



УДК 574.5

Применение методов неравновесной термодинамики для анализа экологических процессов

Е. А. Зилов

Научно-исследовательский институт биологии при ИГУ, Иркутск
E-mail: silow@bioisurinnet.ru

Аннотация. В статье рассматривается приложение методов неравновесной термодинамики для моделирования экологических процессов. Приведен пример построения двух моделей пелагической экосистемы с помощью метода гиперциклов, применяющегося для описания автокаталитических процессов. Система из двух сопряженных гиперциклов демонстрировала автоколебательный режим. Рассмотренные модели пока пригодны только для теоретического анализа поведения гипотетических экосистем, но соответствующее усложнение схемы моделей позволит строить аналитические модели относительно несложных природных пелагических сообществ.

Ключевые слова: моделирование экосистем, гиперциклы, неравновесная термодинамика, планктон.

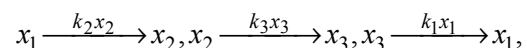
Введение

Экосистемы, обмениваясь с внешней средой веществом, информацией, энергией и энтропией, являются открытыми системами, функционирующими вдали от равновесия. Кроме того, они являются диссипативными, так как в них протекают необратимые процессы [4; 10; 12; 32; 33]. Для анализа экологических процессов уже давно применяются термодинамические методы. Можно упомянуть макротермодинамический подход [1], подходы на основе таких характеристик системы, как её энтропия и организация [5; 6; 7], величины потоков энергии и вещества [14; 15; 16]. Особо интересен подход, основанный на методах термодинамики необратимых процессов [2; 8; 9; 16; 27], в приложении к водным экосистемам использованный А. Гнауком [18–22]. На основе теории термодинамики необратимых процессов и была создана теория гиперциклов, к приложенная автором к экосистемам.

Результаты

Экосистема как гиперцикл. Гиперциклом называется замкнутая в цикл цепь автокаталитических реакций, в которой каждый последующий компонент является автокатализатором образования себя из предшествующего в цепи компонента [13; 25]. Взаимоотношения между компонентами экосистемы представлены в виде автокаталитических реакций, в которых каждый трофический уровень считается

катализатором для образования собственной биомассы из получаемой пищи [3; 11; 29; 30]. Идеализированная модель водной экосистемы включает сообщества фитопланктона (x_1), получающего биогенные вещества в результате минерализационной деятельности бактерий, растительного зоопланктона (x_2), питающегося водорослями, бактерий (x_3), получающих пищу от погибших организмов. Для данной экосистемы автокаталитические реакции имеют вид:



где k_i – константы скоростей ($i = 1, 2, 3$).

Уравнения, описывающие динамику системы (моногоперцикла), имеют вид:

$$\begin{aligned} dx_1 / dt &= f(x_1, \mu_1, \phi(x_3)) - g(x_1, \gamma(x_2)), \\ dx_2 / dt &= f(x_2, \mu_2, \phi(x_1)) - m(x_2), \\ dx_3 / dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_2)) - m(x_3), \end{aligned} \quad (1)$$

где x_i – биомасса; f – функция роста; m – функция смертности; g – функция выедания; ϕ – эффективность конверсии энергии и вещества (для фитопланктона – отношение между концентрацией бактерий и доступностью биогенов) с уровня на уровень; γ – эффективность выедания; μ_i – максимальная скорость роста. Таким образом была получена модель водной экосистемы как гиперцикла (рис. 1, А).

Модель экосистемы в виде сопряженных гиперциклов. Затем, на трофических уровнях продуцентов и консументов выделили: два вида водорослей (x_{11} , x_{12}), конкурирующих за биогенные вещества и два вида зоопланктона (x_{21} , x_{22}), питающихся каждый одним из видов водорослей, получив систему из двух гиперциклов, сопряженных за счет бактериального звена. Соотношения биомасс были взяты: $0,33 \cdot x_{11} = x_{12}$; $0,1 \cdot x_{21} = x_{22}$, что соответствует примерному соотношению между доминантными и субдоминантными видами в планктоне [31].

Уравнения, описывающие динамику такой системы, имеют вид:

$$\begin{aligned} dx_{11}/dt &= f(x_{11}, \mu_{11}, \phi(x_3), \xi(x_{11}, x_{12})) - g(x_{11}, \gamma(x_{21})), \\ dx_{12}/dt &= f(x_{12}, \mu_{12}, \phi(x_3), \xi(x_{12}, x_{11})) - g(x_{12}, \gamma(x_{22})), \\ dx_{21}/dt &= f(x_{21}, \mu_{21}, \phi(x_{11})) - m(x_{21}), \\ dx_{22}/dt &= f(x_{22}, \mu_{22}, \phi(x_{12})) - m(x_{22}), \\ dx_3/dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_{21}, x_{22})) - m(x_3), \end{aligned} \quad (2)$$

где ξ – функция конкуренции за биогенные элементы. Схема модели приведена на рис. 1, Б.

Анализ динамики и устойчивости гиперциклических моделей экосистем разной сложности. Моногиперцикл. В отсутствие внешних возмущающих воздействий система остается в стационарном состоянии.

1. При поступлении биогенных элементов (до 60 % от наличия в системе) или гипотетического токсиканта, вызывающего гибель до 50 % фитопланктона и до 90 % зоопланктона, наблюдается переход в новое стационарное со-

стояние после продолжительных затухающих колебаний биомасс компонентов.

2. При поступлении биогенных элементов (свыше 70 % от наличия в системе) или токсиканта, вызывающего гибель 50 % фитопланктона, наступает гибель составляющих систему организмов.

3. При моделировании совместного поступления биогенных элементов и токсиканта были получены следующие результаты:

4. Поступление больших количеств биогенов (50–100 % от наличия в системе) и токсиканта, вызывающего гибель 10–20 % фитопланктона и до 40 % зоопланктона, влекло за собой переход в новое стационарное состояние, после длительных затухающих колебаний биомасс компонентов;

5. Аналогичная картина при поступлении биогенов в количествах равных 10–40 % от наличия в системе и токсиканта, вызывающего гибель до 50 % фитопланктона и до 90 % зоопланктона;

6. Гибель системы при поступлении биогенов в количествах более 50 % от содержания в системе и токсиканта, вызывающего гибель более 20 % фитопланктона и более 40 % зоопланктона;

7. Незатухающие колебания биомасс компонентов при поступлении токсикантов (гибель 10–20 % фито- и до 40 % зоопланктона) и небольшом поступлении биогенных веществ (до 10–20 % от наличия в системе) (рис. 2, А).

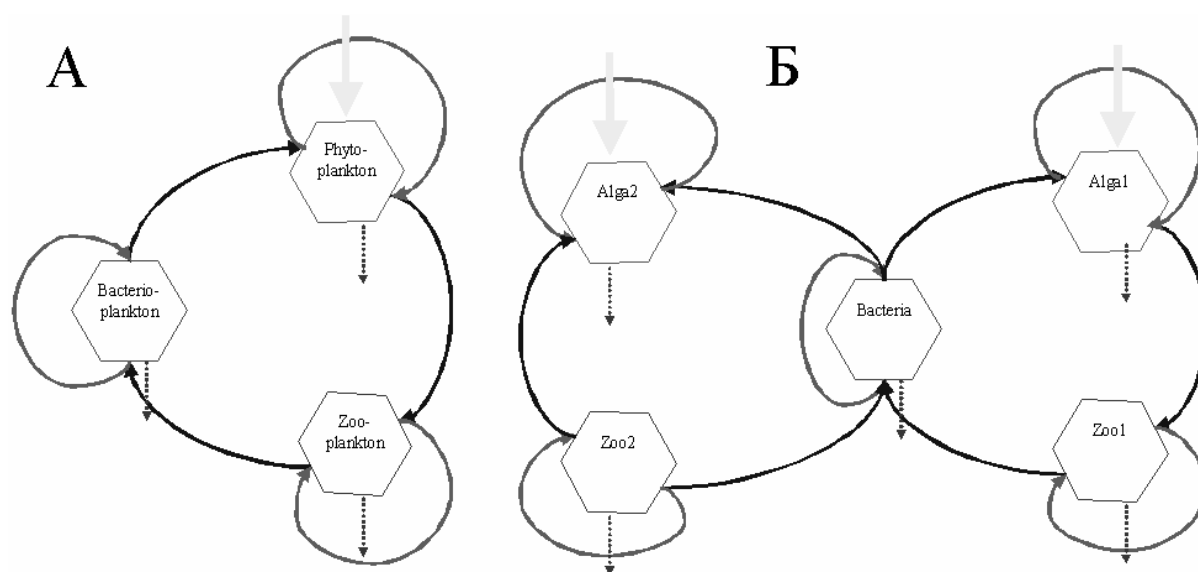


Рис. 1. Идеализированное представление водной экосистемы как гиперцикла (А) и системы двух сопряженных гиперциклов (Б)

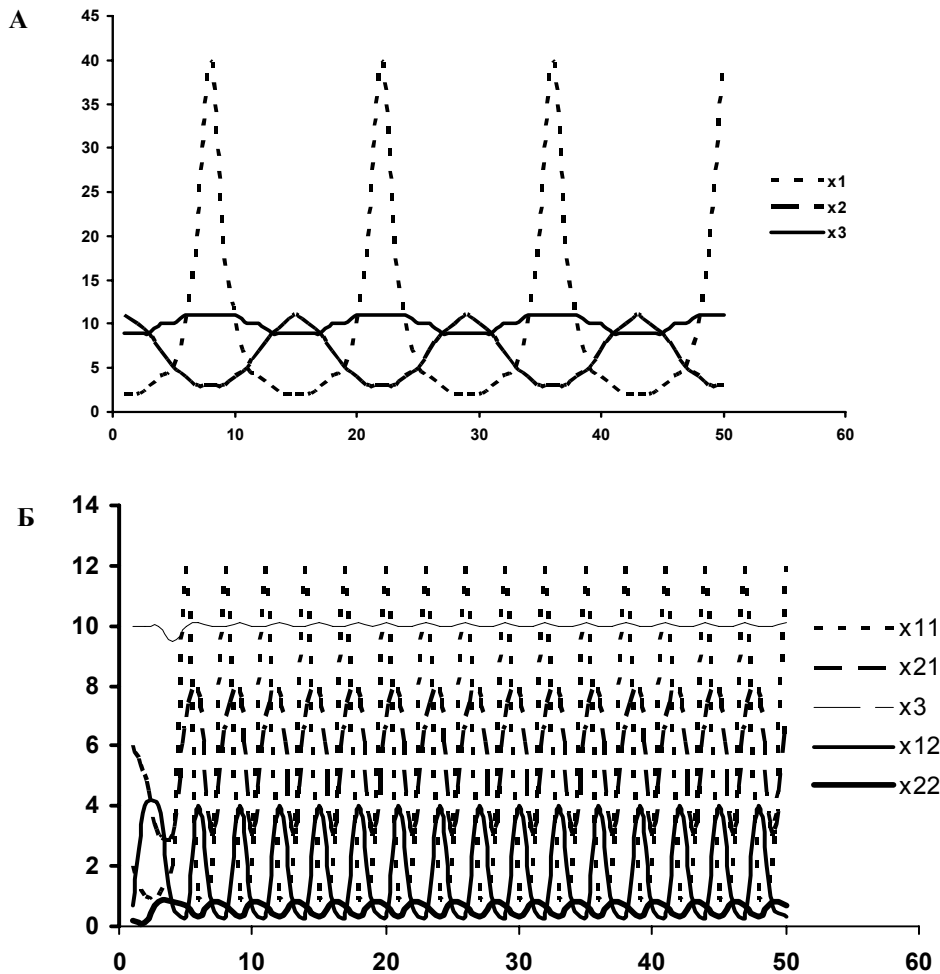


Рис. 2. А – Динамика компонентов моногиперцикла при поступлении биогенных элементов (10 % от наличия в системе) и токсиканта, вызывающего гибель 10 % фито- и 25 % зоопланктона. По оси абсцисс – время от начала эксперимента (годы), по оси ординат – биомасса (kJ m^{-2}): x_1 – фитопланктон, x_2 – зоопланктон, x_3 – бактериопланктон. Б – Динамика компонентов системы сопряженных гиперциклов при отсутствии внешних воздействий. По оси абсцисс – время от начала расчета (годы), по оси ординат – биомасса (kJ m^{-2}). x_{11} , x_{12} – первый и второй виды фитопланктона, x_{21} , x_{22} – первый и второй виды зоопланктона, x_3 – бактериопланктон

Сопряженные гиперциклы. Без токсификации и поступления биогенных веществ система совершает незатухающие автоколебания на всем исследованном промежутке времени (рис. 2).

1. Несколько большая амплитуда незатухающих колебаний при поступлении биогенных веществ до 20 % от содержания в системе или токсиканта, вызывающего гибель до 1 % фитопланктона и до 2 % зоопланктона.

2. Амплитуда колебаний возрастала в 2–3 раза, затем погибал один из видов фитопланктона и сопряженный с ним вид зоопланктона при поступлении больших, чем указано выше, количеств биогенов или токсиканта.

3. Незатухающие колебания наблюдались при совместном поступлении биогенов и токсиканта в указанных в п. 2 количествах. Пре-

вышение их приводило к ситуации, аналогичной случаю 3.

Обсуждение

Система (2) демонстрирует автоколебательный режим в отсутствие внешних воздействий, что может, до некоторой степени, объяснить наблюдаемые в природных и искусственных экосистемах циклические процессы исключительно внутренними причинами, оставив за внешними (метеорологическими и пр.) факторами воздействие на амплитуду и период колебаний. Кроме того, два вида фитопланктона в этой системе абсолютно идентичны по физиологическим характеристикам, т. е. успешно сосуществуют в одной экологической нише, что до сих пор не удавалось объяснить

[17; 25; 28; 31], за исключением случая, когда привлекались несущие емкости (K_1 , K_2) и коэффициенты конкуренции (α_1 , α_2) за ресурс для двух видов с численностями N_1 и N_2 с внешними ограничениями: $K_1 / \alpha_1 > K_2$ и $K_2 / \alpha_2 > K_1$ [24]. В представленной модели внешние ограничения отсутствуют.

Заключение

Следует отметить, что рассмотренные модели пока пригодны только для теоретического анализа поведения гипотетических экосистем. Однако соответствующее усложнение схемы модели (увеличение числа видов фито- и зоопланктона, определение коэффициентов их взаимодействия для реальных экосистем, включение планктоядных рыб и т. д.) позволит строить аналитические модели относительно несложных пелагических сообществ (например, великих ультраолиготрофных озер, таких как Байкал), или пелагиали Мирового Океана.

Литература

1. Васнецова А. Л. Экологическая биофизическая химия / А. Л. Васнецова, Г. П. Гладышев. – М. : Наука, 1989. – 136 с.
2. Гленсдорф П. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций : пер. с англ. / П. Гленсдорф, И. Пригожин. – М. : Мир, 1973. – 326 с.
3. Зилов Е. А. Использование гиперциклов для описания автоколебательных процессов в моделях экосистем / Е. А. Зилов, П. Е. Сериков // Математические проблемы экологии. – Новосибирск, 1992. – С. 55–59.
4. Маргалев Р. Облик биосферы / Р. Маргалев. – М. : Наука, 1992. – 214 с.
5. Михайловский Г. Е. Жизнь и ее организация в пелагиали Мирового океана / Г. Е. Михайловский. – М. : Наука, 1992. – 270 с.
6. Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ / Г. Е. Михайловский. – М. : Наука, 1988. – 214 с.
7. Михайловский Г. Е. Термодинамические аспекты системного подхода в экологии / Г. Е. Михайловский // Человек и биосфера. – М., 1978. – С. 103–122.
8. Николис Г. Познание сложного. Введение : пер. с англ. / Г. Николис, И. Пригожин. – М. : Мир, 1990. – 344 с.
9. Николис Г. Самоорганизация в неравновесных системах : пер. с англ. / Г. Николис, И. Пригожин; – М. : Мир, 1979. – 512 с.
10. Одум Ю. Экология : в 2 т. / Ю. Одум ; пер. с англ. Ю. М. Фролова ; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с. ; Т. 2. – 376 с.
11. Сериков П. Е. Аналитическое моделирование водной экосистемы на основе методов неравновесной термодинамики / П. Е. Сериков, Е. А. Зилов // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. – Новосибирск : Наука, 1994. – С. 82–88.
12. Страшкраба М. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование / М. Страшкраба, А. Гнаук ; пер. с англ. В. А. Пучкина ; под ред. В. И. Беляева. – М. : Мир, 1989. – 376 с.
13. Эйген М. Гиперцикл : пер. с англ. / М. Эйген, П. Шустер. – М. : Мир, 1982. – 270 с.
14. Aoki I. Ecological study of lakes from an entropy viewpoint / I. Aoki // Ecological Modelling. – 1989. – Vol. 49. – P. 81–87.
15. Aoki I. Entropy balance in lake Biwa / I. Aoki // Ecological Modelling. – 1987. – Vol. 37. – P. 235–248.
16. Aoki I. Entropy laws in ecological networks at steady state / I. Aoki // Ecological Modelling. – 1988. – Vol. 42. – P. 289–303.
17. Ebenhoeh H. W. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system / H. W. Ebenhoeh // Theoretical Population Biology. – 1988. – Vol. 34. – P. 130–144.
18. Gnauck A. H. Gleichgewicht und Stabilitaets limnischer Oekosysteme / A. H. Gnauck // Hercynia N. F. – 1980. – Bd. 16. – S. 88–101.
19. Gnauck A. H. Grundlagen der Stabilitatsanalyse limnischer Oekosysteme / A. H. Gnauck // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1979. – Bd. 7, Hf. 1. – S. 5–25.
20. Gnauck A. H. Stochastische Modelle / A. H. Gnauck // Ingenieuroekologie. – Jena, 1983. – S. 191–199.
21. Gnauck A. H. Strukturelle und funktionelle Aenderungen in aquatischen Oekosystemen / A. H. Gnauck // Kongress- und Tagungsberichte Martin-Luther-Univ. Halle. – Wittenberg, 1982. – S. 335–344.
22. Gnauck A. H. Zur matematischen Modellierung eines limnischen Oekosystemen / A. H. Gnauck // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1974. – Bd. 2. – S. 499–504.
23. Golterman H. L. Physiological Limnology / H. L. Golterman. – Amsterdam : Elsevier, 1975. – 490 p.
24. Jørgensen S. E. Fundamentals of Ecological Modelling / S. E. Jørgensen, G. Bendricchio. – 3d ed. – Amsterdam: Elsevier, 2001. – 530 p.
25. Köppers B.-O. Molecular Theory of Evolution. Outline of a Physico-Chemical Theory of the Origin of Life / B.-O. Köppers. – Berlin: Springer-Verlag, 1985. – 450 p.
26. Prigogine I. From Being to Becoming: Time and Complexity in the Physical Sciences / I. Prigogine. – San Francisco : W. H. Freeman & Co., 1980. – 272 p.
27. Prigogine I. Thermodynamics of evolution. I / I. Prigogine, G. Nicolas, A. Babloyantz // Physics Today. – 1972. – Vol. 23, N 11. – P. 23–28.
28. Schwoerbel J. Einführung in die Limnologie / J. Schwoerbel, H. Brendelberger. – 9 Auflage. – München : Elsevier, 2005. – 340 S.

29. Silow E. A. Application of hypercycles for lake ecosystems modelling / E. A. Silow // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – Vol. 1. – P. 306–308.

30. Silow E. A. The modelling of an aquatic community as hypercycle / E. A. Silow // European Conference on Ecological Modelling. Proceedings / The Fifth European Conference on Ecological Modelling – ECEM, 2005, Pushchino, Russia, September 19–23, 2005; edited by Alexander S. Komarov. – Pushchino : IPBPSS RAN, 2005. – P. 168–169.

31. Wetzel R. G. Limnology: Lake and River Ecosystems / R. G. Wetzel. – 3d ed. – London / Sydney / Tokyo : Academic Press, 2001. – 1006 p.

32. Wicken J. S. A thermodynamic theory of evolution / J. S. Wicken // J. of Theoretical Biology. – 1980. – Vol. 87. – P. 9–23.

33. Wünsch G. Systemtheorie / G. Wünsch. – Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1975. – 288 s.

The use of non-equilibrium thermodynamics methods for the analysis of ecological processes

E. A. Silow

Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. The application of non-equilibrium thermodynamics methods to model ecological processes is discussed. Two models of pelagic ecosystem are created with the use of hypercycles, widely applied for the description of autocatalytic reactions. System composed from two coupled hypercycles demonstrated auto-oscillations. The models proposed now can be applied for the theoretical analysis of idealized ecosystems behaviour, but more complex ones can simulate relatively simple natural pelagic communities.

Key words: ecosystem modeling, hypercycles, non-equilibrium thermodynamics, plankton.

*Зилов Евгений Анатольевич
Научно-исследовательский институт биологии при
Иркутском государственном университете
664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3
доктор биологических наук
старший научный сотрудник
тел. (395 2) 33–44–79, факс (395 2) 34–00–07
E-mail: eugenasilow@hotmail.com*

*Zilov Evgeni Anatolyevitch
Irkutsk State University
664003, Irkutsk, 3, Lenin St.
D. Sc. in Biology, senior research scientist,
Research Institute for Biology
phone: (3952) 33–44–79, fax: (3952) 34–00–07
E-mail: eugenasilow@hotmail.com*