 \cdot 10^2$	год
Время выведения ртути 1 из почвы в атмосферу	$\tau_{1П, 2А}$	$4 \cdot 10^2$	год
Время выведения ртути 2 из почвы в гидросферу	$\tau_{2П, 2Г}$	$9 \cdot 10^2$	год
Время выведения ртути 2 из атмосферы в почву	$\tau_{2А, 2П}$	$3,75 \cdot 10^{-2}$	год
Время выведения ртути 2 из атмосферы в гидросферу	$\tau_{2А, 2Г}$	$1,5 \cdot 10^{-2}$	год
Время выведения ртути 1 из почвы в гидросферу	$\tau_{1П, 2Г}$	$9 \cdot 10^2$	год
Мощность естественных источников ртути 2	$q_{\text{ест}}$	$7 \cdot 10^3$	т/год

Построенная модель позволила провести интересный анализ процесса циркуляции соединений ртути в природных средах. Мы коснемся кратко лишь некоторой части этого анализа. Совершенно ясно, что если бы мы смогли «отключить» как естественные, так и антропогенные источники выбросов ртути, то с течением времени концентрации ртути в атмосфере и почве стали бы убывать. Соединения ртути при этом накапливались бы в гидросфере, так как последняя является средой-накопителем (время выведения ртути из гидросферы по сравнению с временами выведения из почвы и атмосферы чрезвычайно велико). В отсутствие антропогенных источников ртути фоновые содержания ртути в атмосфере и почве составят $3 \cdot 10^2$ т и $4 \cdot 10^6$ т соответственно.

Антропогенные источники выбросов ртути, разумеется, изменяют ее концентрации в природных средах. Построенная модель позволяет по величине $q_{\text{антр}}$ установить соответствующие изменения, т. е. построить новое поле концентраций соединений ртути в геофизических средах. Действительно, модель позволяет определить изменения количеств соединений ртути, содержащихся в природных средах, соответствующие данному изменению массы антропогенных выбросов. Далее, полагая концентрацию ртути в каждой из природных сред пропорциональной ее содержанию в этой среде, мы находим соответствующее поле концентраций.

Модель позволяет в первом приближении оценить опасность антропогенных выбросов ртути. Расчеты показывают, в частности, что предельно допустимая концентрация (ПДК)* ртути в атмосфере ($3 \cdot 10^{-7}$ г/м³) будет достигнута за 600 лет при увеличении современных антропогенных выбросов в 100 раз. Учитывая совершенствование технологий очистки выбросов промышленных предприятий и развитие в перспективе безотходных технологий, такое увеличение кажется невероятным. Однако если обратить внимание на концентрацию ртути в гидросфере, то «мираж благополучия» рассеивается. В настоящее время фоновое содержание ртути в поверхностных водах суши составляет 10^{-7} г/л, что в 50 раз меньше принятой в СССР предельно допустимой концентрации. Модельные расчеты показывают, что концент-

* В СССР принята система предельно допустимых концентраций в природных средах по ряду веществ; превышение этих концентраций приводит к опасным или нежелательным эффектам различного характера.

рация ртути в поверхностных водах суши достигнет ПДК при увеличении современных антропогенных выбросов ртути в атмосферу всего в 7—10 раз, что является, вообще говоря, легко достижимой величиной при современных темпах развития промышленного производства.

IV. МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ БИОЦЕНОЗОВ

Для того чтобы прогнозировать реакцию «живой» части экосистемы — обычно весьма сложного комплекса взаимодействующих биологических сообществ — на изменение абиотической среды и количественно описать эту реакцию, нам следует прежде всего представить себе структуру этого комплекса.

Рассмотрим в качестве примера биоценоз лесной экосистемы, взяв за основу трофические (пищевые) отношения между слагающими его видами. Структуру его весьма приближенно можно представлять себе следующим образом. Виды, принадлежащие к первому трофическому уровню (продуценты) — травы, деревья, кустарники, — утилизируют вещества, содержащиеся в геофизических средах (почве, атмосфере и пр.), и солнечную энергию для построения молекул растительного белка. Эти виды служат пищей для элементов второго трофического уровня, к которому относятся, в частности, копытные, питающиеся травой и листвой кустарников и деревьев, а также насекомые — фитофаги. Биологические виды этого уровня называются консументами 1-го порядка. Далее можно рассмотреть консументы высших порядков: хищников, питающихся, в частности, копытными, насекомых — энтомофагов и птиц, питающихся насекомыми, и т. д. Образующееся «мертвое» вещество — опад деревьев, трупы погибших особей и пр. — разлагается копрофагами и сапрофагами (червями, бактериями), принадлежащими к трофическому уровню редуцентов. Продукты этого процесса снова могут быть утилизированы продуцентами. Таким образом, в биоценозе осуществляется циркуляция веществ (рис. 4).

Ситуация, казалось бы, вполне аналогична геофизической ситуации, которую мы рассмотрели в предыдущем пункте. Однако законы взаимодействия биологических сообществ имеют совершенно иную природу, нежели геофизи-

ческие законы. Динамика биоценозов несводима к пассивным процессам перехода вещества из одной среды в другую; следовательно, линейное балансовое моделирование здесь неприменимо. Моделирование динамики биоценозов требует введения совершенно иных понятий и иного подхода.

Одним из основных отличительных свойств живого является способность к размножению. Биологический организм, используя ресурсы среды обитания, растет и размножается, т. е. воспроизводит себе подобных — особей того же биологического вида. Важнейшей количественной характеристикой про-

цесса размножения является коэффициент размножения особи. Индивидуальный коэффициент размножения данной особи измеряется в случае бесполого размножения количеством ее потомков, достигших той же, что и она, стадии индивидуального развития, а в случае полового размножения — половиной этого количества*. Разумеется, эта величина может быть различной даже для особей внутри одной и той же популяции из какого-либо биоценоза. Например, особь может погибнуть до начала процесса размножения, и в этом случае ее коэффициент размножения равен нулю. Потомство другой особи может оказаться в исключительно благоприятных условиях и достичь соответствующей стадии индивидуального развития «без потерь». В этом случае коэффициент размножения равен общему количеству потомков (т. е. плодовитости особи) для бесполого размножения и половине этого количества для полового. Плодовитость мы будем в дальнейшем обо-

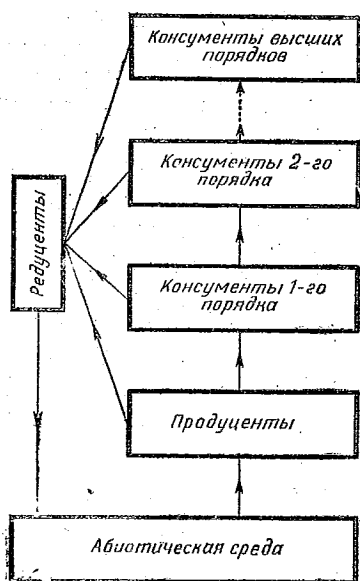


Рис. 4

* Для определенности мы рассматриваем случай популяции с соотношением полов 1:1, особи равноценны.

значать через q . В общем случае соответствующей стадии индивидуального развития достигнет лишь некоторая часть этих q особей, которую принято называть выживаемостью. Эту часть мы будем обозначать через f , $0 \leq f \leq 1$. Итак, индивидуальный коэффициент размножения особи можно вычислить по формуле: $k_i = qf$.

Природные популяции состоят обычно из весьма большого числа особей, что делает неудобным (и ненужным) использование индивидуального коэффициента размножения для характеристики процесса размножения популяции в целом. Для характеристики этого процесса, как правило, используется статистическая величина — средний коэффициент размножения k .

Предположим, что:

а) развитие всех особей в популяции происходит синхронно;

б) различные поколения не перекрываются во времени (т. е. к моменту начала развития следующего поколения особи предыдущего поколения погибают). Такая ситуация встречается в природе достаточно часто, например, у однолетних растений, у насекомых и у некоторых других видов. Приведем пример расчета величины k в простой модельной ситуации при условии, что величина q не варьирует и одинакова для всех особей в популяции. Каждый из потомков особей достигает соответствующей стадии индивидуального развития с вероятностью f , а с вероятностью $1 - f$ погибает, причем эти события для различных потомков различных особей статистически независимы. Тогда вероятность p_i того, что индивидуальный коэффициент размножения особи равен i , $0 \leq i \leq q$, определяется по формуле:

$$p_i = C_q^i f^i (1-f)^{q-i} = \frac{q!}{i!(q-i)!} f^i (1-f)^{q-i}.$$

Средний коэффициент размножения в этой ситуации оказывается средним арифметическим случайных величин, распределенных по одному и тому же биномиальному закону, взятых в количестве, равном числу особей в популяции. Поскольку это число обычно весьма велико, то средний коэффициент размножения будет чрезвычайно близок к математическому ожиданию биномиально распределенной случайной величины i :

$$M(i) = \sum_{i=0}^q C_q^i f^i (1-f)^{q-i} i = qf.$$

Из определения коэффициента размножения непосредственно следует, что в предположениях а) и б) количества особей в популяции, измеренные в двух последовательных поколениях на одинаковых стадиях индивидуального развития, подчиняются соотношению:

$$y(t + t_{\text{п}}) = k(t) y(t), \quad (7)$$

где t — момент учета численности предыдущего поколения, $t + t_{\text{п}}$ — последующего поколения, а k — коэффициент размножения. Величина $t_{\text{п}}$, характеризующая промежуток времени между моментами достижения одинаковых стадий индивидуального развития особями двух последовательных поколений, обычно не зависит от t или варьирует слабо. Величину $t_{\text{п}}$ мы будем называть временем жизни поколения.

Соотношение (7) является основным в теории динамики численности биологических популяций для случая простейшей возрастной структуры (см. а), б)). Если выбрать специальный масштаб времени, а именно принять за единицу измерения время жизни поколения, то соотношение (7) примет вид:

$$y(t + 1) = k(t) y(t). \quad (8)$$

Преобразовывая выражение (8) и записывая его для моментов времени $t = t_0, \dots, t_0 + T - 1$, после перемножения левых и правых частей и извлечения корня T -й степени найдем:

$$(k(t_0) \dots k(t_0 + T - 1))^{\frac{1}{T}} = \left(\frac{y(t_0 + T)}{y(t_0)} \right)^{\frac{1}{T}}.$$

Левая часть полученного выражения представляет собой среднее геометрическое величины k за время от t_0 до $t_0 + T - 1$. Каков же диапазон изменения плотности y ? Для реальных, стабильных популяций диапазон изменений численностей во времени должен быть всегда ограничен сверху и снизу отделен от нуля. На рис. 5 приведен типичный пример колебательного процесса изменения численности природной популяции — динамика численности популяции сосновой пяденицы *Yupalus pinarius* L. по учетам Гаусса (ФРГ). Плотность измерялась в штуках на 1 м^2 почвы; начало отсчета времени соответствует 1958 г.

Ограничение сверху связано с ограниченностью емкости среды обитания, а именно с ограниченностью местобитаний, кормовых ресурсов и т. д. Снизу численность природной популяции, очевидно, всегда ограничена единицей. В

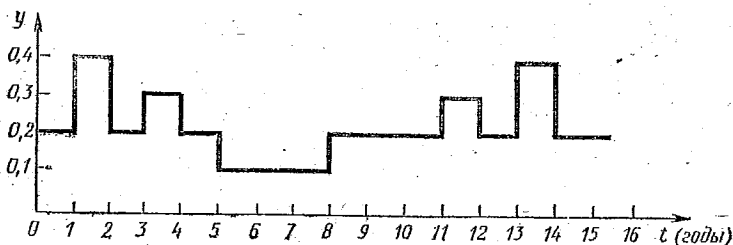


Рис. 5

противном случае популяция должна была бы просто прекратить свое существование. В силу этих соображений

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \sqrt[T]{\frac{y(t_0 + T)}{y(t_0)}} = 1,$$

следовательно,

$$\tilde{k} = \lim_{T \rightarrow \infty} \sqrt[T]{k(t_0) \dots k(t_0 + T - 1)} = 1.$$

Мы установили основное свойство коэффициента размножения особей в стабильной природной популяции — его среднее геометрическое по времени значение равно единице.

Чтобы исследовать количественно динамику численности популяции, следует найти зависимость коэффициента размножения k от состояния среды обитания. Какие же факторы среды влияют на величину k ? Эти факторы подразделяются прежде всего на две большие группы — абиотические факторы и биотические факторы. Состояние абиотической среды, естественно, сильно влияет на процесс размножения особей. Такие характеристики среды, как температура, освещенность, химический состав почвы, воды и атмосферы, могут оказывать решающее влияние на процесс размножения. Механизм этого влияния весьма неоднозначен. Например, нехватка влаги может приводить к снижению годового прироста яблони и косвенно к снижению плодovitости, а заморозки в мае — к гибели завязей и тем самым к прямому снижению выживаемости ее потомства.

К биотическим факторам относятся хищники, паразиты, болезни, а также состояние кормовой базы (количество и качество корма). Кроме перечисленных выше факторов, на численность популяций оказывают влияние миграции — пространственные перемещения особей из пределов данной экосистемы во вне ее (эмиграция) и обратно (иммиграция).

Сами миграции обусловлены довольно сложным комплексом причин как биотического, так и абиотического характера — сезонные изменения погоды, кормовой базы и т. д. В настоящей брошюре мы не будем рассматривать влияние миграций на динамику численности популяций.

Структура биотических факторов смертности в природе сложна и неодинакова на различных стадиях индивидуального развития особей. Так, например, вредитель дуба — дубовая зеленая листовертка *Tortrix viridana* L. — проходит обычные для своей группы фазы индивидуального развития (яйцо — гусеница — куколка — бабочка — яйцо — ...), и на каждой из этих фаз структура факторов смертности специфична. Ниже, в таблице, приведены величины смертности куколок листовертки от некоторых биотических факторов (по Ф. Н. Семёвскому).

Величины смертности *T. viridana* на фазе куколки

Год	Смертность, вызванная болезнями, %	Смертность, вызванная хищниками, %	Смертность, вызванная паразитами, %		
			всем комплексом	монофагами	полифагами
1973	11	2,5	29	27	2
1974	14	51	13	12	1

В том случае, когда можно считать, что факторы смертности действуют независимо друг от друга, общую выживаемость f можно представить в виде произведения выживаемостей от различных факторов смертности:

$$f = f_1 \cdot f_2 \dots f_n.$$

Величины f_i , $0 \leq f_i \leq 1$ определяются как выживаемость потомства в условиях полного отсутствия действия всех остальных факторов смертности, кроме i -го. Статистически величина $(1 - f_i)$ имеет смысл вероятности гибели особи от i -го фактора смертности. Если факторы смертности $1, \dots, n$ действуют независимо, то вероятность того, что потомок данной особи достигнет той же стадии индивидуального развития, равна:

$$\prod_{i=1}^n f_i = f.$$

Если количество потомков q считать величиной постоянной для данного поколения, то формула для коэффициента размножения принимает вид:

$$k = qf_1 \dots f_n.$$

Действие каждого из факторов смертности может зависеть или же не зависеть от плотности рассматриваемой популяции. Так, например, вероятность гибели листовертки от мороза весьма мало зависит от плотности. Другие факторы — болезни, голод, хищники, паразиты — напротив, сильно зависят от плотности даже в том смысле, что действие каждого из них возможно лишь после достижения популяций дубовой зеленой листовертки определенной плотности. Любой из паразитов (или хищников) становится неэффективным в том случае, если популяция жертв очень разрежена, хотя бы из-за отрицательного энергетического баланса: на поиск жертвы надо затратить энергию гораздо большей величины, чем предполагаемый «приз» (калорийность жертвы).

Напомним, что для природной популяции:

$$\tilde{k} = \tilde{q} \cdot \tilde{f}_1 \dots \tilde{f}_n = 1,$$

где знаком \sim мы по-прежнему обозначаем среднее геометрическое по времени соответствующей величины.

Итак, численности популяции в двух последовательных поколениях связаны соотношением:

$$y(t+1) = ky(t),$$

где k — коэффициент размножения, зависящий от плодовитости особей и от наличия различных факторов смертности. Выше мы достаточно подробно обсудили содержание этих понятий. Величина k зависит от состояния среды обитания в целом. Конкретно на величину k оказывают воздействие абиотические факторы, а именно весь комплекс геофизических, геохимических и гидрометеорологических условий, а также биотические факторы, зависящие от численности популяций видов, служащих пищей для особей данного вида (обеспеченность кормом), и численностей популяций естественных врагов данного вида — хищников, паразитов и т. д.

Динамика биоценоза природной экосистемы, т. е. совместная динамика совокупности популяций биологических видов, слагающих биоценоз, в достаточно общем виде может быть описана системой соотношений:

$$y_i(t+1) = k_i(y_1(t), \dots, y_N(t); a_1, \dots; a_N; C(t))y_i(t);$$

$$y_i(t+1) = k_i(y_1(t), \dots, y_N(t); a_1, \dots; a_N; C(t))y_i(t); \quad (9)$$

$$y_N(t+1) = k_N(y_1(t), \dots, y_N(t); a_1, \dots; a_N; C(t))y_N(t),$$

где y_1, \dots, y_N — численности (или плотности) популяций, слагающих биоценоз рассматриваемой экосистемы; t — время; k_i — коэффициент размножения особей i -го биологического вида; a_i — векторный экологический параметр особей i -го вида, а C — вектор, характеризующий состояние абиотической среды экосистемы. Экологические параметры особи i -го вида (компоненты вектора a_i) являются фактически параметрами взаимодействия особи со средой обитания и характеризуют такие свойства вида, как, например, плодовитость, конкурентоспособность, защищенность от различных факторов смертности.

Относительно структуры модели (9) у читателя может возникнуть некоторое недоумение. Выше, при рассмотрении динамики численности одной популяции, мы приняли за единицу времени продолжительность жизни одного поколения, а ведь при моделировании биоценоза у различных видов эта величина может оказаться различной. По этому поводу заметим следующее. Модель (9) можно многими способами усложнить и приближать к реальности. В частности, в нее можно ввести возрастную структуру, т. е. характеризовать популяцию каждого вида не одной величиной — численностью, а несколькими — численностями всех возрастных групп. Этот прием позволяет обойти возникшую трудность. Математическое моделирование возрастной структуры популяции, начатое работами Лесли, в настоящее время достигло известных успехов, и модификация структуры модели (9) в этом направлении легко выполнима. Мы, однако, не будем касаться этого вопроса в настоящей брошюре, поскольку это в принципе ничего не изменит в наших рассуждениях, а лишь вызовет значительные технические затруднения. Кроме того, при моделировании отдельных подсистем биоценоза, например при моделировании динамики численностей какой-либо конкретной пары хищник—жертва, достаточно часто можно ограничиться рассматриваемым нами случаем. Это касается, в частности, взаимодействия паразит — хозяин, где, как правило, оба вида насекомых дают одно поколение в год.

Модель (9) позволяет осуществить экологический прогноз состояния биоценоза в простейшей количественной форме: по известному состоянию биоценоза

$$Y(t) = (y_1(t), \dots, y_N(t))$$

и известному состоянию абиотической среды $C(t)$ в момент времени t предсказать состояние биоценоза

$$Y(t+1) = (y_1(t+1), \dots, y_N(t+1))$$

в момент времени $t+1$. Состояние абиотической среды устанавливается геофизическими, геохимическими и гидрометеорологическими методами, а в том случае, когда прогноз состояния биоценоза осуществляется в условиях антропогенного воздействия на экосистему, прогнозируется при помощи модели распространения и превращения веществ в природных средах. Какими же методами устанавливается вид правых частей соотношений (9) — коэффициентов размножения k_i и как осуществляется выбор параметров a_i ? В основу моделирования функций k_i следует положить наши представления о реальных процессах роста, размножения и взаимодействия биологических организмов со средой обитания. Степень подробности описания этих процессов определяет количество параметров особей, которые следует вводить в модель.

Вопрос о необходимой степени подробности при построении математической модели той или иной экосистемы не является чисто экологическим или чисто математическим вопросом. Необходимые степень подробности модели, точность определения ее параметров и в конечном счете точность осуществляемого экологического прогноза определяются целями моделирования, конечным эффектом его использования при решении задач управления состоянием окружающей природной среды. Если при моделировании конкретных процессов, преследующем чисто научно-исследовательские цели, параметры часто удается установить исходя из уже имеющейся информации при помощи традиционных статистических методов, то при моделировании природных экосистем в целом информацию о необходимых параметрах можно получить лишь в результате осуществления довольно сложной программы систематических наблюдений и экспериментов. В СССР в настоящее время уже разработана такая программа в рамках экологического мо-

нитинга. Подробнее мы обсудим этот вопрос в исследующих главах настоящей брошюры.

В нашей стране математическое моделирование биоценозов в последние десятилетия развивалось весьма интенсивно как в теоретическом, так и в практическом направлении, в трудах В. В. Меншуткина, Ю. М. Свирежева, И. А. Полетаева, А. Б. Горстко и ряда других ученых.

При моделировании сравнительно простых экологических процессов типа взаимодействия хищник — жертва, паразит — хозяин или при моделировании конкурирующих популяций для определения параметров моделей используется следующий метод: выдвигают некоторую гипотезу о механизме экологического взаимодействия, описываемого рядом параметров, имеющих биологический смысл, а затем, используя имеющуюся информацию о динамике численности популяций в прошлом, методами математической статистики определяют конкретные значения параметров модели. Мы сейчас рассмотрим подробно один из примеров такого рода моделей — модель системы «специализированный моновольтинный паразит — хозяин».

Общезвестно, что среди естественных врагов леса немалый «вес» имеют насекомые — фитофаги. В тех случаях, когда плотности популяций этих видов значительно возрастают, когда возникают так называемые вспышки массового размножения насекомых — фитофагов, лесу причиняется колоссальный ущерб. Поэтому внимание биологов и практиков защиты леса уже много десятилетий направлено на изучение этих видов. Одним из серьезных вредителей сосновых лесов, поражающих обычно леса возраста 20—60 лет и в особенности искусственные насаждения сосны, является сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. Вспышки массового размножения этого вида наблюдаются в нашей стране в Поволжье, Западной Сибири, на Южном Урале и в областях, прилегающих к лесостепной зоне, а продолжительность их достигает 6—8 лет. В Европе они также наблюдаются в ФРГ, Голландии и ряде других стран.

В июне перезимовавшие в почве куколки сосновой пяденицы «просыпаются». Из куколок выходят бабочки с рыжеватыми (самки) или черно-бурыми (самцы) крыльями размахом в 30—40 мм, которые уже через 1—2 часа после выхода способны летать. Далее, происходит спаривание и откладывание яиц на старую хвою (при массовом размно-

жении и на хвою текущего года) по 1—32 штуке на хвоинку. Плодовитость самки 80—230 яиц.

Из отложенных яиц зеленоватого цвета, овальной формы, размером 1—2 мм через 2 недели (а при теплой погоде через 8 дней) выходят зеленоватые неопушенные гусеницы. Молодые гусеницы повреждают хвоинки, как бы зазубривая их, а гусеницы старшего возраста съедают хвоинки целиком, оставляя только «пеньки». В конце августа эти гусеницы переходят на питание хвоей текущего года, причем питаются только ночью. Днем они прикрепляются к ветке и остаются неподвижными, имитируя хвоинки. Ночное питание и неподвижность являются превосходной защитой от естественных врагов — птиц. В октябре гусеницы спускаются (или падают) на землю и сразу же окукливаются. Гусеница превращается в куколку — продолговатую с заостренным концом капсулу, внутри которой находится «живое вещество». Весной из этой куколки сформируется бабочка. Среди естественных врагов сосновой пяденицы выявлено несколько десятков видов паразитов. Наиболее эффективным из них и хорошо изученным является наездник *Dusaña angustata* Thoms. Этот специализированный моновольтинный паразит (т. е. паразит, не имеющий другого хозяина, кроме сосновой пяденицы, и дающий, как и хозяин, одно поколение в год) играет заметную роль в регуляции численности пяденицы. Наездники находят гусениц сосновой пяденицы и откладывают в них яйца. Пораженные гусеницы хозяина окукливаются, а из отложенного яйца развивается личинка паразита, которая съедает содержимое капсулы и затем сама окукливается. На следующий год весь цикл повторяется снова; из непораженных куколок хозяев вылетают бабочки, а из коконов паразита — взрослые наездники, которые вновь охотятся на гусениц хозяина, и т. д.

Взаимодействие «специализированной моновольтинный паразит — хозяин» моделируется, как правило, системой соотношений:

$$\begin{aligned}y_1(t+1) &= a(1 - f(y_1(t))y_2(t)); \\ y_2(t+1) &= Ff(y_1(t))y_2(t),\end{aligned}\tag{10}$$

где y_1 и y_2 суть плотности популяций паразита и хозяина, а F и a — параметры. В основе этой модели лежит следующая гипотеза о взаимодействии «паразит — хозяин». Доля числа хозяев, не пораженных паразитом, зависит лишь от плотности популяции паразитов и не зависит от плотности

популяции хозяина. Выживаемость f_0 от остальных факторов смертности и плодовитость q считаются постоянными, и предполагается, что $F = qf_0$. Кроме того, предполагается, что все хозяева, пораженные паразитом, погибают. Для выживаемости f Никольсоном и Бейли была предложена формула $f(y_1) = e^{-\lambda y_1}$. Параметр λ называется площадью открытия и характеризует площадь, в действительности осматриваемую паразитом в поисках жертв. В построенной модели y_1 и y_2 имеют размерность шт/площадь, a и F безразмерны, а λ измеряется в [площадь/шт]. Итак, система (10) приняла вполне конкретный вид:

$$\begin{aligned} y_1(t+1) &= a(1 - e^{-\lambda y_1(t)})y_2(t); \\ y_2(t+1) &= F e^{-\lambda y_1(t)} y_2(t). \end{aligned} \quad (11)$$

Здесь выражения для коэффициентов размножения паразита и хозяина соответственно имеют вид:

$$\begin{aligned} k_1(y_1, y_2; a, \lambda; F) &= \frac{a(1 - e^{-\lambda y_1})y_2}{y_1}; \\ k_2(y_1, y_2; a, \lambda; F) &= F e^{-\lambda y_1}. \end{aligned}$$

Предположение о постоянстве условий абиотической среды избавляет нас в этой модели от рассмотрения зависимости k_1 и k_2 от C . Итак, структура модели (11) определяется всего тремя параметрами: a , λ , F .

Для определения параметров λ , F приведем второе из соотношений (11) к виду:

$$\ln \frac{y_2(t+1)}{y_2(t)} = \ln F - \lambda y_1(t).$$

В рамках гипотезы Никольсона — Бейли, в отсутствие ошибок в измерениях плотностей популяций хозяина и паразита, и в строго постоянной среде реальные измеренные величины $z(t) = \ln \frac{y_2(t+1)}{y_2(t)}$ и $y_1(t)$ должны были бы удовлетворять линейному уравнению:

$$z = \ln F - \lambda y_1$$

для любого момента времени t . В действительности этого не происходит, поскольку, во-первых, имеются ошибки измерения и среда не является постоянной, во-вторых, модель Никольсона — Бейли, разумеется, не может претендовать на абсолютно точное соответствие действительности. Ниже приведены данные Гаусса по учету плотностей популяций сосновой пяденицы и наездника *D. angustata* в те-

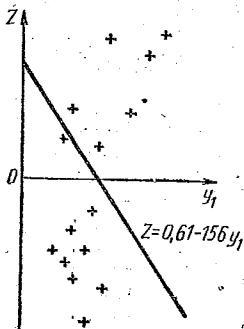


Рис. 6

чение 16 лет в сосновых лесах Юго-Запада ФРГ. Плотности измерялись в штуках на 1 м² почвы в сосновом лесу на фазе куколки (кокона).

На рис. 6 в координатах (y_1, z) нанесены точки, положение которых рассчитано в соответствии с приведенной ниже таблицей при $t=1, \dots, 15$. Как мы видим, эти точки на прямую «не ложатся», и возникает естественная задача о проведении прямой через это множество точек наилучшим образом. В математической статистике эта задача решается методом наименьших квадратов, а именно параметры

$\ln F$ и λ выбираются таким образом, чтобы выражение

$$\sum_{t=1}^{15} [z(t) - (\ln F - \lambda y_1(t))]^2$$

было наименьшим из всех возможных. Реализующие этот минимум значения $\ln F$ и λ существуют, единственны и определяются формулами линейной регрессии:

$$\ln F = \frac{\sum_{t=1}^{15} z(t) \sum_{t=1}^{15} y_1^2(t) - \sum_{t=1}^{15} z(t) y_1(t) \sum_{t=1}^{15} y_1(t)}{15 \sum_{t=1}^{15} y_1^2(t) - \left(\sum_{t=1}^{15} y_1(t) \right)^2};$$

$$\lambda = \frac{\sum_{t=1}^{15} z(t) \sum_{t=1}^{15} y_1(t) - 15 \sum_{t=1}^{15} z(t) y_1(t)}{15 \sum_{t=1}^{15} y_1^2(t) - \left(\sum_{t=1}^{15} y_1(t) \right)^2}.$$

Вычисления показывают, что $F=1,85$, а $\lambda=156$. Для определения величины a можно воспользоваться формулой:

$$a = \frac{1}{15} \sum_{t=1}^{15} \frac{y_1(t+1)}{(1 - e^{-\lambda y_1(t)}) y_2(t)},$$

полученной усреднением по времени текущих значений выживаемости паразита, рассчитанных при помощи первого уравнения модели Никольсона — Бейли.

Динамика плотности популяций сосновой пяденицы и наездника

№	Год	Плотность сосновой пяденицы (куколки)	Плотность паразита (коконы)
1	1958	0,173	0,0025
2	1959	0,369	0,0047
3	1960	0,168	0,0027
4	1961	0,247	0,0041
5	1962	0,119	0,0023
6	1963	0,096	0,0035
7	1964	0,141	0,0036
8	1965	0,116	0,0056
9	1966	0,175	0,0046
10	1967	0,205	0,0032
11	1968	0,171	0,0031
12	1969	0,283	0,0038
13	1970	0,202	0,0023
14	1971	0,366	0,0036
15	1972	0,188	0,0051
16	1973	0,223	0,0036

Как мы уже отмечали выше, антропогенные воздействия на окружающую природную среду приводят, в частности, к изменениям полей концентраций химических веществ в природных геофизических средах. Разумеется, этим эффектом дело не ограничивается. Хозяйственная деятельность человека может приводить к изменениям гидрологических режимов рек (например, строительство плотин), к изменениям температурных режимов значительных областей пространства (в больших городах средние температуры, как правило, выше, чем на окружающих их территориях) и ко многим другим эффектам. Все эти изменения приведут к изменению величины S в модели (9), характеризующей состояние абиотической среды экосистемы. Первым откликом на это воздействие будет изменение плотностей, составляющих биоценоз популяций. В простом важном частном случае это изменение сведется к изменениям равновесных плотностей популяций: y_1^*, \dots, y_N^* .

Модельный механизм такого рода количественных перестроек биоценоза совершенно ясен. Новому, измененному состоянию абиотической среды соответствует, вообще говоря, несколько отличная от первоначальной структура факторов смертности. Влияние отдельных факторов смертности может уменьшиться, других же наоборот, увеличится. Возникающие при этом количествен-

ные перестройки подчас приводят к весьма неожиданным (и нежелательным) эффектам. Например, при применении ядохимикатов — инсектицидов для борьбы с насекомыми — фитофагами возникает дополнительная смертность последних от инсектицидов. Однако нередки случаи, когда ядохимикаты приносят гораздо больший вред популяциям паразитов, регулирующих численность популяций фитофагов. Суммарный эффект оказывается обратным ожидаемому и весьма нежелательным — плотность фитофагов возрастает! Результатом изменения структуры факторов смертности является изменение правых частей уравнений, входящих в модель (9), и как следствие изменение равновесных плотностей слагающих биоценоз популяций. В общем случае изменится характер динамики изменения численности этих популяций, т. е. изменятся функции $y_1(t)$, ..., $y_N(t)$.

Рассмотрим процесс изменения численности популяции, описываемый простейшей двухпараметрической моделью, предложенной Риккером:

$$y_1(t+1) = re^{-\mu y_1(t)} y_1(t). \quad (12)$$

Здесь $y_1(t)$ и $y_1(t+1)$ суть плотности популяции в двух последовательных поколениях, r — постоянный коэффициент, имеющий смысл произведения плодовитости на выживаемость от факторов смертности, не зависящих от плотности, а $e^{-\mu y_1}$ есть выживаемость от факторов смертности, зависящих от плотности. Как показывает анализ, равновесный устойчивый уровень плотности популяции

$$y_1^* = \frac{\ln r}{\mu}$$

устойчив при $1 < r < e^2$. Устойчивость этого уровня плотности здесь следует понимать в асимптотическом смысле: если плотность популяции в некоторый момент времени значительно отклонится от плотности y_1^* , например, за счет изъятия части особей, то с течением времени плотность все равно сходится к плотности y_1^* , т. е. $\lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = y_1^*$.

Если в результате антропогенной деятельности, например в результате постоянных выбросов токсических веществ, возникает новый абиотический фактор смертности, выживаемость от которого равна ϵ , то модель (12) примет вид: $y_1(t+1) = \epsilon r e^{-\mu y_1(t)} y_1(t)$. Новый равновесный уровень плотности (также устойчивый) при $\epsilon > 1/r$ будет равен:

$$y_1^*(\varepsilon) = \frac{\ln \varepsilon r}{\mu}.$$

Если же $\varepsilon \leq 1/r$, то численность популяции стремится к нулю, т. е. популяция вымирает.

Отклик биоценоза на изменение абиотической среды не сводится целиком к описанным выше количественным перестройкам. Место вымирающих популяций занимают другие популяции, более приспособленные к новым, измененным условиям среды. Возникает экзогенная сукцессия — переходный процесс к новому состоянию биоценоза, которое будет характеризоваться, вообще говоря, новым видовым составом.

V. МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ

Вспомним рассмотренное ранее явление эвтрофикации водоемов. Один из путей, по которому может пойти эвтрофикация, таков: вследствие увеличения в воде концентрации биогенных элементов (азота, фосфора) увеличивается первичная продукция (прирост) фитопланктона. Водоросли растут быстрее, их биомасса возрастает. Одновременно изменяется структура сообщества: ранее процветавшие виды становятся малочисленными, ранее малочисленные виды могут стать доминирующими, возможны появление и массовое размножение ранее отсутствовавших видов. Вследствие увеличения биомассы фитопланктона происходит увеличение биомассы консументов (зоопланктона, рыб) и, возможно, изменение их видовой структуры. Описанное явление эвтрофикации есть частный случай экзогенной сукцессии — перестройки биоценоза в ответ на изменение абиотической среды. Следует отметить, что эвтрофикация может идти и несколько по иному пути. В водоемах такого типа, как, например, волжские водохранилища, часто прирост биомассы биоценоза происходит в основном непосредственно за счет потребления зоопланктоном и бентосом (обитателями дна) органических веществ, поступающих с берегов и прибрежной зоны вместе с промышленными и бытовыми стоками. Эти вещества, содержащие азот и фосфор, могут быть непосредственно усвоены бактериями и беспозвоночными. Таким образом, в ответ на увеличение концентраций определенных органических веществ в воде

может происходить увеличение биомассы зоопланктона и бентоса, а также перестройка видовой структуры их сообществ. Проиллюстрируем это простым примером (Мордухай - Болтовской, Ривьер). В воде Иваньковского водохранилища отмечено появление и интенсивное развитие видов зоопланктона, характерных для очень маленьких высокопродуктивных водоемов. В июне 1973 г. в мелководной прибрежной зоне этого водохранилища обнаружена разновидность ракообразных—моина (*Moina micrura* Kurz). В течение лета этот вид распространился почти по всему водохранилищу от Городни (Волжский плес) до Корчевы и Клинцов (Иваньковский плес). Расселение моины произошло не только в мелководье, но и в русловых участках, где ее плотность достигла 10—14,3 тысяч экземпляров на 1 м³. В остальном состав зоопланктона остался прежним, но соотношения численностей видов изменились. Ранее многочисленные и процветавшие виды (*Biraprus hadsoni* Imhof, *Brachionus beppini* Leiss) теперь встречаются весьма редко. Напротив, некоторые виды ракообразных достигли массового развития (*Bosmina longirostris* O.F.M. и ряд других). В таблице приведена динамика плотности (в г/м³) одного из видов ракообразных *B. longirostris*, доминирующего в летнем зоопланктоне Иваньковского водохранилища. Цифры VI и VIII означают номер месяца — июнь и август соответственно.

Динамика плотности *B. longirostris* (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1977)

Плес	1955—1956 г.		1970 г.		1973 г.	
	VI	VIII	VI	VIII	VI	VIII
Нижне-Волжский	0,3—0,4	0,71	1,45	3,7	6,69	4,04
Иваньковский	0,24—0,57	1,75	2,03	2,37	4,2	1,95

Явление перестройки видовой структуры сообщества в ответ на изменение состояния среды обитания связано с основным, фундаментальным законом биологии — законом естественного отбора, заслуга открытия которого принадлежит Чарлзу Дарвину. Все природные биологические процессы происходят на некотором естественном фоне изменчивости. Хорошо известно, что не существует двух абсолютно похожих особей даже в одной и той же популяции одного и того же биологического вида. Дети одних и тех же родителей несколько отличаются друг от друга. Механизмы

Биологической изменчивости весьма сложны и неоднозначны, они служат объектом интенсивных исследований современной генетики. Одним из таких механизмов являются мутации — изменения наследственной информации особи, вызванные теми или иными причинами. Программа роста и развития каждого организма, «закодированная» посредством гигантских молекул ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты), может быть искажена в какой-либо своей части. Это может произойти по весьма различным причинам: под воздействием радиоактивного излучения, в результате действия химических агентов, по случайным причинам (спонтанные мутации). В результате мутаций возникают особи — носители новых признаков, отсутствовавших у родительских пар. Эти признаки «испытываются» естественным отбором и могут закрепиться в потомстве. Мутации носят не направленный характер. Могут возникать как «полезные» признаки, делающие особь более приспособленной к условиям среды, так и «вредные», уменьшающие приспособленность. Очень часто мутации приводят к появлению особей нежизнеспособных или неспособных давать потомство.

Влияние биотических и абиотических факторов смертности, взаимодействие между видами (трофическое взаимодействие, конкуренция) приводят к тому, что из этих особей — носителей ненаправленных изменений отбираются «лучшие» особи. Они и их потомки являются носителями наилучшего, оптимального для их среды обитания комплекса признаков, а потомство «неоптимальных» особей вымирает.

Такого рода механизм эволюции — естественный отбор на фоне ненаправленных изменений — и является причиной возникновения нынешнего разнообразия видов в природе. Следует отметить, что описанные процессы протекали весьма медленно (в течение миллиардов лет) в силу того, что полезные мутации, повышающие приспособленность особи, происходили очень редко.

Время становления — достижения равновесного, климатического состояния — для биоценозов составляет величину значительно меньшую. Это время обычно находится в интервале 10^1 — 10^3 лет и зависит от количества поколений в единицу времени, даваемых видами биоценоза, т. е. зависит от скорости размножения. Чем больше поколений прошло, тем больше произошло «актов отбора», тем данный биоценоз ближе к состоянию равновесия, климакса —

финала сукцессии. На рассматриваемом временном интервале в результате естественного отбора остаются наилучшие, наиболее приспособленные, оптимальные в данной среде виды. Но отбор происходит не из необозримого «меню» принципиально возможных вариантов, количество которых столь велико, что перечисление их займет миллионы лет, а из весьма ограниченного множества видов, уже имеющих в природе. Именно поэтому локальное равновесие, равновесие по отношению к тому разнообразию видов, которые уже существуют, достигается достаточно быстро. Разумеется, эволюционный процесс при этом не останавливается.

Становление климаксного биоценоза — процесс сукцессии — можно представить себе, рассматривая следующий мысленный эксперимент. В данную среду мы помещаем по несколько особей каждого из видов, встречающихся в природе («каждой твари по паре»). Начинаются процессы роста и размножения организмов, взаимодействия между видами. Некоторые из привнесенных видов вымирают. Вся система с течением времени приходит в равновесие — слагающие ее виды не вымирают, коэффициент их размножения в среднем равен единице. Таким образом складывается климаксный биоценоз, каждый из видов которого наилучшим образом приспособлен (оптимально приспособлен) к среде обитания, т. е. к абиотической и биотической составляющим рассматриваемой экосистемы. Ясно, что если мы в этот биоценоз привнесем несколько особей какого-либо вида из начальной совокупности, не выдержавших отбора, потомство их будет вымирать, поскольку этот вид «хуже» каждого из оставшихся приспособлен к условиям среды. В реальных биоценозах, разумеется, отбор происходит не из всего современного разнообразия видов. В этом процессе участвуют лишь те виды, которые могут по тем или иным причинам проникнуть в пределы рассматриваемой экосистемы. Типичным примером механизма такого проникновения являются миграции—пространственные перемещения особей популяций. Достаточно часто встречаются ситуации, когда вид, до некоторого времени не имевший возможности проникнуть в пределы экосистемы, по каким-либо причинам получает эту возможность, и равновесие биоценоза оказывается нарушенным. Начинается процесс перестройки, перехода к новому равновесию, сопровождающийся, например, вытеснением какого-либо из ранее присутствовавших видов и замещения его видом-мигрантом.

Обитавшая в Англии обыкновенная белка *Sciurus vulgaris leucogus* исчезла ныне на большей части территории страны. Ее место заняла завезенная человеком североамериканская белка *Sciurus carolinensis* Gmelin, оказавшаяся более приспособленной к существующим условиям среды и вытесняющая первую. Североамериканская белка проникла в Англию лишь благодаря «помощи» человека, поскольку самостоятельно преодолеть водную преграду — Атлантический океан, разумеется, не могла.

Выше мы говорили об отборе наилучших, наиболее приспособленных к данной среде оптимальных видов. Каким же способом можно формализовать понятие приспособленности, количественно измерить эту характеристику? Естественной мерой приспособленности является коэффициент размножения. Эта точка зрения на приспособленность, по-видимому, восходящая к выдающемуся английскому экологу Дж. Холдейну, была в дальнейшем развита Ф. Н. Семевским и Д. Коэном. Обозначим множество экологических параметров некоторой совокупности видов, на которые будет действовать естественный отбор, через A . Обычно множество A в моделях мы представляем себе как подмножество точек a l -мерного пространства R^l , $a = (a_1, \dots, a_l)$. Динамику изменения биоценоза, состоящего из N видов, как и раньше мы будем описывать системой соотношений:

$$y_1(t+1) = k_1(y_1(t), \dots, y_N(t), a_1; \dots, a_N; C(t))y_1(t)$$

$$y_i(t+1) = k_i(y_1(t), \dots, y_N(t); a_1; \dots; a_N; C(t))y_i(t)$$

$$y_N(t+1) = k_N(y_1(t), \dots, y_N(t); a_1; \dots, a_N; C(t))y_N(t),$$

где t — время, $y_1(t), \dots, y_N(t)$ — численности (или плотности) слагающих биоценоз видов, a_1, \dots, a_N — их векторные экологические параметры, а $C(t)$ — состояние абиотической среды. Пусть состояние абиотической среды C не меняется во времени, и в климаксом биоценозе сложились равновесные численности популяций y_1^*, \dots, y_N^* , т. е. для любого i :

$$k_i(y_1^*, \dots, y_N^*; a_1; \dots; a_N; C) = 1. \quad (13)$$

Введем в рассмотрение функцию:

$$k(a; y_1, \dots, y_N; a_1; \dots, a_N; C),$$

имеющую смысл коэффициента размножения особи — но-

сителя экологического параметра a в том случае, когда состояние абиотической среды есть C и биоценоз складывается из популяций видов — носителей экологических параметров a_1, \dots, a_N , численности (плотности) которых есть y_1, \dots, y_N соответственно.

Введенная выше величина k есть мера приспособленности вида — носителя параметра a к конкретному состоянию среды обитания, характеризуемому величинами $a_1, \dots, a_N, y_1, \dots, y_N, C$. Утверждение о наилучшей приспособленности каждого из видов данного биоценоза означает, что для любого $i, 1 \leq i \leq N$ существует такая окрестность $U_i \subset \mathcal{A}$ элемента $a_i \in \mathcal{A}$, что для любого $a \in U_i$

$$k(a; y_1^*, \dots, y_N^*, a_1; \dots; a_N; C) < k(a_i; y_1^*, \dots, y_N^*; a_1, \dots, a_N; C). \quad (14)$$

Заметим, что в силу определения величины k для любого $1 \leq i \leq N$ справедливо соотношение:

$$k(a_i; y_1, \dots, y_N; a_1; \dots; a_N; C) = k_i(y_1, \dots, y_N; a_1; \dots; a_N; C).$$

Выражение, стоящее в правой части этого равенства при $y_1 = y_1^*, \dots, y_N = y_N^*$, равно единице в силу (13).

Таким образом, экологические параметры каждого из видов рассматриваемой системы в том случае, когда эти виды наилучшим образом, оптимально, приспособлены к среде обитания, являются «местными», локальными максимумами на множестве \mathcal{A} функции k — приспособленности, измеренной величиной коэффициента размножения. Значение функции k в точках максимума равно единице. В том случае, когда состояние абиотической среды не фиксировано (например, периодически меняется по сезонам) или равновесные численности видов не сложились и имеет место некоторый колебательный процесс изменения численности, в предыдущих формулировках коэффициент размножения следует заменить на его среднее геометрическое по времени \bar{k} . Биоценоз, численности видов которого и их экологические параметры удовлетворяют условиям (13) и (14), является климаксным, т. е. равновесным в том смысле, что сукцессия завершилась, «отбор» на множестве \mathcal{A} закончился — представленные в этом биоценозе виды оптимальны. Попытка внедрить в данный биоценоз некоторый вид — носитель параметра a , не совпадающего ни с одним из параметров a_1, \dots, a_N , но близкого к ним, окончится неудачей, так как его коэффициент размножения будет меньше единицы и численность его будет непрерывно сокращаться.

Если изменить состояние абиотической среды, то в био-

ценозе возникнет некоторый переходный процесс к новому равновесию, в течение которого будут, вообще говоря, изменяться как виды, слагающие биоценоз, так и их численности (плотности), т. е. возникнет сукцессия. Исходя из изложенных выше принципов, экологические параметры и равновесные численности N видов, слагающих устойчивый, климаксный биоценоз, удовлетворяют системе уравнений:

$$\begin{aligned}
 k(a_1; y_1^*, \dots, y_N^*; a_1; \dots, a_N; C) &= 1; \\
 \dots & \\
 k(a_N; y_1^*, \dots, y_N^*; a_1; \dots, a_N; C) &= 1; \\
 k'_a(a_1; y_1^*, \dots, y_N^*; a_1; \dots, a_N; C) &= 0; \\
 \dots & \\
 k'_a(a_N; y_1^*, \dots, y_N^*; a_1; \dots, a_N; C) &= 0
 \end{aligned} \tag{15}$$

при том условии, что a_1, \dots, a_N есть внутренние, не граничные точки множества \mathcal{A} , а также, разумеется, при условии дифференцируемости функции k на этом множестве. Равенство нулю частных производных k'_a есть необходимое условие достижения максимума функцией k по аргументу a в соответствующих точках. Если множество \mathcal{A} может быть описано с помощью s действительных координат, то система (15) есть система $N+N_s$ уравнений относительно $N+N_s$ неизвестных: y_1^*, \dots, y_N^* и N_s неизвестных координат точек $a_1, \dots, a_N \in \mathcal{A}$. Решения этой системы уравнений $y_1^*(C), \dots, y_N^*(C), a_1(C), \dots, a_N(C)$ зависят от состояния абиотической среды C , как от параметра, и будут, вообще говоря, изменяться с изменением C . Описанная выше схема моделирования сукцессии разработана группой советских ученых-экологов и математиков (Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов и другие).

Задача об описании всех возможных устойчивых климаксных биоценозов в предположении о постоянстве состояния абиотической среды сводится к решению систем уравнений (15) при различных N и к последующему анализу уровней численностей видов y_1^*, \dots, y_N^* на устойчивость. Последнее осуществляется при помощи обычных методов теории устойчивости, поэтому мы останавливаться на этом не будем. В том случае, когда равновесных устойчивых численностей видов по тем или иным причинам не существует, аналогичная схема реализуется путем замены в системе (15) коэффициентов размножений на их средние геометрические по времени (см. гл. III).

Рассмотрим конкретный пример моделирования сукцессии при помощи изложенного выше математического формализма. Задачи моделирования реальных природных процессов весьма сложны, требуют длительного сбора специальной информации и последующего решения системы (15) на ЭВМ. Поэтому для иллюстративного примера возьмем искусственную, весьма упрощенную, модельную ситуацию, при анализе которой, однако, можно полностью реализовать изложенную выше схему и без особых затруднений почувствовать суть метода.

Представим себе следующую картину: между некоторым множеством видов, принадлежащих к одной и той же жизненной форме (например, между некоторыми видами фитопланктона), осуществляется взаимодействие типа конкуренции за ресурс (например, за свет, за биогенные вещества) в некоторой ограниченной среде (например, в озере). Каждый из рассматриваемых видов характеризуется двумерным векторным параметром $\mathbf{a}=(r, \mu)$, где r имеет биологический смысл коэффициента размножения в отсутствие конкуренции, а μ^{-1} — смысл конкурентоспособности. Параметры r и μ не могут быть совершенно произвольными; например, повышение плодовитости приводит обычно к уменьшению защищенности от факторов смертности. Мы будем полагать, что между r и μ существует линейное соотношение $r=\alpha\mu$, где α — некоторая константа, и, таким образом, будем считать, что коэффициент размножения в отсутствие конкуренции (при нулевой плотности сообщества) убывает с возрастанием конкурентоспособности обратно пропорционально последней. Далее, предположим, что при возникновении в среде поля концентраций некоторого токсического вещества коэффициент размножения биологического вида, характеризуемого параметром \mathbf{a} , задается выражением (см. предыдущую главу):

$$k = e(C) r e^{-\mu (y_1 + \dots + y_N)},$$

где y_1, \dots, y_N — плотности конкурирующих видов, e — выживаемость от нового абиотического фактора смертности (токсического вещества), для простоты, одинаковая для всех видов из рассматриваемой совокупности, а e — основание натуральных логарифмов. Множество экологических параметров $\mathcal{A} = \{\mathbf{a}=(r, \mu) \mid r=\alpha\mu, 0 < \mu < \infty\} \subset R^2$ может быть описано с помощью одного действительного параметра μ , $0 < \mu < \infty$. В соответствии с изложенной схемой

экологические параметры и численности видов климаксного, N -видового биоценоза, удовлетворяют системе (15), имеющей в данном конкретном случае вид:

$$\begin{aligned} \alpha \varepsilon \mu_1 e^{-\mu_1(y_1^* + \dots + y_N^*)} &= 1; \\ \alpha \varepsilon \mu_N e^{-\mu_N(y_1^* + \dots + y_N^*)} &= 1; \\ 1 - \mu_1(y_1^* + \dots + y_N^*) &= 0; \\ 1 - \mu_N(y_1^* + \dots + y_N^*) &= 0. \end{aligned}$$

Из этой системы соотношений непосредственно следует, что $\mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_N$. Следовательно, в данной модели климаксный биоценоз может быть представлен лишь одним видом. Поэтому система уравнений сведется к двум уравнениям:

$$\begin{aligned} \alpha \varepsilon \mu_1 e^{-\mu_1 y_1^*} &= 1; \\ 1 - \mu_1 y_1^* &= 0. \end{aligned}$$

Решения этой системы легко находятся и имеют вид:

$$\mu_1 = \frac{\varepsilon}{\alpha \varepsilon};$$

$$y_1^* = \frac{\alpha \varepsilon}{\varepsilon}.$$

Таким образом, при возникновении поля C концентраций данного вещества в рассматриваемой среде биоценоз будет представлен одним видом — носителем экологического параметра: $a = (\varepsilon \varepsilon^{-1}, \varepsilon \alpha^{-1} \varepsilon^{-1})$, причем плотность этого вида будет $y_1^* = \varepsilon^{-1} \alpha \varepsilon$, $\varepsilon = \varepsilon(C)$.

Как видим, при изменении поля концентрации и, следовательно, при изменении величины выживаемости ε будет вообще говоря, происходить изменение параметра a , т. е. возникнет эффект замещения одного вида другим. Соответствующий равновесный уровень численности $y_1^*(C)$ в рассматриваемой модели устойчив.

В заключение этой главы отметим, что сделанный выше количественный прогноз плотности в зависимости от выживаемости

$$y_1^* = \frac{\alpha \varepsilon}{\varepsilon}$$

очевидным образом отличается от аналогичного прогноза, сделанного в предыдущей главе без учета явления экзоген-

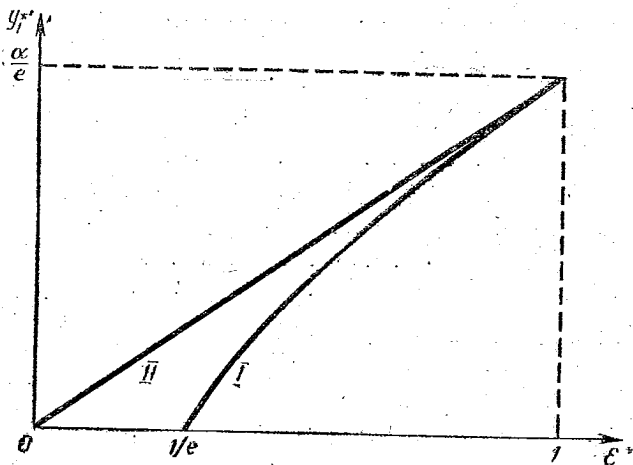


Рис. 7

ной сукцессии (т. е. в данном случае, эффекта замещения биологического вида):

$$y_I^* = \frac{\alpha}{e} (1 + \ln \epsilon) .$$

Результаты обоих прогнозов приведены на рис. 7, причем II есть прогноз с учетом эффекта экзогенной сукцессии, а I — без учета этого эффекта.

VI. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ЭКОЛОГО-ЭКОНОМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

Каким же образом можно оценивать состояние экологических систем? Этот вопрос не может быть решен в рамках чистой экологии в терминах «благополучия» экосистемы, поскольку, как мы уже говорили в предыдущей главе, в каждой среде складывается биоценоз, состоящий из видов, оптимально приспособленных к своей среде обитания. Таким образом, оценивая состояние природной экосистемы, мы обязательно должны привести в эту оценку понятие о желательности, приемлемости, полезности этого состояния для человека.

Задача количественной оценки полезности состояния экосистемы чрезвычайно сложна. Трудность построения

такой оценки прежде всего и в основном связана с необходимостью построения общего критерия для измерения весьма разнообразных «благ», получение которых связано с использованием человеком природного экосистем для удовлетворения своих потребностей. Этими «благами» являются промышленная продукция, сельскохозяйственная продукция, продукты различного рода промыслов (охота, рыбная ловля), эстетическая ценность пейзажа, привлекательность региона для отдыха и туризма, ценность для здравоохранения, научно-исследовательская ценность обитающих на территории региона видов и т. д.

В настоящее время над построением единых количественных оценок материальных и нематериальных благ интенсивно работают отечественные и зарубежные ученые — экономисты и математики. У нас в стране достигнуты значительные успехи в этом направлении, в частности, в решении проблемы экономической оценки природных ресурсов (академик Н. П. Федоренко, К. Г. Гофман и другие).

Сегодня уже существует много подходов к оценке состояния природных экосистем, позволяющих решать многие конкретные задачи. На двух таких подходах мы кратко остановимся. Один из них связан с понятиями «максимальное желание платить» и «минимальная компенсация», а второй — с абстрактным понятием «полезность использования времени».

В США группой специалистов под руководством профессора Ральфа д'Аржа был проведен эксперимент, позволяющий количественно оценить те изменения в окружающей среде, которые произойдут вследствие функционирования некоторого проектируемого промышленного предприятия на юго-западе США. Для различных величин выброса загрязняющих веществ при помощи специальной модели распространения веществ в геофизических природных средах (в атмосфере) были рассчитаны концентрации загрязнителей в средах. Затем при помощи специальной техники были изготовлены фотографии региона при различных концентрациях C загрязняющих веществ в атмосфере. Далее, группе специально отобранных для опроса лиц были предъявлены изготовленные фотографии, соответствующие различным концентрациям загрязнителей. Каждый из опрошиваемых ответил на следующие два вопроса: какую максимальную сумму денег в месяц Вы согласитесь платить за то, чтобы состояние среды C_1 не изменилось на C_2 ($C_1 < C_2$), и какую минимальную компенсацию Вы согласи-

лись бы получить в месяц за то, что состояние изменится с C_1 на C_2 ? Эти две величины и называются «максимальным желанием платить» и «минимальной компенсацией» в связи с изменением состояния окружающей среды. Этими величинами можно характеризовать изменение состояния ($\Delta C = C_2 - C_1$) природной среды, оценивая его, таким образом, в денежных единицах. Разумеется, на эту процедуру оценки оказывают влияние очень многие факторы: правильность выбора группы опрашиваемых, «неумышленность» их ответов (весьма возможно, что среди них найдутся лица, заинтересованные именно в строительстве предприятия или же в срыве такового, которые будут при опросе сознательно завышать или занижать «ставки»), правило осреднения результатов опроса и т. д. Оставив в стороне эти трудности, следует все же отметить, что описанная выше процедура оценки в принципе может быть эффективна при принятии конкретных решений относительно целесообразности определенных хозяйственных мероприятий.

Второй подход к оценке состояния природных экологических систем связан с концепцией полезности, восходящей к работам Дж. фон Неймана. Взаимодействие человека и природной экосистемы характеризуется, в частности, затратами времени на различные виды деятельности, связанной с данной экосистемой, — на работу, на отдых, на оздоровительные мероприятия и т. д. Возникает естественная мысль оценить полезность данного состояния экологической системы, опираясь на характерную для этого состояния структуру затрат времени населением на различные виды деятельности. Для осуществления этого подхода нужно прежде всего выработать метод, позволяющий сравнивать полезности различных видов деятельности.

Рассмотрим m различных видов деятельности населения и введем некоторую абстрактную величину $v_i(\tau)$, имеющую смысл полезности в единицу времени i -го вида деятельности при условии, что с момента начала i -го вида деятельности прошло время τ . Относительно функций $v_i(\tau)$ мы будем предполагать, что они неотрицательны и медленно убывают при возрастании τ , т. е. полезность в единицу времени данного вида деятельности убывает со временем. Основное предположение, позволяющее найти подход к единой полезностной оценке различных видов использования времени есть гипотеза об оптимальном распределении времени среднего индивидуума на различные виды деятельности. Другими словами, предполагается, что средний индивидуум

распределяет единицу времени по различным видам деятельности таким образом, чтобы суммарная полезность всех видов использования времени была максимальной. Чтобы представить себе такое оптимальное распределение, разобьем отрезок $[0, 1]$ точками $0 = t_0 < t_1 < \dots < t_{m-1} < t_m = 1$ и будем считать, что на i -й вид деятельности затрачено время $\theta_i = t_i - t_{i-1}$.

Тогда суммарная полезность всех видов использования времени определяется равенством:

$$Q(\theta_1, \dots, \theta_m) = \sum_{i=1}^m \int_0^{\theta_i} v_i(\tau) d\tau.$$

Применяя для нахождения максимума функции Q при условии $\theta_1 + \dots + \theta_m = 1$ обычный метод множителей Лагранжа, можно установить, что оптимальное решение $\theta_1^{\text{опт}}, \dots, \theta_m^{\text{опт}}$ удовлетворяет условию:

$$v_1(\theta_1^{\text{опт}}) = v_2(\theta_2^{\text{опт}}) = \dots = v_m(\theta_m^{\text{опт}}) = v.$$

Полезность в единицу времени, соответствующую последнему моменту какого-либо вида деятельности, принято называть предельной полезностью. Последнее соотношение означает равенство предельных полезностей различных видов деятельности при оптимальной структуре затрат времени.

Приведенное выше рассуждение является основанием для оценки полезности различных видов деятельности величиной предельной полезности v . Среди различных видов деятельности есть некоторый специальный вид деятельности — работа, т. е. «обмен времени на деньги», полезность которого можно измерить величиной \tilde{v} заработной платы, получаемой средним индивидуумом в единицу времени. Это обстоятельство и установленное выше равенство предельных полезностей дает возможность оценить полезность какого-либо вида деятельности произведением величины \tilde{v} повременной ставки заработной платы на время, затраченное на этот вид деятельности.

Изложенная схема позволяет в ряде случаев весьма просто оценить если не полезность состояния конкретной экосистемы в целом, то во всяком случае полезность, связанную с отдельными аспектами ее использования человеком. Например, рекреационная (связанная с отдыхом, туризмом и т. д.) полезность конкретного природного комплекса может быть оценена суммарными (целевыми) рекреа-

ционными затратами денег на пребывание в пределах данного комплекса (стоимость путевок, проезда) различных групп населения и суммарного времени их пребывания, умноженного на среднюю повременную ставку заработной платы. Приведем оценки рекреационной полезности некоторых конкретных природных объектов, выполненные по методикам такого типа (Ф. Н. Семевский).

Рекреационная полезность конкретных природных объектов

Объект	Площадь, га	Валовая рекреационная полезность, доллары в год
Леса США	300 млн.	44 млрд.
Лес. Дни Район уикендного отдыха, США	14 тыс.	3,4 млн.
Национальный парк в Африке	8 тыс.	57 млн.
Горное водохранилище, США	—	110 млн.

Если на природную экосистему оказывается антропогенное воздействие, то состояние последней изменяется. Соответственно изменяется и рекреационная полезность экосистемы — ее привлекательность для туристов, ценность для здравоохранения и т. д. Следствием этого будет изменение затрат времени и средств, производимых различными группами населения на рекреационную деятельность в пределах рассматриваемого региона, что скажется на количественной оценке полезности.

Полезностный подход оказывается эффективным во всех случаях, когда соблюдаются условия, отмеченные нами в начале изложения. Однако существуют реальные ситуации, когда эти условия не имеют места. Чаще всего это связано со случаем многоцелевых затрат времени. Например, красивый пейзаж вдоль дороги не поддается полезностной оценке с изложенных выше позиций. Точно так же уникальные экосистемы, хотя в принципе и могут быть оценены с точки зрения теории полезности, но соответствующих конкретных методов расчета этих оценок еще не существует.

Синтез экологического и экономического прогнозирования и построение прогностических моделей эколого-экономических систем жизненно важны как для разработки научно обоснованных программ хозяйственного развития,

так и для принятия научно обоснованных решений в области охраны природы и регулирования качества окружающей природной среды. Выше мы обсудили ряд сложных научно-исследовательских проблем, решение которых является необходимым условием для построения эффективных моделей, позволяющих осуществлять практически ценный прогноз. В настоящее время уже делаются попытки построения такого рода моделей, и некоторые из этих попыток, по общему мнению, имели успех. В качестве примера рассмотрим наиболее популярные глобальные эколого-экономические модели, создание которых связано с именами американских ученых Дж. Форрестера и Д. Медоуза. Мы опишем сейчас структуру и основные предпосылки, на которых строилась модель Форрестера, и затем сделаем несколько дополнительных замечаний о модели группы Медоуза.

Модель Форрестера является детерминированной замкнутой моделью без запаздывания и включает пять переменных: численность населения, производственный капитал, доля сельскохозяйственного капитала в общем производственном капитале, невозполнимые природные ресурсы и уровень загрязнения окружающей среды. Все переменные модели агрегированы, т. е. укрупнены. Динамика изменения переменных задается дифференциальными уравнениями, которые при машинном счете заменяются разностными.

Основными факторами, влияющими на динамику изменения переменных, являются: количество пищи на душу населения, производство продукции на душу населения в несельскохозяйственных отраслях, которое мы, следуя Форрестеру, будем называть материальным уровнем жизни, состояние загрязнения окружающей среды и численность населения.

Структура модели (правые части обыкновенных дифференциальных уравнений относительно переменных модели) определяется двадцатью функциями одного переменного. Относительно используемых в модели зависимостей автор выдвигает ряд гипотез качественного характера. Например, в рамках модели предполагается, что производство пищи на душу населения уменьшается при увеличении загрязнения окружающей среды. При увеличении загрязнения уменьшается также и численность населения. Оба эти эффекта авторы связывают с сокращением природных ресурсов вследствие роста загрязнения.

Состояние системы Форрестер оценивает величиной «качества жизни». Эта величина возрастает при увеличении количества пищи на душу населения и при увеличении производства на душу населения в несельскохозяйственных отраслях.

Авторами модели была проделана большая работа по систематизации и анализу имеющегося в литературе фактического эколого-экономического материала. В результате им удалось в какой-то степени представить структуру используемых в модели зависимостей и задать их в виде конкретных функций.

Расчеты на модели производились следующим образом: в модель вводились начальные условия, соответствующие 1970 г., после чего вычислялись значения переменных и вспомогательных величин на период примерно до 2100 г. Затем проверялось влияние различных изменений в структуре системы, имитирующих использование человечеством некоторых новых возможностей или принятие определенных социально-экономических решений.

В исходном варианте модели, который Форрестер считает наиболее соответствующим современным тенденциям, рост населения и капитала сменялся спадом примерно к 2030 г. вследствие истощения ресурсов, а качество жизни падало с самого начала. Пожалуй, наиболее драматическим является следующий вывод: даже если научиться поддерживать постоянным уровень производства, извлекая в 4 раза меньше невозполнимых ресурсов, то примерно к тому же времени (2030—2050 гг.) рост населения и капитала приведет к необычайно резкому возрастанию загрязнения и вследствие этого к последующему резкому падению капитала и сокращению населения.

Модель Медоуза также содержит небольшое число чрезвычайно агрегированных переменных, и правые части уравнений в ней также построены исходя из независимости влияния факторов. Основным структурным отличием модели Медоуза является учет запаздывания. Утверждается даже, что запаздывание является одной из основных причин кризисных явлений, предсказываемых рассмотренной выше моделью.

Критика моделей Форрестера и Медоуза исходит в первую очередь от экономистов. Вероятно, это не случайно, так как им хорошо известны несовершенства даже гораздо менее смелых и более аккуратно построенных эколого-эко-

номических моделей и трудности использования этих моделей для целей прогнозирования.

Основные возражения против признания адекватности моделей Форрестера и Медоуза можно свести в четыре группы:

- 1) слишком сильная агрегированность переменных;
- 2) недостаточная обоснованность методов выбора количественных зависимостей между величинами;
- 3) чрезвычайно консервативный характер модели, в частности отсутствие учета научно-технического прогресса;
- 4) «технократический» характер модели, в частности недостаточный учет экономических факторов и отсутствие учета социальных, политических и психологических факторов.

1.1. Как хорошо известно, прогнозируемое время истощения запасов различных видов минеральных ресурсов различно. Но модель предсказывает кризис от одновременного пропорционального истощения всех ресурсов. Действительно, в такой ситуации человечеству пришлось бы трудно. Но если начинает истощаться какой-нибудь один или несколько видов ресурсов, то общество может сконцентрировать усилия, во-первых, на поисках новых запасов, во-вторых, на замене этих ресурсов другими и, в-третьих, на вторичном использовании истощающихся ресурсов.

Среди отходов человеческой деятельности, загрязняющих окружающую среду, одни связаны больше с численностью населения, другие — с теми или иными видами промышленного или сельскохозяйственного производства. С другой стороны, одни отходы сравнительно быстро разлагаются в результате действия естественных процессов (например, органические отходы), другие — медленно (например, радиоактивные отходы), третьи — практически не разлагаются (например, ДДТ). Это приводит к совершенно различным уравнениям для динамики различных видов загрязнений.

1.2. Даже если величины, объединяемые в одну суммарную, удовлетворяют одному и тому же нелинейному дифференциальному уравнению, то динамика изменения суммы этих величин не будет подчиняться тому же уравнению. Приведем простейший формальный пример.

Пусть $x_1(t)$, $x_2(t)$ — величины, подчиняющиеся уравнению $\dot{x} = x^2$, при начальных условиях $x_1(0) = x_2(0) =$

$= -1$. Тогда $x_1(t) = x_2(t) = -(t+1)^{-1}$; но $x_1(t) + x_2(t) = -2(t+1)^{-1}$ не есть решение уравнения $x = x^2$ ни с какими начальными условиями.

1.3. Необходимость территориальной дезагрегации модели очевидна, и группа Медуза уже предприняла исследования в этом направлении. Вероятно, предлагаемая ими дезагрегация позволит в какой-то мере учесть то обстоятельство, что для промышленно развитых стран наиболее острыми проблемами являются нехватка некоторых видов ресурсов и загрязнение среды, а для развивающихся стран — перенаселение и недостаток пищи. Однако не следует думать, что разделение мировой системы на несколько групп стран и даже выделение в отдельную группу, скажем, крупных городов, достаточно для преодоления трудностей, в особенности связанных с оценкой влияния загрязнения. Укажем на некоторые характерные трудности.

Распространение загрязнений через атмосферу, водные бассейны, грунтовые воды плохо согласуется с административными, экономическими и любыми другими границами, которые естественно брать за основу для дезагрегации при изучении динамики численности населения и капитала. При любом разумном способе дезагрегации распределение многих загрязнений по территории каждого региона будет неравномерным. Поэтому общее влияние, скажем, загрязнения на смертность будет зависеть от соотношения между распределением населения и загрязнения.

2. Проблема нахождения количественных зависимостей между величинами связана, в частности, с проблемой агрегации. Укажем на другие аспекты этой проблемы.

2.1. Предположение о независимости действия факторов представляется спорным, в особенности потому, что модель имеет дело с большими промежутками времени и большими колебаниями значений переменных.

2.2. Как было указано выше, все зависимости в модели Форрестера и большая часть зависимостей в модели группы Медуза устанавливаются из приблизительных качественных соображений, включая сюда и использование статистических данных по аналогии. Основной критерий, с помощью которого авторы проверяют приемлемость той или иной зависимости, состоит в том, что поведение системы меняется не очень существенно при ма-

лом изменении вида данной зависимости. Однако этот критерий выявляет лишь хорошее качество модели с точки зрения ее внутренней математической структуры, но никак не адекватность модели реальной системе.

2.3. Особенно большие трудности возникают при построении зависимостей на тех участках, которые соответствуют значениям факторов, не наблюдавшихся не только для биосферы в целом, но и для отдельных регионов. Экстраполяция в таких случаях содержит очень большой элемент произвола. А ведь именно эти зависимости оказываются решающими при возникновении кризисных явлений, предсказываемых моделью.

3. Консервативный характер модели является, пожалуй, самым бросающимся в глаза ее дефектом.

3.1. Эндогенный научно-технический прогресс может привести к таким изменениям в технологии, которые принципиально меняют структуру модели; например, осуществление управляемой термоядерной реакции или производство синтетической пищи. Трудности долгосрочного прогнозирования научно-технического прогресса хорошо известны.

3.2. Возможности открытия новых залежей полезных ископаемых также не учитываются в модели. Существуют оценки, показывающие, что достаточная интенсивность этих открытий может исключить катастрофу от истощения ресурсов в базовом варианте модели.

3.3. Чересчур пессимистичны оценки возможностей внедрения «чистых» технологий, в том числе уже разработанных. Этот вопрос связан с экономическим аспектом проблемы охраны окружающей среды. Создание эффективных экономических механизмов, регулирующих загрязнение, стимулирует внедрение «чистых» технологий.

4. «Технократический» характер модели.

4.1. Мы уже отмечали в нескольких местах, что экономические механизмы, регулирующие воздействия на природную среду, могут изменить характер некоторых зависимостей между переменными. Если какой-то ресурс становится дефицитным, то цена на него поднимается, что, с одной стороны, приводит к уменьшению использования этого ресурса и, с другой, стимулирует поиски и разработку новых месторождений и исследования возможностей замены этого ресурса другим.

В модели Форрестера капиталовложения связаны

только с национальным доходом. Это не учитывает, во-первых, планирования капиталовложений, а во-вторых, зависимость капиталовложений от рыночной конъюнктуры на капиталистическом рынке: Мы уже упоминали, что введение в той или иной форме «платы за загрязнение» изменит характер зависимости загрязнения от производства.

Учет экономических факторов потребует введения ряда новых переменных, а также, по-видимому, существенного изменения формальной структуры модели, так как экономические факторы нельзя считать полностью детерминированными.

4.2. Важность учета политических факторов видна, например, из того, что уровень военных расходов существенно влияет на динамику системы, в частности, на интенсивность использования некоторых дефицитных ресурсов (например, цветных металлов).

4.3. Психологические факторы влияют на вкусы людей и через потребительский спрос — на расходование различных видов ресурсов и интенсивность различных видов загрязнений, не говоря уже об уровне производства, по крайней мере в капиталистических странах.

Тем не менее работы Форрестера и Медоуза вызвали большой интерес. Безусловной их заслугой является привлечение внимания правительств и самых широких слоев общественности в различных странах к кризисным экологическим явлениям.

VII. В ЗАКЛЮЧЕНИЕ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Развитие математических методов экологического прогнозирования необходимо как для оптимизации природопользования, так и для серьезного научного обоснования программ в области регулирования качества окружающей среды и охраны природы. Математические модели, могущие осуществлять практически ценный прогноз состояния экосистем, содержат весьма большое число переменных, учитывают значительное разнообразие явлений природы и их взаимосвязей. Построение такого рода моделей требует большого объема информации о параметрах геофизических, геохимических, биологических и других природных

процессов. Например, для построения моделей процессов распространения и превращения веществ в природных геофизических средах необходимо знать коэффициенты $k_{i,j}$ (см. гл. III), характеризующие процессы переноса веществ в пространстве, перехода из одной среды в другую, а также процессы превращения веществ. Для моделирования отклика биоты на экзогенное воздействие необходимо иметь значительный объем информации о значениях специальных параметров — коэффициентов размножения особей биологических видов на конкретном экологическом фоне, т. е. при заданном состоянии среды обитания. В том случае, когда построение модели обусловлено лишь чисто теоретическими научно-исследовательскими целями, а количество переменных в модели невелико, информацию о её параметрах часто удается получить путем статистической обработки уже имеющихся в литературе данных.

Если же речь идет о построении достаточно подробных, слабо агрегированных моделей природных экосистем, ориентированных на решение прикладных задач экологии, то этот путь получения информации оказывается неэффективным. Одни процессы оказываются детально изученными, относительно других информация недостаточна или вообще отсутствует. Имеющиеся в литературе фактические данные даже о довольно близких по своему характеру процессах (например, в части, касающейся скоростей роста растений) часто бывают несопоставимы из-за различных условий экспериментов. Эти трудности вполне закономерны. При создании таких прогностических моделей, использование которых в практике управления состоянием окружающей среды может дать значительный эффект, было бы нелепо надеяться, что они нам обойдутся «дешево». «Затраты» на создание эффективной модели неизбежно будут сравнимы с «выгодой» от ее использования на практике. Информация, необходимая для получения практически ценного прогноза состояния окружающей среды, может быть получена только в результате большого числа систематических наблюдений и экспериментов, направленных на измерение параметров прогностических моделей.

Инициатором создания системы наблюдений и экспериментов, ориентированной на прогноз и оценку состояния окружающей природной среды (экологический мониторинг), является член-корреспондент АН СССР Ю. А. Израэль. Необходимость создания этой системы в настоящее время сознают подавляющее большинство ведущих ученых

как у нас в стране, так и за рубежом. В СССР этому уделяется большое внимание, в связи с чем выделены значительные средства на научную разработку и практическую реализацию мониторинга. Работа в этом направлении поручена ведущим научным коллективам страны — научно-исследовательским институтам Государственного комитета СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды, Академии наук СССР и ряду министерств и ведомств.

Экологический мониторинг является предметом широкого международного сотрудничества между СССР, США, Великобританией и рядом других государств.

Научно обоснованная программа экологического мониторинга в связи с загрязнением окружающей природной среды была предложена группой советских ученых — геофизиков, экологов, химиков, математиков (Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Ф. Я. Ровинский и другие). Исследования по этой программе ведутся по двум крупным направлениям. К первому из них относятся исследования, связанные с состоянием абиотической среды, ко второму — связанные с состоянием биоты.

Первое направление предполагает, во-первых, изучение текущего состояния загрязнения природных сред, т. е. установление фактических концентраций определенных загрязняющих веществ в различных геофизических средах. Измерение этих концентраций необходимо производить через определенные интервалы времени в различных точках пространства. Во-вторых, мониторинг абиотической среды включает в себя изучение круговорота веществ в природных средах: процессы переноса веществ водотоками, атмосферный перенос аэрозолей, накопление веществ в различных средах и ряд других процессов. В-третьих, это направление включает также наблюдение за рядом климатических параметров.

Второе направление — «биотический» мониторинг — предполагает, во-первых, наблюдение за текущим состоянием биоты природных экосистем, т. е. за текущими плотностями популяций биологических видов. Эта система наблюдений также обладает специальной пространственно-временной структурой. Во-вторых, здесь изучается чувствительность биологических организмов к изменениям абиотической среды (при этом количественной мерой этой чувствительности является изменение коэффициента размножения особи).

В настоящее время отдельные элементы программы эко-

логического мониторинга уже практически реализованы. Так, например, создана сеть контроля качества поверхностных вод СССР по гидробиологическим показателям, а также сеть фоновых наблюдений за химическим составом атмосферы.

Методы этих исследований чрезвычайно разнообразны. Некоторые из них уже хорошо отработаны, другие находятся в стадии разработки. Для наблюдений используются как различные типы специальной контрольно-измерительной аппаратуры, предназначенной для натуральных исследований, так и сложные экспериментальные установки для камеральных исследований. Например, для изучения чувствительности биоты к изменениям абиотической среды предполагается использовать экостаты — специальные автоматические установки для поддержания постоянных условий среды — температуры, влажности, химического состава и т. д.

Когда предлагается какая-либо программа систематических массовых наблюдений или экспериментов, затрагивающая широкий спектр объектов (вещества, биологические виды), всегда возникает вопрос о приоритетности объектов исследования: какие объекты выбрать для исследования в первую очередь? С какой точностью производить измерения, как экстраполировать их результаты на остальные объекты? Здесь уместно вспомнить, что любые наблюдения, эксперименты и другие исследования по программе мониторинга осуществляются не ради них самих, а для получения информации, позволяющей принимать научно обоснованные, рациональные решения по управлению состоянием окружающей среды.

Если бы мы даже имели принципиальную возможность исследовать все объекты с максимальной точностью, то практически эта программа была бы невыполнима из-за своей астрономической стоимости, хотя результаты ее (если бы мы их уже имели!) и позволяли бы принимать безошибочные решения по управлению состоянием окружающей среды.

С другой стороны, «дешевая» программа, состоящая из малого числа наблюдений и экспериментов невысокой точности, разумеется, легко реализуема, но, используя получаемую таким образом ненадежную информацию, мы рискуем сильно ошибиться и нанести серьезный ущерб состоянию окружающей среды. Между этими двумя крайностями есть некоторая точка оптимума, в которой суммарный ущерб

от ошибок при управлении состоянием и затрат на функционирование системы экологического мониторинга минимален. При построении системы мониторинга следует стремиться к достижению этого оптимума.

В заключение авторы хотели бы поблагодарить Ф. Н. Севежского, с которым подробно обсуждалась настоящая брошюра. Его неизменное внимание и доброжелательная критика способствовали нашей работе. Мы выражаем также благодарность Г. Н. Воронской, И. М. Куниной и В. В. Страхову за ценные советы и помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Всесторонний анализ окружающей природной среды (под ред. Ю. А. Израэля). Т. I—III, Л., Гидрометеоздат, 1975—1978, с. 326, 307, 275.

Гофман К. Г., Гусев А. А. Охрана окружающей среды (модели управления чистотой окружающей среды). М., «Экономика», 1977, с. 231.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., «Мир», 1978, с. 351.

Мониторинг состояния окружающей природной среды (под ред. Ю. А. Израэля). Л., Гидрометеоздат, 1977, с. 261.

Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидро-биологическим показателям (под ред. Г. Г. Винберга), Л., Гидрометеоздат, 1977, с. 229.

Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем (под ред. Ю. А. Израэля). Т. 1. Л., Гидрометеоздат, 1978, с. 167.

Свирижев Ю. М., Елизаров Е. Я. Математическое моделирование биологических систем. Проблемы космической биологии. Т. XX. М., «Наука», 1972, с. 159.

Семевский Ф. Н. Прогноз в защите леса. М., «Лесная промышленность», 1971, с. 71.

Смит Дж. М. Модели в экологии. М., «Мир», 1976, с. 186.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами (количественный подход). М., «Мир», 1971, с. 463.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., «Мир», 1975, с. 271.

СОДЕРЖАНИЕ

I. Введение	3
II. Типичная задача экологического прогнозирования	6
III. Моделирование процессов распространения и превращения веществ в геофизических природных средах	13
IV. Моделирование динамики биоценозов	24
V. Моделирование экзогенной сукцессии	39
VI. Оценка состояния природных экосистем и эколого-экономические модели	48
VII. В заключение об экологической информации	58

Михаил Яковлевич АНТОНОВСКИЙ,
Сергей Михайлович СЕМЕНОВ
МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ

Гл. отраслевой редактор В. П. Демьянов
Редактор Г. Г. Карвовский, Мл. редактор Е. М. Авешникова. Обложка художника Л. П. Ромасенко. Худож. редактор М. А. Бабичева. Техн. редактор А. М. Красавина. Корректор В. В. Калочкина.

ИБ 2118

Г 14358 Индекс заказа 84308 Сдано в набор 8.06.78 г. Подписано к печати 25.07.78 г. Формат бумаги 84X108/32 Бумага типографская № 3 Бум. л. 1,0 Печ. л. 2,0 Усл. печ. л. 3,36 Уч.-изд. л. 3,39 Тираж 42 200 экз. Издательство «Знание», 101835, Москва, Центр, проезд Серова, д. 4. Заказ 1331

Чеховский полиграфический комбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли г. Чехов Московской области
Цена 11 коп.