

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОФИЗИКА – ВОЗМОЖНЫЕ ГОРИЗОНТЫ РАЗВИТИЯ Барцев С.И.^{1,2}, Дегерменджи А.Г.¹, Дегерменджи Н.Н.³, Салтыков М.Ю.^{1,2}, Сарангова А.Б.²

¹ Институт биофизики СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН

г. Красноярск, РФ; e-mail: BartsevSI@ibp.ru

² Сибирский федеральный университет

г. Красноярск, РФ

³ Красноярский государственный медицинский университет

г. Красноярск, РФ

Поступила в редакцию: 21.07.2021

Аннотация. В статье обсуждается специфика подхода экологической биофизики к исследованию экологических систем и земной биосферы в целом. Рассмотрены характерные для этого раздела биофизики проблемы и возможные подходы к их преодолению. В частности, проблема уникальности экологических систем может быть существенно ослаблена, если удастся разработать теорию экологического подобия. Проблема разнонаправленной зависимости устойчивости реальных экосистем и их моделей от количества входящих видов может быть снята путем перехода к моделям, так называемого, гибкого метаболизма. Необозримая сложность биосферы побуждает обращаться к концептуальным моделям, построенным по принципу наихудшего сценария, которые позволяют, хотя бы в общем виде, оценить действие и возможный вклад тех или иных механизмов в глобальную динамику.

Ключевые слова: экологическая биофизика, экосистема, аутостабилизация, биосфера.

Введение. Методы и подходы биофизики и экологической биофизики.

При знакомстве с термином "экологическая биофизика" может возникнуть естественный вопрос о том, какое отношение может иметь физика к экосистемам. Суть физического подхода к биологическим системам исчерпывающе выразил известный биофизик Н. Рашевский: "Мы начинаем с исследования в высшей степени **идеализированных систем**, которые могут не иметь никаких прямых аналогов в реальной природе... Тем не менее, именно этот подход применяли и всегда применяют в физике...". "...Физик занимается детальным математическим исследованием таких нереальных вещей, как "материальные точки", "абсолютно твердые тела", "идеальные жидкости" и т. п. **В природе подобных вещей не существует...**". "...Однако же физик не только изучает их, но и применяет свои выводы к *реальным вещам*. Все дело в том, что в известных пределах реальные вещи имеют свойства, общие с воображаемыми идеальными объектами!" [1].

Здесь Рашевский практически описал особенности мышления человека с фундаментальным физическим образованием, способ его работы с объектами живой природы. Биофизик отличается от биолога не применением физических теорий и физических приборов к исследованию живых систем, а тем, что он явно работает с **идеализированными системами, конструктами**. И в какой мере это удастся – в той же мере можно говорить о биофизическом подходе. На основе вышесказанного можно сформулировать рабочее определение биофизики: **"Биофизика – это наука, занимающаяся построением и исследованием идеализированных систем, моделирующих живое на различных уровнях его организации"**. Отсюда биофизические модели исходно должны быть предельно простыми, описывающими основные, сущностные свойства исследуемой системы. Тогда и модели экологической биофизики тоже должны быть достаточно простыми, описывающими ключевые механизмы, определяющие динамику экосистем, т.е. иметь **концептуальный** характер.

Перейдем к специфике теоретического исследования экологических систем. В отличие от молекулярной биофизики, где исследователи имеют дело с идентичными копиями ферментов, или клеточной биофизики, где у исследователей есть возможность работать с клеточными клонами, что обеспечивает воспроизводимость результатов экспериментов, каждый объект исследования экологической биофизики – экосистема – уникальна, т.е. единственна в своем роде. Эта уникальность экологических систем в сочетании с их сложностью приводят к тому, что необходимое требование естественнонаучного исследования – воспроизводимость результатов экспериментов и наблюдений – не может быть в полной мере выполнено. Тем самым уникальность экосистем порождает проблему обеспечения общенаучного базиса экологических исследований. Необходимо разработать приемы осознанной работы с уникальными системами, когда закономерности, выявленные на основе анализа результатов, полученных на одной уникальной системе, могут быть перенесены на другую уникальную систему.

Изучение уникальных систем предполагает отношение к ним, как к моделям друг друга. Содержательно задача здесь заключается в отработке формальных процедур, которые для любого выбранного свойства или функции системы могли бы устанавливать взаимно-однозначное соответствие между структурами подобных систем, обладающих данным свойством или функцией.

В исследовательском арсенале экологической биофизики помимо моделирования и полевых наблюдений имеются замкнутые по потоку вещества экспериментальные экологические системы, которые с практической точки зрения являются прототипами систем жизнеобеспечения космических миссий а, с фундаментальной, выступают, как простейшие модели земной биосферы. Эти модели в значительной мере соответствуют

ориентации экологической биофизики на концептуальные модели, которые здесь имеют материальное воплощение. Замкнутость по потоку вещества – это не экзотическое свойство экспериментальных замкнутых экологических систем – она является ключевым свойством земной биосферы [2]. Именно благодаря круговороту веществ, биосфера смогла просуществовать миллиарды лет. В то же время высокий уровень замкнутости по лимитирующим химическим элементам (азот, фосфор) характерен и для большинства локальных экосистем. На некоторые вопросы относительно будущего нашей биосферы вряд ли можно ответить, не прибегая к концептуальным математическим моделям. К вопросам предельной важности относится вопрос об устойчивости земной биосферы к нарастающему антропогенному воздействию.

Уникальность экосистем и экологическое подобие.

Как уже было отмечено выше уникальность, присущая экологической системе, приводит к тому, что необходимое требование научных исследований - воспроизводимость эксперимента - не может быть полностью удовлетворено при изучении экологических систем. Получение экспериментальных данных и интерпретация результатов всегда проводятся в рамках конкретного модельного представления системы. Поэтому, строго говоря, общее решение проблемы воспроизводимости экологических экспериментов и перенос полученных результатов в другие экосистемы стало бы возможным после разработки формальных процедур для установления подобия между моделями уникальных систем [3]. Принципиальная выполнимость формальной процедуры подобия была показана на примере очень абстрактной модели нейронной сети [4-6]. Введение понятий функциональной симметрии и функционально-инвариантных преобразований позволило показать, что структуры рассматриваемых нейронных сетей, выполняющие одну и ту же функцию, могут быть преобразованы друг в друга с помощью одного непрерывного и двух дискретных преобразований. В то время как дискретные преобразования тесно связаны со специфической организацией нейронных сетей, непрерывное преобразование, выполняемое инфинитезимальным оператором группы Ли, может применяться к моделям систем различной природы.

Процедуру применения локальной симметрии к уравнениям, описывающим экологическую систему, можно описать следующим образом. Критерий инвариантности системы уравнений $\Phi_k(x) = 0$ относительно группы, задаваемой инфинитезимальным оператором, имеет следующий вид:

$$\lambda_i \frac{\partial}{\partial x_i} \Phi_k(x) \Big|_M = 0, \quad k=1,2, \dots, S; \quad (S < N) \quad (1)$$

где M – это $(N - S)$ поверхность, задаваемая системой уравнений $\Phi_i(x) = 0$; λ_i – компонента вектора переноса, лежащего в плоскости касательной к поверхности M ; N – количество переменных; S – количество уравнений.

Рассмотрим подробнее процедуру поиска структур экосистем, сохраняющих заданное свойство, как инвариант. Пусть экосистема описывается системой уравнений общего вида: $\dot{X}_i = F_i(\vec{X}, \vec{a})$, где X_i – переменные системы; вектор a обозначает совокупность параметров системы уравнений. Если возникает задача поиска общих связей типа структура-функция, структура-свойство у различных экосистем, то требование совпадения решений систем дифференциальных уравнений (конкретных траекторий переменных экосистемы) представляется излишне жестким. Остановимся на отслеживании свойств стационарного состояния системы. Тогда система уравнений, задающих связь между параметрами системы и ее стационарным состоянием, имеет вид:

$$F_i(\vec{X}^*, \vec{a}) = 0. \quad (2)$$

Набор показателей, которые должны сохраняться неизменными при преобразованиях структуры системы (параметров $\{a_k\}$), задается следующей системой:

$$P_l(\vec{X}^*, \vec{a}) = const \quad (3)$$

где $l = 1, \dots, L$, и L – количество уравнений, описывающих набор показателей, которые должны сохраняться при преобразованиях структуры.

В качестве примера выберем в качестве инвариантных характеристик экологической модели набор собственных значений линеаризованной системы в окрестности стационарного состояния. Локальное преобразование, сохраняющее собственные значения в общем случае можно получить, применяя инфинитезимальный оператор к уравнениям на стационарные концентрации и к элементарным симметрическим функциям соответствующей степени. Для систем второго порядка этими функциями являются след и детерминант матрицы линейного приближения исследуемой модели. То есть для систем второго порядка неизменность одновременно и следа, и детерминанта матрицы означает неизменность собственных значений.

Поскольку для сложных нелинейных систем аналитическое вычисление стационарных состояний и собственных значений невозможно нужно применить инфинитезимальное преобразование не только к параметрам модели, но и стационарным значениям, рассматривая их как параметры. Применение критерия инвариантности (1) к системе уравнений (2) и (3) порождает систему уравнений, задающих инвариантное многообразие:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^N \lambda_j \frac{\partial F_i}{\partial X_j^*} + \sum_{k=1}^K \lambda_k \frac{\partial F_i}{\partial a_k} = 0, \\ \sum_{j=1}^N \lambda_j \frac{\partial P_l}{\partial X_j^*} + \sum_{k=1}^K \lambda_k \frac{\partial P_l}{\partial a_k} = 0 \end{cases} \quad (4)$$

где λ_i – компоненты вектора (малого по величине) переноса, сохраняющего неизменным выделенное свойство; N – количество переменных модели, а значит и количество уравнений (2); K – количество модельных параметров, которым разрешили меняться. Частные производные берутся в текущей стационарной точке и текущих значениях параметров модели.

Линейная система (4) состоит из $N+L$ уравнений и содержит $N+K$ переменных. Типичной является ситуация когда $K > L$, а система состоит из линейно независимых уравнений. В этом случае система имеет бесконечное множество нетривиальных решений, образующих базис размерностью $K-L$. То есть весь набор компонент вектора перемещений можно определить, произвольно задавая $K-L$ из них и вычисляя оставшиеся по формуле:

$$\lambda_m = f_m(\bar{X}^*, \bar{a}, \{\lambda_r\}), r = 1, \dots, K-L, \tag{5}$$

причем вид функций f_m можно определить всегда, в силу линейности системы (4).

Зная компоненты вектора малых приращений $\{\lambda_r\}$ можно организовать итерационный процесс, задавая желаемое направление изменения параметров. Эта итерационная процедура напоминает интегрирование систем обыкновенных дифференциальных уравнений, но применяемое по отношению к параметрам модели, а не к ее переменным. Процедура обеспечивает постепенное перемещение по инвариантному многообразию и формирование структур, сохраняющих выбранное свойство, в случае если такие структуры допустимы.

Продемонстрируем преобразование простой модели замкнутой экосистемы (6а) в еще более простую модель (6б) с сохранением собственных значений:

$$\begin{cases} \dot{X}_1 = a(A_0 - X_1 - X_2)X_1 - \frac{\mu X_1 X_2}{K + X_1} & \text{а)} \\ \dot{X}_2 = \frac{\mu X_1 X_2}{K + X_1} - mX_2 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \dot{X}_1 = a(A_0 - X_1 - X_2)X_1 - X_1 X_2 & \text{б)} \\ \dot{X}_2 = X_1 X_2 - mX_2 \end{cases} \tag{6}$$

Из якобиана этой системы (из-за громоздкости не приводится) формируем выражения для следа и детерминанта матрицы линейных приращений. Важно отметить, что мы не вычисляем аналитически стационарные значения, а рассматриваем их как параметры, т.е. эта процедура может приводить к громоздким выражениям, но технически всегда осуществима.

Далее нам нужно конкретизировать модель, т.е. подставить определенные значения параметров (допустим известные из наблюдений), а стационарные значения тоже подставляем из данных наблюдений (проверка согласованности модели) и/или рассчитываем их или некоторую их часть численно. Допустим, для исходной модели выбраны следующие значения параметров: $\bar{X}_1 = 0.5, \bar{X}_2 = 0.1, a = 0.5, A_0 = 1, \mu = 2, K = 0.5, m = 1$.

Собственные значения этой модели, вычисленные не для процедуры, а для контроля качества инвариантного преобразования равны: $\lambda_{1,2} = -0.0750 \pm 0.3455i$. Допустим, мы хотим упростить модель и убрать трофическую функцию вида Моно из модели, т.е. изменить структуру модели. Для этого, применяя итерационную процедуру устремим параметры μ и K к большим значениям, допустим к 300. В ходе этих превращений получаем: $\bar{X}_1 = 1.0, \bar{X}_2 = 0.11, a = 0.15, A_0 = 1.84, \mu = 300, K = 300, m = 1$.

При этом собственные значения полученной модели равны: $\lambda_{1,2} = -0.0748 \pm 0.3455i$. Незначительное расхождение величин собственных значений отражает несовершенство вычислительной итерационной процедуры. Большие значения параметров μ и K приводят к тому, что вкладом переменной в знаменателе формулы Моно можно пренебречь и вместо дробно-рациональной зависимости подставить произведение переменных. Тем самым мы построили структурно отличную модель, но подобную исходной по устойчивости к малым возмущениям. Вычислительное интегрирование системы показало, что поведение системы в окрестности особой точки не претерпевает заметных изменений, не говоря уже о сохранении типа особой точки – устойчивого фокуса.

Отметим, что подобие по равенству собственных значений является только примером. В качестве показателя подобия может быть выбрана любая величина, характеризующая важные для исследователя свойства экосистем. Конечно, предлагаемое преобразование подобия не всегда возможно. Например, нельзя было бы перевести нелинейную систему второго порядка, описывающую замкнутую экосистему с колебательным режимом, в линейную систему, поскольку в линейной системе второго порядка без запаздывания предельного цикла не бывает [7].

Специфика моделирования замкнутых экосистем и биосферы. Модели гибкого метаболизма.

В современных условиях роста антропогенного давления на экосистемы и биосферу огромное значение имеет обеспечение прогноза и управления природными экологическими системами. Близко к этой задаче примыкает задача создания искусственных биосфер – замкнутых экологических систем жизнеобеспечения (ЗЭСЖО) космического применения. Огромное значение в достижении перечисленных задач имеет оценка устойчивости реальных экосистем. При этом, поскольку достоверную оценку устойчивости конкретной экосистемы можно получить только в экспериментах, приводящих к разрушению этой экосистемы, то очевидно, что экспериментальный подход бесполезен для достижения заявленной цели. Единственный способ оценки устойчивости экосистем – построение и исследование их теоретических моделей. Однако модельный подход к оценке устойчивости реальных экосистем сталкивается с рядом препятствий.

Одним из важнейших препятствий является противоположный ход зависимостей устойчивости экосистемы от числа входящих в нее видов в случае реальных экосистем и их классических математических моделей. Действительно, с одной стороны, в традиционных моделях экосистем при увеличении количества взаимодействующих видов уменьшается область устойчивости в пространстве параметров модели [8]. Кроме того, существует принцип конкурентного исключения Гаузе, гласящий, что число стационарно существующих на одном трофическом уровне видов не может превышать числа доступных им питательных субстратов [9]. В дальнейшем принцип конкурентного исключения был расширен. Показана возможность сосуществования нескольких видов на одном питательном субстрате, если их число не превышает количество плотностнозависимых контролирующих рост факторов (ПКРФ) в системе [10].

При поиске критерия сосуществования видов было открыто существенное парадоксальное свойство ПКРФ - **аутостабилизация**, заключающееся в независимости или малой изменчивости стационарных значений ПКРФ внутри системы (в культиваторе) при вариабельности их входных потоков [10]. В основе этого эффекта лежит механизм обратных метаболических связей отдельных видов микробного сообщества между собой, реализуемых через конкретные биохимические факторы среды – ПКРФ. Мерой независимости фоновой концентрации ПКРФ от входной (т.е. мерой аутостабилизации) служат коэффициенты чувствительности (K_j): $K_j \equiv \partial A_j / \partial A_j^0$. На большом числе экспериментов доказано, что эффект аутостабилизации присущ процессам периодического и непрерывного культивирования микроорганизмов, взаимодействующим популяциям одного трофического уровня, взаимодействиям "хищник-жертва" и некоторым водным экосистемам.

Доказана теорема [11], что сумма K_j по всем ПКРФ в точности равна **целому** (!) числу, которое есть разность числа ПКРФ (n) и числа сосуществующих популяций (m), т.е.

$$\sum_{j=1}^n \partial A_j / \partial A_j^0 = n - m \quad (7).$$

Доказано [11] следствие этой теоремы о «целочисленности» изменения стационарных уровней биомасс: $\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ji} \partial X_i / \partial A_j^0 = -n$. Эта теорема получила название «теорема квантования», поскольку сумма коэффициентов чувствительности K_j может меняться лишь **дискретно и целочисленно**.

Экспериментальная проверка этого утверждения на двух видовой дрожжевой системе показала ее полную справедливость. Теорема открывает путь к экспериментальному определению числа сосуществующих микробных популяций, не отличимых морфологически. Теорема квантования представляет собой редкий случай теоретически точно выведенного инварианта или "закона экологии" для целой экосистемы, полученного для сообщества, связанного достаточно общей и сложной сетью "плотностнозависимых" взаимодействий.

В то же время экспериментальные данные свидетельствуют, что в природных экосистемах принцип конкурентного исключения может не соблюдаться. Наиболее известный пример нарушения принципа конкурентного исключения – парадокс планктона, заключающийся в сосуществовании нескольких видов планктона, питающихся одним питательным субстратом [12]. Данное явление наблюдается не только в водных, но и в наземных экосистемах [13]. Возрастание устойчивости реальных экосистем с увеличением числа входящих в нее видов является типичным [14-17]. Это расхождение в зависимости устойчивости реальных экосистем и их моделей от численности видов является проблемой принципиальной важности, без разрешения которой нельзя ставить вопрос о практическом использовании моделей.

В дополнение к вышеперечисленным претензиям к традиционным математическим моделям экосистем, еще одной проблемой является их неспособность описывать замкнутые экологические системы [18]. Проиллюстрируем это ограничение на примере простой модели ЗЭС. В соответствии с задачей в дальнейшем будет рассматриваться только стационарное состояние ЗЭС:

$$\begin{cases} \dot{X}_i = \alpha_{ii} V_i - \sum_{j=1}^N \alpha_{ij} V_j \equiv 0 \\ \dot{S}_k = \sum_{l=1}^N \alpha_{kl} V_l - \sum_{r=1}^N \alpha_{kr} V_r \equiv 0 \end{cases} \quad \text{или} \quad \mathbf{A} \vec{V} = 0 \quad (8)$$

где $V_i = f_i(\vec{X}^*, \vec{S}^*) X_i^*$ и звездочкой помечены стационарные значения переменных ЗЭС. где скорости процессов трансформации веществ на единицу биомассы обозначены как $f_i(\vec{X}, \vec{S})$; N - количество видов; X_i - обозначают биомассу продуцентов и консументов; α_{ii} - равен экономическому коэффициенту по приросту биомассы.

Тем самым у нас имеется набор переменных V_i , количество которых равно числу видов N , существующих в замкнутой системе плюс 1. Кроме того, количество уравнений системы равно количеству видов N плюс количество биогенов M , участвующих в круговороте. В то же время количество независимых уравнений на два меньше числа уравнений, вследствие закона сохранения и нормировки. Нетривиальное решение возможно если ранг матрицы \mathbf{A} меньше числа переменных, т.е. $N+1 > N+M-2$ или $M < 3$.

Можно сделать вывод, что причина нереализуемости стационарного состояния ЗЭС заключается в несогласованности фиксированных стехиометрических коэффициентов. Традиционные экологические модели типа Лотки-Вольтерра аналогичны моделям химических реакций в смысле использования постоянных стехиометрических коэффициентов. Такие модели можно назвать моделями с жестким метаболизмом – ЖМ-моделями. Пока учитывается только один биоген и переменные выражены в единицах массы лимитирующего

химического элемента (например, фосфорные или азотные единицы [7], принципиальных проблем нет. Однако в замкнутых условиях мы должны учитывать превращения всех задействованных химических соединений, чтобы предотвратить образование тупиков. Отсюда следует, что необходимо перейти к моделям, основанным на гипотезе о лабильности стехиометрических коэффициентов и которые могут быть названы моделями с гибким метаболизмом [19-22] – ГМ-моделями.

Мы можем привести один из самых простых примеров модификации ЖМ-модели в ГМ-модель. Рассмотрим модель простой замкнутой экосистемы с двумя трофическими уровнями – продуцентами и консументами (6а), где для простоты разложение мертвых консументов считается быстрым по сравнению с темпами роста организмов.

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \left(V_1 B - \frac{\mu_0 y}{K + x_1 + x_2} \right) x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \left(V_2 B - \frac{\mu_0 y}{K + x_1 + x_2} \right) x_2 \\ \frac{dy}{dt} &= \left(\sum_{i=1}^2 \frac{\mu_0 x_i}{K + x_1 + x_2} - k_d \right) y \\ B &= B_0 - x_1 - x_2 - y \end{aligned} \right. \quad \text{a) } \Rightarrow \quad \left\{ \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \left(V_1 B - \frac{\mu_0 y}{K + x_1 + x_2} \left(\frac{x_1}{x_1 + x_2} \right) \right) x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \left(V_2 B_0 - \frac{\mu_0 y}{K + x_1 + x_2} \left(\frac{x_2}{x_1 + x_2} \right) \right) x_2 \\ \frac{dy}{dt} &= \left(\sum_{i=1}^2 \frac{\mu_0 x_i}{K + x_1 + x_2} \left(\frac{x_i}{x_1 + x_2} \right) - k_d \right) y \\ B &= B_0 - x_1 - x_2 - y \end{aligned} \right. \quad \text{b) } \quad (9ab)$$

где x_i – продуценты; y – консумент; V_i – удельная скорость роста продуцента; B_0 – общее количество лимитирующего элемента в системе; μ_0 – максимальная удельная скорость поедания продуцента консументом; K – константа Моно; k_d – константа отмирания.

Простейшая модификация ЖМ-модели (6b) называется условно «Жадный хищник» и представляет собой исходную модель, в которой хищник потребляет преимущественно ту жертву, численность которой выше. Это можно интерпретировать, как некоторый принцип экономии – вероятность поймать жертву выше в тех местах, где больше ее численность. При тех же значениях параметров ГМ-модель демонстрирует кардинально отличающееся поведение. Качественно, и в какой-то мере количественно, различие в устойчивости модели можно видеть на параметрическом портрете системы (рис. 1), полученном прямым счетом.

Другая ГМ-модель в которой потребление того или иного субстрата с определенным стехиометрическим соотношением биогенов определяется наполненностью внутренних пулов биогенов (не приведена из-за громоздкости) позволяет моделировать замкнутые экосистемы с произвольным количеством учитываемых биогенов. Резюмируя можно утверждать, что экологические модели с гибким метаболизмом с одной стороны, предлагают возможное разрешение парадокса планктона и обеспечивают соответствие между реальными и модельными зависимостями устойчивости экосистем от количества видов, а с другой, могут быть использованы для моделирования замкнутых экологических систем.

Минимальная модель биосферы. Принцип наихудшего сценария.

На фоне продолжающихся споров о реальности глобального потепления и о его антропогенной природе появляются работы, из которых следует, что наблюдаемые сейчас глобальные тренды направлены в противоположную сторону от ожидаемых по естественной динамике климата [23]. Отмечено, что за последние 2000 лет только в двадцатом и двадцать первом веках наблюдается беспрецедентное когерентное (98% регионов земного шара) повышение глобальной температуры [24]. Обсуждается возможность резкого переключения системы «биосфера-климат» (СБК) в другое вероятнее всего более горячее состояние [25-27]. Однако следует отметить, что возможность такого переключения и возможные его механизмы были рассмотрены в ИБФ СО РАН 15 лет назад [28] на примере малоразмерных концептуальных моделей биосферы, а практическое обоснование

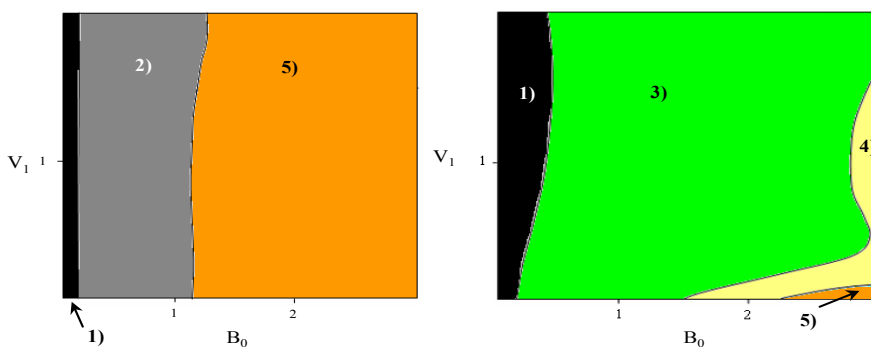


Рисунок 1. Параметрические портреты ЖМ (слева) и ГМ (справа) моделей при значениях параметров: $V_2=1.5$, $\mu_0=2$, $K=0.5$, $k_d=0.5$. Области параметрического портрета: 1 – полное вымирание; 2 – частичное отмирание; 3 – устойчивое стационарное сосуществование; 4 – сосуществование с колебаниями численности; 5 – частичное отмирание с колебаниями численности

построения таких моделей под названием «Принцип наихудшего сценария» было сформулировано в 2008 году [29].

Важно отметить, что любые вычисленные сценарии биосферной динамики могут быть только вероятностными. Причина заключается в том, что оценки почти всех параметров биосферы и климата имеют приближенный характер. Так, например, оценки количества углерода в атмосфере варьируют от 600 до 760 Гт; в биомассе - от 500 до 850 Гт; в почве - от 1080 до 2000 Гт, первичная продукция фотосинтеза варьирует в диапазоне 110-120 ГтС/год ([30-32]). Наиболее вероятное значение одного из важнейших параметров системы "биосфера-климат" - чувствительности климата, равного повышению глобальной температуры при удвоении атмосферной концентрации CO_2 равно 4.5°C (IPCC, Climate Change, 2007), однако по некоторым оценкам этот параметр может достигать 11°C ([33]). По это причине можно говорить о целом **веере** возможных вариантов динамики системы "биосфера-климат".

И тогда возникает вопрос, а на какой сценарий ориентироваться лицам принимающим решения, если забота о будущем земной биосферы и людей, живущих в ней, будет воплощаться не в словах, а в делах. Предполагается, что в отношении глобального потепления нужно поступать по аналогии с отношением человека к признакам возгорания – определить **наихудший сценарий** и оценить условия его осуществления при неблагоприятных условиях. Согласно **принципу наихудшего сценария** в случае неопределенности в оценке параметров мы должны выбирать наихудшее сочетание значений этих параметров, остающихся, тем не менее, внутри доверительных интервалов. Кроме того, если есть сомнения в эффективности того или иного природного компенсирующего негативную динамику механизма, то мы должны игнорировать этот механизм в создаваемых моделях. Тем самым последовательное применение принципа наихудшего сценария имеет своим результатом построение упрощенных моделей.

Поскольку СБК принципиально нелинейная система, то с точки зрения наихудшего сценария особое внимание нужно обращать на систему обратных связей, в первую очередь положительных, и на цепочки отрицательных обратных связей с четным количеством этих связей. Именно при наличии обратных связей возможны самые катастрофические сценарии – запуск глобальных самоускоряющихся процессов.

Даже предварительный, из общих соображений, анализ системы "биосфера-климат" на предмет наличия обратных связей приводит к следующей, достаточно сложной картине взаимодействий между главными процессами и событиями (рис. 2). Из рисунка видно, что даже на этом уровне моделирование столь сложной системы представляет собой нетривиальную задачу.

Продолжая следовать принципу наихудшего сценария, выделим обратные связи, имеющие самые малые характерные времена, т.е. способные вызвать быстрые изменения в СБК. Один из ключевых механизмов взаимодействий биосфера - климат - это положительная обратная связь "температура - концентрация двуокиси углерода". Повышение атмосферной концентрации CO_2 вызывает вследствие парникового эффекта повышение приземной температуры, которое, в свою очередь, может вести к увеличению почвенного дыхания и выделению большего количества CO_2 – это первая быстрая обратная связь.

В то же время, вопрос температурной зависимости почвенного дыхания является достаточно сложным. В некоторых исследованиях сообщалось, что повышение почвенной температуры не вызывает никакого увеличения эмиссии CO_2 из почвы [34,35]. С другой стороны, имеются исследования, которые доказывают положительную температурную зависимость почвенного дыхания [36-38]. Более того почва иногда может демонстрировать почти пороговую реакцию на повышение температуры [39]. В соответствии с принципом наихудшего сценария был выбран пессимистичный вариант. Вторая петля обратной связи включает уменьшение

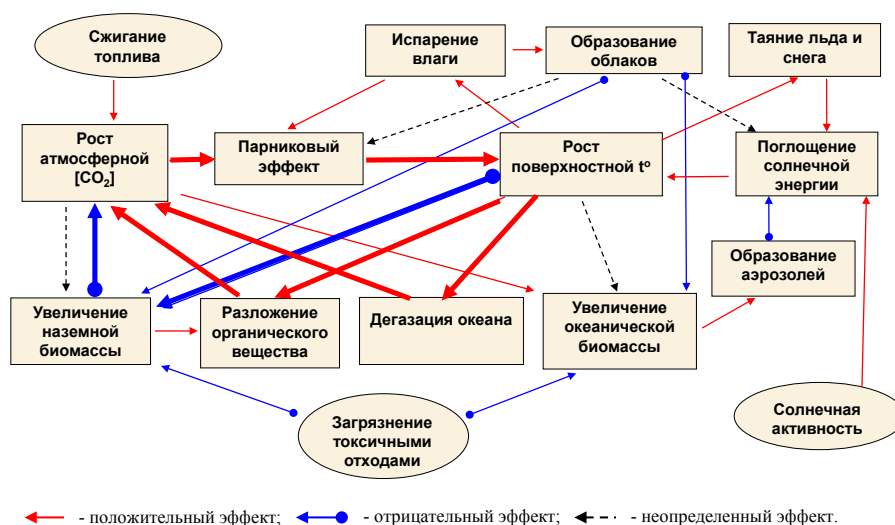


Рисунок 2. Диаграмма наиболее очевидных обратных связей в системе биосфера-климат. Толстыми стрелками выделены самые быстрые обратные связи и достоверная обратная связь через океан

скорости фотосинтеза наземных растений вследствие смещения температуры от оптимального для растений значения и как следствие, уменьшение в потреблении атмосферного CO₂, что приводит к его дальнейшему росту и в конечном счете дальнейшему повышению температуры.

В то же время для долговременного прогноза нельзя игнорировать вклад океана в глобальную динамику углерода. Принцип наихудшего сценария оправдывает игнорирование возможных компенсаторных механизмов, но он не дает оснований для игнорирования тех механизмов, чей компенсаторный эффект не вызывает сомнений, по крайней мере на современном уровне знаний. Таким физическим явлением является падение растворимости газа в жидкости при повышении температуры. Поскольку нас интересуют прежде всего обратные связи с малым характерным временем реакции, то растворимость CO₂ в океане нужно учитывать только в водах над термоклинном, поскольку обмен между водами над термоклинном и глубинными слоями океана является достаточно медленным.

Поскольку модель имеет нулевую размерность то важнейший параметр – температура может быть только усредненной. Такой показатель существует, это среднегодовая глобальная приповерхностная температура, близкая в настоящее время к 15°C. В модели предполагается, что глобальные изменения среднегодовой температуры ведут к такому же изменению в местной температуре. Кроме того, поскольку фотосинтез и почвенное дыхание зависят от температуры атмосферы и относительно тонкого слоя земной поверхности, то это дает основания не учитывать в базовой модели температурную инерцию системы.

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = S(Y, T(A)) + C_{a_up} BM_{out}(A) - P(X, A, T(A)) - C_{a_down} AM_{in}(A) + e(t) \\ \frac{dX}{dt} = P(X, A, T(A)) - D(X) \\ \frac{dY}{dt} = D(X) - S(Y, T(A)) \\ \frac{dB}{dt} = C_{a_down} AM_{in}(A) - C_{a_up} BM_{out}(A) \end{cases}
 \begin{cases} P(X, A, T(A)) = v_p (X_{max} - X) f_p(T(A)) \frac{A}{K_A + A} \\ D(X) = v_d X \quad S(Y, T(A)) = v_s f_s(T(A)) Y \\ T(A) = T_0 + \Delta T \log_2 \left(\frac{A}{A_0} \right) \\ f_i(T) = \begin{cases} T^d (T_{max} - T) & T < T_0 \\ 0 & T_0 < T < T_{max} \\ 0 & T > T_{max} \end{cases} \\ M_{in}(A) = e^{-0.03(T_0 - T(A))} \quad M_{out}(A) = e^{-0.03(T(A) - T_0)} \end{cases} \quad (10)$$

где A – углерод в атмосфере; X – углерод в биомассе наземных растений; Y – углерод в органике почвы; B – углерод в верхних слоях океана; $T(A)$ – глобальная поверхностная температура; ΔT – равновесное приращение температуры при удвоении концентрации углекислого газа в атмосфере; $p(X, A, T(A))$ – функция скорости прироста биомассы; $e(t)$ – антропогенная эмиссия CO₂; T_0 – начальная температура почвы; X_{max} – предельное количество биомассы, зависящее от предельной допустимой плотности растительного покрытия (ГтС) ($X_{max} = X_0 G$, где X_0 - количество наземной биомассы растений в конце 1950-х, G – коэффициент, характеризующий возможность растений увеличить количество биомассы); v_i – масштабные множители.

Различные оценки углеродного пула в атмосфере и наземных компартментах и потоков между ними представлены в литературе [30-32,40]. В соответствии с принципом наихудшего сценария были выбраны следующие значения параметров модели: начальное количество углерода в растительной биомассе – 850 ГтС и в неживой органике – 1100 ГтС. Параметр K_A выбран равным 900 ГтС на основе экспериментальных данных [41,42]. Эмпирическая зависимость роста среднегодовой глобально приповерхностной температуры от концентрации CO₂ была взята из опубликованных данных [43].

Масштабные множители подбираются таким образом, чтобы скорость роста биомассы и интенсивность почвенного дыхания должны быть равны ранее опубликованной оценке в 55 ГтС/г. Причем в отсутствие антропогенного потока CO₂ модель находится в стационарном состоянии с параметрами, соответствующими глобальным значениям конца 1950-х. Коэффициенты, описывающие поглощение и испускание углекислого газа в зависимости от температуры, а в конечном счете от концентрации CO₂, получены путем эмпирической аппроксимации данных по концентрации CO₂ в воде при различной температуре [30]. Остальные параметры модели подстраивались с помощью фитинга. Данные по температуре взяты на <https://climexp.knmi.nl/>, данные по газам – <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/>, по эмиссии углекислого газа – <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/carbontracker/>.

Вычислительные эксперименты с моделью выявили наличие так называемой «даты необратимости», обозначающей момент времени, когда запускаются самоподдерживающиеся катастрофические процессы, которые невозможно остановить даже полным прекращением сжигания ископаемых топлив. Примеры глобальной динамики основных переменных при различных значениях чувствительности климата приведены на Рис.3. Резкие изломы на кривой, описывающей изменения температуры, однозначно определяемой концентрацией углекислого газа, соответствуют моменту полного прекращения эмиссии парниковых газов – нереализуемая в действительности возможность, но очень полезная для иллюстрации свойств модели. Можно видеть, что с ростом чувствительности климата эффект роста концентрации CO₂ становится все более заметным, а восстановление системы после прекращения эмиссии занимает больше времени. Для приведенных примеров с ΔT равной 2 и 4.5 °C сжигание топлив продолжалось до 2125 года и не привело к запуску необратимых изменений, однако при 6 °C необратимые изменения начинаются с 2073 года.

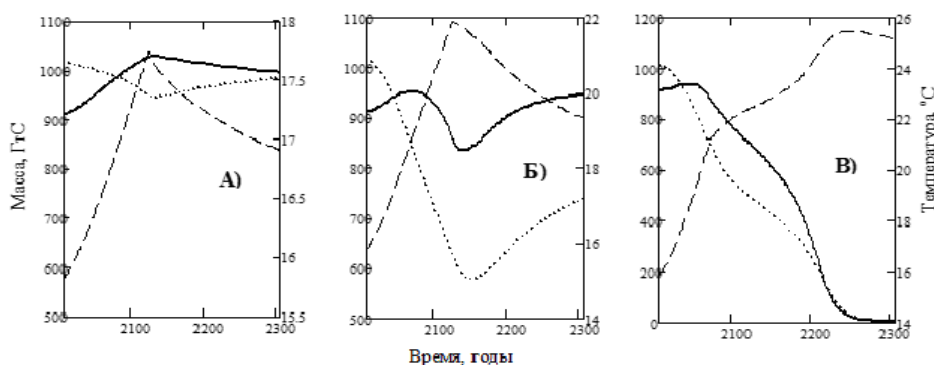


Рисунок 3. Варианты сценариев развития биосферы при различных значениях чувствительности климата ΔT . Графики соответствуют следующим значениям ΔT : (А) – 2°C; (Б) – 4.5°C; (В) – 6°C. В последнем случае дата необратимости (В) – 2073 г. На графике сплошная линия описывает динамику биомассы, пунктирная – мертвого органического вещества, штриховая – изменение температуры

В рассмотренной модели были учтены всего три из огромного числа положительных и цепочек из четного числа отрицательных обратных связей. Не исключено, что при расширении списка анализируемых обратных связей, дата необратимости может существенно приблизиться к нашим дням.

Заключение.

1. Как можно видеть из приведенных примеров, экологическая биофизика имеет общую методологическую базу с биофизикой, т.е. преимущественно использует предельно идеализированные описания, на основе которых строятся максимально простые, концептуальные модели. Но сами объекты исследования – экосистемы и биосфера в целом обладают рядом свойств, которые резко усложняют их исследование.

2. К этим свойствам нужно отнести принципиальную уникальность каждой экосистемы и невозможность проведения с ними «острых» экспериментов, «индивидуализм» каждого компонента экосистемы, который, например, в отличие от согласованной работы клеток многоклеточного организма, «тянет одеяло на себя», что приводит к почти постоянной конкуренции и сложным эволюционным путям, существенная нелинейность самих компонентов и связей между ними, порождающая сложную динамику и, наконец, принципиальная зависимость от небиологических условий внешней среды, т.е. погоды и климата, которые сами проявляют сложную динамику и, в то же время, демонстрируют зависимость от глобального и локального состояния биосферы.

Все это приводит к тому, что мы вынуждены при изучении экосистем и биосферы применять различные концептуальные модели, отражающие какое-то одно свойство объекта или небольшое их число. Для получения общезначимых экологических результатов обязательно нужно прописывать условия подобия, формализующие сходство между уникальными экосистемами. Разработка технологии подобизации экологических систем позволила бы дополнить арсенал экологии настоящим экспериментом, осуществляемым на искусственных экосистемах. Поскольку взаимодействие между всеми организмами в принципе возможно только на основе единой биохимической базы, то простраивание сквозных связей между биохимией и физиологией организмов и их экологической ролью, выражаемое в частности, и через стехиометрические ограничения представляется необходимым для максимально адекватного описания экосистем.

Этот, далеко не полный перечень задач и направлений дает, тем не менее, представление о богатстве перспектив дальнейшего развития экологической биофизики.

Список литературы/References:

1. Моровиц Г. *Исторический очерк. Теоретическая и математическая биология*. М.: Мир, 1968, с. 34-48. [Morowitz G. *Historical sketch. Theoretical and mathematical biology*. М.: Mir, 1968, pp. 34-48. (In Russ.)]
2. Вернадский В.И. *Биосфера и ноосфера*. Айрис-пресс, 2012, 576 с. [Vernadsky V.I. *Biosphere and noosphere*. Iris press, 2012, 576 p. (In Russ.)]
3. Degermendzhi A.G. *New directions in biophysical ecology. Chapter 14 Ch 10. In: Global Climatology and Ecodynamics: Anthropogenic Changes to Planet Earth* (Springer Praxis Books/Environmental Sciences), 2009, pp. 379-396.
4. Барцев С.И., Барцева О.Д. Симметрии структуры и эквифинальность эволюционных исходов в простых нейросетевых моделях. *ДАН*, 2002, т. 386, № 1, с. 114-117. [Bartsev S.I., Bartseva O.D. Structure symmetries and equifinality of evolutionary outcomes in simple neural network models. *DAN*, 2002, vol. 386, no. 1, pp. 114-117. (In Russ.)]
5. Барцев С.И., Барцева О.Д. Функционально-инвариантный подход к проблеме уникальности биологических систем: простая нейросетевая модель. *ДАН*, 2005, т. 405, № 4, с. 1-4. [Bartsev S.I., Bartseva O.D. Functionally invariant approach to the problem of the uniqueness of biological systems: a simple neural network model. *DAN*, 2005, vol. 405, no. 4, pp. 1-4. (In Russ.)]
6. Барцев С.И., Барцева О.Д. *Эвристические нейросетевые модели в биофизике: приложение к проблеме структурно-функционального соответствия*. Красноярск: Сибирский федеральный ун-т, 2010, 115 с.

- [Bartsev S.I., Bartseva O.D. *Heuristic neural network models in biophysics: application to the problem of structural and functional correspondence*. Krasnoyarsk: Siberian Federal University, 2010, 115 p. (In Russ.)]
7. Свиричев Ю.М. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*. М.: Наука, 1987, 386 с. [Svirezhev Yu.M. *Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology*. Moscow: Nauka, 1987, 386 p. (In Russ.)]
 8. Адамович В.В., Дегерменджи А.Г. Статистические закономерности организации маловидовых стационарных сообществ микроорганизмов. *Ж. Общей биологии*, 1985, т. XLVI, № 4, с. 527-532. [Adamovich V.V., Degermendzhi A.G. Statistical regularities of the organization of small-species stationary communities of microorganisms. *J. General Biology*, 1985, vol. XLVI, no. 4, pp. 527-532. (In Russ.)]
 9. Дегерменджи А.Г., Абакумов А.И. Принцип конкурентного исключения в двухвидовом сообществе с одним метаболическим фактором регуляции. *ДАН*, 2018, т. 480, № 4, с. 495-498. [Degermendzhi A.G., Abakumov A.I. The principle of competitive exclusion in a two-species community with one metabolic regulation factor. *DAN*, 2018, vol. 480, no. 4, pp. 495-498. (In Russ.)]
 10. Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н. *Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах*. Новосибирск: Наука, 1979, 141 с. [Degermendzhi A.G., Pechurkin N.S., Shkidchenko A.N. *Autostabilization of factors that control growth in biological systems*. Novosibirsk: Science, 1979, 141 p. (In Russ.)]
 11. Адамович В.А., Терсков И.А., Дегерменджи А.Г. Эффект ауто стабилизации контролирующих рост факторов и взаимодействия в сообществе. *ДАН*, 1987, т. 235, № 5, с. 1236-1239. [Adamovich V.A., Terskov I.A., Degermendzhi A.G. The effect of self-stabilizing growth control factors and interactions in the community. *DAN*, 1987, vol. 235, no. 5, pp. 1236-1239. (In Russ.)]
 12. Hutchinson G.E. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 1961, vol. 95, no. 882, pp. 137-145.
 13. Levine J.M., HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 2009, vol. 461, pp. 254-257.
 14. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978, 352 с. [Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. *Sustainability of biological communities*. М.: Nauka, 1978, 352 p. (In Russ.)]
 15. Winemiller K.O. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.*, 1990, vol. 60, pp. 331-367.
 16. Polis G.A. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *The American Naturalist*, 1991, vol. 138, pp. 123-155.
 17. Ives A.R., Carpenter S.R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, vol. 317, pp. 58-62.
 18. Bartsev S.I. Stoichiometric constraints and complete closure of long-term life support systems. *Adv Space Res.*, 2004, vol. 34, no. 7, pp. 1509-1516.
 19. Салтыков М.Ю., Барцев С.И., Ланкин Ю.П. Зависимость устойчивости моделей замкнутых экосистем от числа видов. *Журнал СВУ серия «Биология 2»*, 2011, № 4, с. 197-208. [Saltykov M.Yu., Bartsev S.I., Lankin Yu.P. Dependence of the stability of models of closed ecosystems on the number of species. *SibFU journal series "Biology 2"*, 2011, no. 4, pp. 197-208. (In Russ.)]
 20. Saltykov M.Yu., Bartsev S.I., Lankin Yu.P. Stability of CELSS models as dependent upon the properties of metabolism of the described species. *Adv. Space Res.*, 2012, vol. 49, no. 2, pp. 229-223.
 21. Saltykov M.Yu., Bartsev S.I. Developing of discrimination experiment to find most adequate model of plant's multi-nutrient functional response. IOP Conf. Series: Materials Science and Engineering, 2017, vol. 173, p. 012017. doi: 10.1088/1757-899X/173/1/012017
 22. Bartsev S.I., Degermendzhi A.G., Sarangova A.B. Closure of Earth's Biosphere: Evolution and Current State. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2019 vol. 12, no. 3, pp. 337-347.
 23. Marcott S.A., Shakun J.D., Clark P.U., Mix A.C. A Reconstruction of Regional and Global Temperature for the Past 11,300 Years. *Science*, 2013, vol. 339, pp. 1198-1201.
 24. Neukom R., Steiger N., Gómez-Navarro J.J., Wang J., Werner J.P. No evidence for globally coherent warm and cold periods over the preindustrial Common Era. *Nature*, 2019, vol. 571, pp. 550-572.
 25. Drijfhout S. et al. Catalogue of abrupt shifts in Intergovernmental Panel on Climate Change climate models. *PNAS*, 2015, vol. 112, no. 43, pp. E5777-E5786.
 26. Lenton T.M. et al. Climate tipping points—Too risky to bet against. *Nature*, 2019, vol. 575, pp. 592-595.
 27. Steffen W. et al. Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *PNAS*, 2018, vol. 115, no. 33, pp. 8252-8259.
 28. Барцев С.И., Дегерменджи А.Г., Ерохин Д.В. Глобальная минимальная модель многолетней динамики углерода в биосфере. *ДАН*, 2005, т. 401, № 2, с. 233-237. [Bartsev S.I., Degermendzhi A.G., Erokhin D.V. Global minimum model of long-term dynamics of carbon in the biosphere. *DAN*, 2005, vol. 401, no. 2, pp. 233-237. (In Russ.)]
 29. Bartsev S.I., Degermendzhi A.G., Erokhin D.V. Principle of the worst scenario in the modelling past and future of biosphere dynamics. *Ecological Modelling*, 2008, vol. 216, no. 2, pp. 160-171.
 30. Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф. *Моделирование глобального круговорота углерода*. М.: Физматлит, 2004, 336 с. [Kondratyev K.Ya., Krapivin V.F. *Modeling the global carbon cycle*. Moscow: Fizmatlit, 2004, 336 p. (In Russ.)]
 31. IPCC, 2001. *Climate Change. 2001: Scientific aspects*, UNEP, 881 p.

32. Brovkin V., Sitch S., Bloh von W., Claussen M., Bauer E., Cramer W. Role of land cover changes for atmospheric CO₂ increase and climate change during the last 150 years. *Glob. Change Biol.*, 2004, vol. 10, pp. 1253-1266.
33. Stainforth D.A., Aina T., Christensen C. et al. Uncertainty in predictions of the climate response to rising levels of greenhouse gases. *Nature*, 2005, vol. 433, pp. 403-406.
34. Fitter A.H., Self G.K., Brown T.K., Bogie D.S., Graves J.D., Benham D., Ineson P. Root production and turnover in an upland grassland subjected to artificial soil warming respond to radiation flux and nutrients, not temperature. *Oecologia*, 1999, vol. 120, pp. 575-581.
35. Liski J., Ilvesniemi H., Makela A., Westman C.J. CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated - The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambio*, 1999, vol. 28, pp. 171-174.
36. Rochette P., Angers D.A., Flanagan L.B. Maize Residue Decomposition Measurement Using Soil Surface Carbon Dioxide Fluxes and Natural Abundance of Carbon-13. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, vol. 63, pp. 1385-1396.
37. Risk D., Kellman L., Beltrami H. Carbon dioxide in soil profiles: Production and temperature dependence. *Geophysical Research Letters*, 2002, vol. 29, no. 6, pp. 111-114.
38. Piao S., Ciais P., Friedlingstein P. et al. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 2008, vol. 451, pp. 49-52.
39. Wang G., Li F., Peng Y. et al. Responses of soil respiration to experimental warming in an alpine steppe on the Tibetan Plateau. *Environ. Res. Lett.*, 2019, vol. 14, p. 10.
40. Brovkin V. Climate-vegetation interaction. *J. Phys. IV France*, 2002, vol. 12, pp. 52-57.
41. Pritchard S.G., Davis M.A., Mitchell R.J., Prior A.S., Boykin D.L., Rogers H.H., Runion G.B. Root dynamics in an artificially constructed regenerating longleaf pine ecosystem are affected by atmospheric CO₂ enrichment. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, vol. 46, pp. 35-69.
42. Morgan J.A., LeCain D.R., Mosier A.R., Milchunas D.G. Elevated CO₂ enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C3 and C4 grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biol.*, 2001, vol. 7, pp. 451-466.
43. Gifford R.M. *Implications of CO₂ effects on vegetation for the global carbon budget*. In: *The global carbon cycle* (ed. M. Heimann). Springer-Verlag, Berlin, 1993, pp. 159-199.

ECOLOGICAL BIOPHYSICS - POSSIBLE HORIZONS OF DEVELOPMENT

Bartsev S.I.^{1,2}, Degermendzhi A.G.¹, Degermendzhi N.N.³, Saltykov M.Yu.^{1,2}, Sarangova A.B.²

¹ Institute of Biophysics SB RAS, Federal Research Center KSC SB RAS

Krasnoyarsk, Russia; e-mail: BartsevSI@ibp.ru

² Siberian Federal University

Krasnoyarsk, Russia

³ Krasnoyarsk State Medical University.

Krasnoyarsk, Russia

Abstract. The paper discusses the specificity of the approach of ecological biophysics to the study of ecological systems and the Earth's biosphere in general. The problems typical for this section of biophysics and possible approaches to their overcoming are considered. In particular, the problem of the uniqueness of ecological systems can be significantly weakened if it is possible to develop a theory of ecological similarity. The problem of the multidirectional dependence of the stability of real ecosystems and their models on the number of incoming species can be removed by switching to the models of the so-called flexible metabolism. The immense complexity of the biosphere prompts one to turn to conceptual models based on the principle of the worst-case scenario, which allow, at least in general terms, to assess the action and possible contribution of certain mechanisms to global dynamics.

Key words: *ecological biophysics, ecosystem, autostabilization, biosphere.*