

Часть 3 Системный анализ и моделирование в экологии

Лекция 11 Системный подход к моделированию экологических систем

Экология - развивающаяся междисциплинарная область знаний, включающая представления практически всех наук о взаимодействиях живых организмов, включая человека, с окружающей средой. До середины 20 века экология представляла собой одну из биологических дисциплин, а именно, науку о взаимодействии организмов с окружающей средой. Современная экология наряду с этим включает в себя науку и практические методы контроля за состоянием окружающей среды - мониторинг, охрану окружающей среды, учение о биогеоценозах и абиологических воздействиях на природные экосистемы, эколого-экономические и эколого-социальные аспекты. Все это определяет и предмет математической экологии, объединяющей математически модели и методы, используемые при решении проблем экологии.

При построении моделей экосистем применяют методы системного анализа. В первую очередь это - выделение из системы отдельных структурных элементов, таких как живые и косные компоненты, среди живых - трофические уровни, виды, возрастные или половые группы, взаимодействие которых и будет определять поведение всей системы. Другой важный элемент - установление характера процессов, в которых участвует каждый элемент (процессы размножения и роста, взаимодействия типа хищничества, конкуренции и т.д.) Часто в экологическом моделировании используются балансовые компартментальные модели, когда рассматриваются потоки вещества и энергии между составляющими модель компартментами, содержание "вещества" в каждом из которых и представляет собой отдельную переменную системы.

Необходимость описывать экологические взаимодействия послужила толчком для развития системных исследований. По словам одного из основателей общей теории систем Людвиг фон Берталанфи "работы Вольтерра, Лотки, Гаузе и других по теории популяций принадлежат к классическим трудам общей теории систем. В них впервые была продемонстрирована возможность развития концептуальных моделей для таких явлений как борьба за существование, которые могут быть подвергнуты эмпирической проверке." (Л.Берталанфи. Общая теория систем. Критический обзор. 1969)

Широко используется принцип изоморфизма, позволяющий сходными математическими уравнениями описывать системы, разные по своей природе, но одинаковые по структуре и типу взаимодействия между элементами, их составляющими.

Работа с имитационной моделью требует знания величин параметров модели, которые могут быть оценены только из наблюдения и эксперимента. Часто приходится разрабатывать новые методики наблюдений и экспериментов с целью установления факторов и взаимосвязей, знание которых позволяет выявить слабые места гипотез и допущений, положенных в основу модели. Весь процесс моделирования - от построения моделей до проверки предсказанных с ее помощью явлений и внедрения полученных результатов в прак-

тику - должен быть связан с тщательно отработанной стратегией исследования и строгой проверкой используемых в анализе данных.

Это положение, справедливое для математического моделирования вообще, особенно важно для такой сложной науки как экология, имеющей дело с разнообразными взаимодействиями между огромным множеством организмов и средой их обитания. Почти все эти взаимодействия динамические в том смысле, что они зависят от времени и постоянно меняются, причем как правило включают в себя положительные и отрицательные обратные связи, то есть являются нелинейными. Сложность экосистем усугубляется с изменчивостью самих живых организмов, которая может проявляться и при взаимодействии организмов друг с другом (например, в процессе конкуренции или хищничества), и в реакции организма на изменения окружающей среды. Эта реакция может выражаться в изменении скорости роста и воспроизведения и в различной способности к выживанию в сильно различающихся условиях. К этому добавляются происходящие независимо изменения таких факторов среды как климат и характер мест обитания. Поэтому исследование и регулирование экологических процессов представляет собой исключительно сложную задачу.

Экспериментальное и натурное наблюдение экологических процессов осложняется их длительностью. Например, исследования в области земледелия и садоводства связаны главным образом с определением урожайности, а урожай собирают раз в год, так что один цикл эксперимента занимает год и более. Чтобы найти оптимальное количество удобрений и провести другие возможные мероприятия по окультуриванию, может понадобиться несколько лет, особенно когда необходимо рассматривать взаимодействия между экспериментальными результатами и погодой. То же касается процессов, проходящих в аквакультуре, например, при разработке оптимальных режимов содержания рыбоводных прудов. В лесоводстве из-за длительности круговорота урожая древесины самый непродолжительный эксперимент занимает 25 лет, а долговременные эксперименты могут длиться от 40 до 120 лет. Аналогичные временные масштабы необходимы для проведения исследований с другими природными ресурсами. Поэтому математическое моделирование является необходимым инструментом в экологии, природопользовании и управлении природными ресурсами.

Классы задач и математический аппарат.

Современные математические модели в экологии можно разбить на три класса.

Первый - описательные модели: регрессионные и другие эмпирически установленные количественные зависимости, не претендующие на раскрытие механизма описываемого процесса. Они применяются обычно для описания отдельных процессов и зависимостей и включаются как фрагменты в имитационные модели.

Второй - модели качественные, которые строятся с целью выяснения динамического механизма изучаемого процесса, способные воспроизвести наблюдаемые динамические эффекты в поведении систем, такие, например,

как колебательный характер изменения биомассы или образование неоднородной в пространстве структуры. Обычно эти модели не слишком громоздкие и поддающиеся качественному исследованию с применением аналитических и компьютерных методов.

Третий - имитационные модели конкретных экологических и эколого-экономических систем, учитывающие всю имеющуюся информацию об объекте. Цель построения таких моделей - детальное прогнозирование поведения сложных систем или решение оптимизационной задачи их эксплуатации.

Чем лучше изучена сложная экологическая система, тем более полно может быть обоснована ее математическая модель. При условии тесной связи наблюдений, экспериментального исследования и математического моделирования математическая модель может служить необходимым промежуточным звеном между опытными данными и основанной на них теорией изучаемых процессов. Для решения практических задач можно использовать модели всех трех типов. При этом особенно важны вопросы идентифицируемости (соответствия реальной системе) и управляемости таких моделей.

Обычно при математическом моделировании задача состоит в том, чтобы получить обоснованный прогноз кинетики компонентов экологической системы. При этом делаются различные исходные предположения и преследуются соответствующие цели при изучении моделей, которые один из пионеров математической биологии А.А. Ляпунов сформировал следующим образом (Ляпунов, 1968, 1972).

А. Биологические характеристики компонентов неизменны, так же как и взаимоотношения между ними. Система считается однородной в пространстве. Изучаются изменения во времени численности (биомассы) компонентов системы.

Б. При сохранении гипотезы однородности вводится предположение о закономерном изменении системы отношений между компонентами. Это может соответствовать либо закономерному изменению внешних условий (например, сезонному), либо заданному характеру эволюций форм, образующих систему. При этом по-прежнему изучается кинетика численности компонентов.

Аппаратом для изучения этих двух классов задач служат системы обыкновенных дифференциальных и дифференциально-разностных уравнений с постоянными (А) и переменными (Б) коэффициентами.

В. Объекты считаются разнородными по своим свойствам и подверженными действию отбора. Предполагается, что эволюция форм определяется условиями существования системы. В этих условиях изучается, с одной стороны, кинетика численности компонентов, с другой - дрейф характеристик популяций. При решении таких задач используют аппарат теории вероятностей. К ним относятся многие задачи популяционной генетики.

Г. Отказ от территориальной однородности и учет зависимости усредненных концентраций от координат. Здесь возникают вопросы, связанные с пространственным перераспределением живых и косных компонентов системы. Например, численность (биомасса) видов - гидробионтов меняется с изменением глубины водоема. Для описания таких систем необходимо при-

влечение аппарата дифференциальных уравнений в частных производных. В имитационных моделях часто вместо непрерывного пространственного описания применяют разбиение всей системы на несколько пространственных блоков.

Задачи пространственной организации экологических систем представляет особый интерес. До последнего времени предполагали, что пространственная неоднородность распространения видов связана в основном с ландшафтно-климатическими факторами. В последние годы все более глубоко осознается тот факт, что сама пространственная структурированность экологических систем может быть обусловлена не только исходно существующей пространственной неоднородностью, но и спецификой локальных взаимодействий составляющих экосистему популяций между собой и с косными компонентами среды. Возникающие и активно поддерживаемые таким образом пространственные структуры называют экологическими диссипативными структурами.

Биологические популяции и сообщества заведомо являются энергетически "проточными", т.е. далекими от равновесия системами. Колебательные режимы в таких системах давно известны как в лабораторных исследованиях, так и из полевых наблюдений и неплохо исследованы теоретически. Экологические системы подвержены влиянию периодических и нерегулярных геофизических воздействий, их биологические составляющие обладают эндогенными биологическими ритмами (биологические часы). В настоящее время активно решаются проблемы связи между колебательными режимами в локальных (точечных) системах и пространственно-временными структурами в экологических системах. Как и в физических и химических системах, здесь решающую роль играет характер нелинейных взаимодействий, определяющих пути массо- и энергообмена в сложной системе.

Без учета пространственной неоднородности невозможно оценить влияние подвижности особей на регуляцию численности популяций, роль перемещений в синхронизации или затухании колебаний численности, которые имели бы место в отсутствие пространственных перемещений, как направленных, так и случайных - типа диффузии. Современный математический аппарат позволяет выяснить эти вопросы, а также установить связь локальной динамики популяций с крупномасштабными пространственными структурами и долговременной приспособленностью видов и видовых сообществ.

Модели роста популяций

Фундаментом математической экологии является математическая теория динамики популяций, в которой фундаментальные биологические представления о динамике численности видов животных, растений, микроорганизмов и их взаимодействиях формализованы в виде математических структур, в первую очередь, систем дифференциальных, интегро-дифференциальных и разностных уравнений

Неограниченный экспоненциальный рост популяций и автокатализ.

В основе любых моделей лежат некоторые предположения. Модель, построенная на основе этих предположений, становится самостоятельным математическим объектом, который можно изучать с помощью арсенала мате-

матических методов. Ценность модели определяется тем, насколько характеристики модели соответствуют свойствам моделируемого объекта. Одно из фундаментальных предположений, лежащих в основе всех моделей роста - пропорциональность скорости роста численности популяции, будь то популяция зайцев или популяция клеток. В основе этого предположения лежит тот общеизвестный факт, что важнейшей характеристикой живых систем является их способность к размножению. Для многих одноклеточных организмов или клеток, входящих в состав клеточных тканей - это просто деление, то есть удвоение числа клеток через определенный интервал времени, называемый характерным временем деления. Для сложно организованных растений и животных размножение происходит по более сложному закону, но в простейшей модели можно предположить, что скорость размножения вида пропорциональна численности этого вида.

Математически это записывается с помощью дифференциального уравнения, линейного относительно переменной x , характеризующей численность (концентрацию) особей в популяции:

$$\frac{dX}{dt} = R \cdot X \quad (1)$$

Здесь R в общем случае может быть функцией как самой численности, так и времени, или зависеть от других внешних и внутренних факторов.

Предположение о пропорциональности скорости роста популяции ее численности было высказано еще в 18 веке Томасом Робертом Мальтусом (1766-1834) в книге "О росте народонаселения" (1798). Согласно закону (1), если коэффициент пропорциональности $R = r = const$ (как это предполагал Мальтус), численность будет расти неограниченно по экспоненте.

$$x = x_0 \cdot e^{r \cdot t}; \quad x_0 = x \cdot (t = 0)$$

В своих работах Мальтус обсуждает последствия этого закона в свете того обстоятельства, что производство продовольствия и других товаров растет линейно, и следовательно, популяция, растущая экспоненциально, обречена на голод.

Для большинства популяций существуют ограничивающие факторы, и по тем или иным причинам рост популяции прекращается. Единственное исключение представляет человеческая популяция, которая на протяжении всего исторического времени растет даже быстрее, чем по экспоненте. Исследования Мальтуса оказали большое влияние как на экономистов, так и на биологов. В частности, **Чарльз Дарвин** пишет в своих дневниках, что положенные в основу модели Мальтуса предположения и пропорциональности скорости роста популяции ее численности представляются весьма убедительными, и из этого следует неограниченный экспоненциальный рост численности. В то же время, ни одна из популяций в природе не растет до бесконечности. Следовательно, существуют причины, препятствующие такому росту. Одну из таких причин Дарвин видит в борьбе видов за существование.

Закон экспоненциального роста справедлив на определенной стадии роста для популяций клеток в ткани, водорослей или бактерий в культуре. В моделях математическое выражение, описывающее увеличение скорости из-

менения величины с ростом самой этой величины, называют **автокаталитическим членом** (*авто* - само, катализ - модификация скорости реакции, обычно ускорение, с помощью веществ, не принимающих участия в реакции) Таким образом, автокатализ - "самоускорение" реакции.

Ограниченный рост (уравнение Ферхюльста)

Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является модель Ферхюльста (1848):

$$\frac{dX}{dt} = r \cdot X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \quad (2)$$

Здесь параметр **K** носит название "емкости популяции" и выражается в единицах численности (или концентрации). Он не имеет какого-либо простого физического или биологического смысла и носит, **системный** характер, то есть определяется целым рядом различных обстоятельств, среди них ограничения на количество субстрата для микроорганизмов, доступного объема для популяции клеток ткани, пищевой базы или убежищ для высших животных.

График зависимости правой части уравнения (2) от численности x и численности популяции от времени представлены на рис. 1 (а и б)

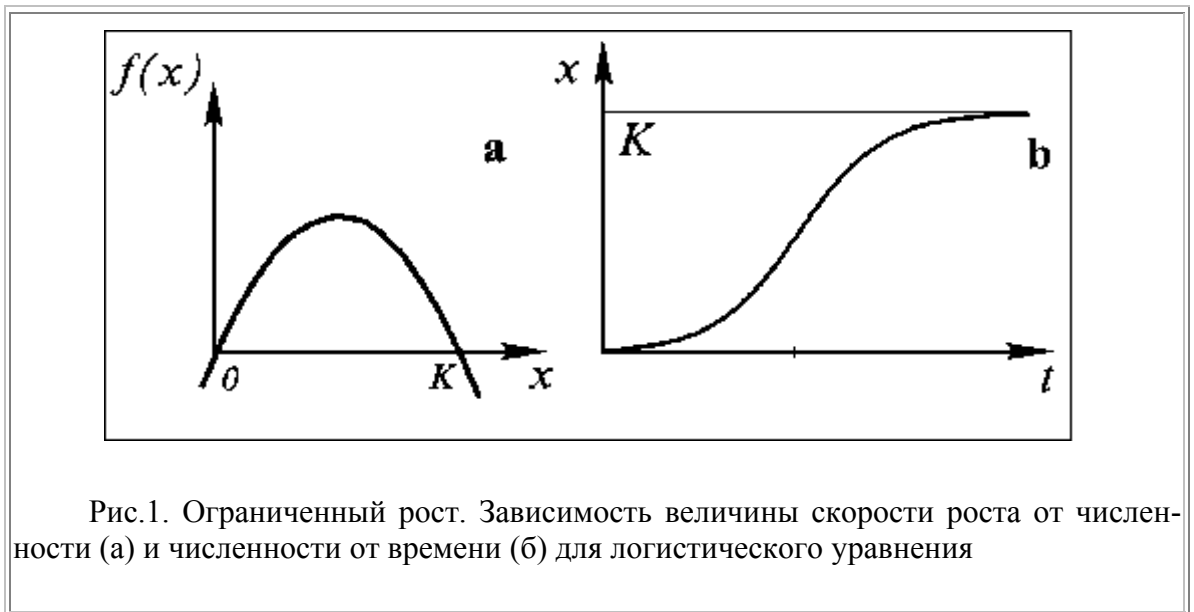


Рис.1. Ограниченный рост. Зависимость величины скорости роста от численности (а) и численности от времени (б) для логистического уравнения

Изучение дискретного аналога уравнения (2) выявило совершенно новые и замечательные его свойства. Рассмотрим численность популяции в последовательные моменты времени. Это соответствует реальной процедуре подсчета особей (или клеток) в популяции. В самом простом виде зависимость численности на временном шаге номер $n+1$ от численности предыдущем шаге n можно записать в виде:

$$X_{n+1} = r \cdot X_n \cdot (1 - X_n) \quad (3)$$

Поведение во времени переменной x_n может носить характер не только ограниченного роста, как было для непрерывной модели (2), но также быть колебательным или квазистохастическим (рис.2).

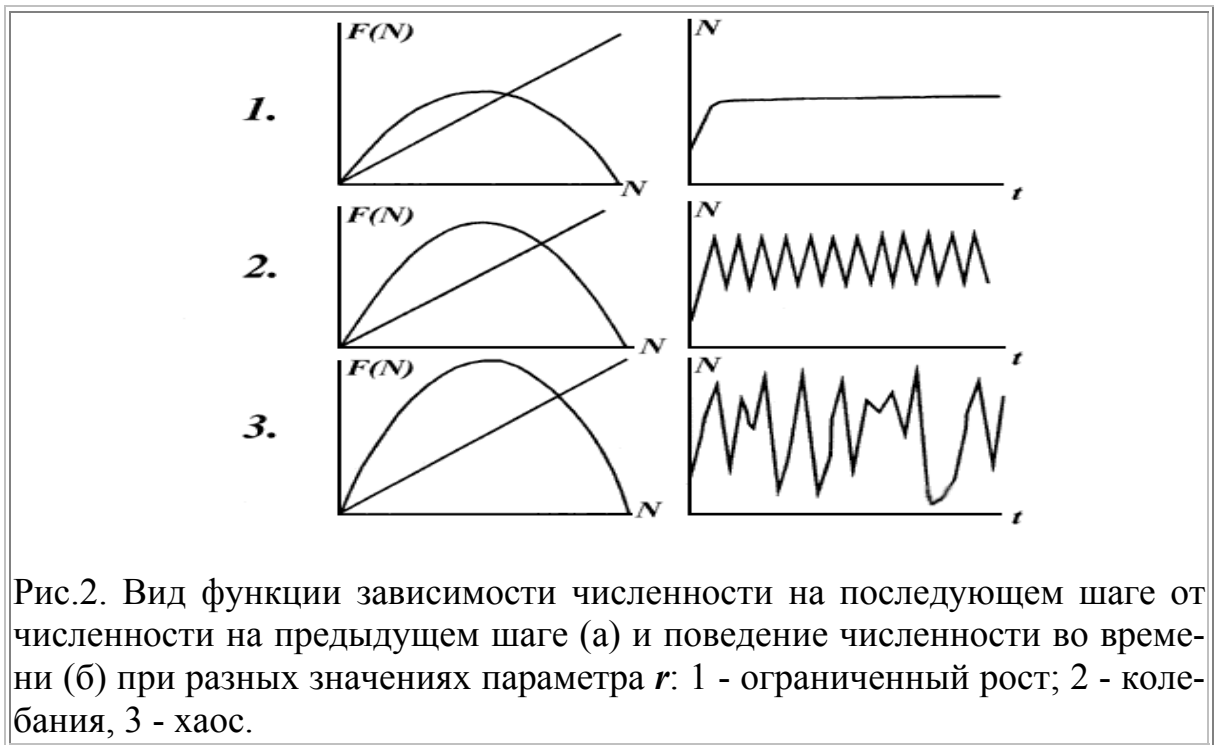


Рис.2. Вид функции зависимости численности на последующем шаге от численности на предыдущем шаге (а) и поведение численности во времени (б) при разных значениях параметра r : 1 - ограниченный рост; 2 - колебания, 3 - хаос.

Тип поведения зависит от величины константы собственной скорости роста r . Кривые, представляющие вид зависимости значения численности в данный момент времени ($t+1$) от значений численности в предыдущий момент времени t представлены на рис. 2 слева. Справа представлены кривые динамики численности - зависимости числа особей в популяции от времени. Сверху вниз значение параметра собственной скорости роста r увеличивается. Характер динамики численности определяется видом кривой зависимости $F(t+1)$ от $F(t)$. Эта кривая отражает изменение скорости прироста численности от самой численности. Для всех представленных на рис. 2 слева кривых эта скорость нарастает при малых численностях, и убывает, а затем обращается в нуль при больших численностях. Динамический тип кривой роста популяции зависит от того, насколько быстро происходит рост при малых численностях, т.е. определяется производной (тангенсом угла наклона этой кривой) в нуле, который определяется коэффициентом r - величиной собственной скорости роста. Для небольших r ($r < 3$) численность популяции стремится к устойчивому равновесию. Когда график слева становится более крутым, устойчивое равновесие переходит в устойчивые циклы. По мере увеличения численности длина цикла растет, и значения численности повторяются через 2, 4, 8, ..., 2^n поколений. При величине параметра $r > 5,370$ происходит хаотизация решений. При достаточно больших r динамика численности демонстрирует хаотические всплески (вспышки численности насекомых).

Уравнения такого типа неплохо описывают динамику численности сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями. При этом некоторые достаточно просто измеряемые характеристики популяций, демонстрирующих квазистохастическое поведение, имеют регулярный характер. В некотором смысле, чем хаотичнее поведение популяции, тем оно

предсказуемое. Например, при больших x амплитуда вспышки может быть прямо пропорциональна времени между вспышками.

Дискретное описание оказалось продуктивным для систем самой различной природы. Аппарат представления динамического поведения системы на плоскости в координатах $[x_t, x_{t+T}]$ позволяет определить, является наблюдаемая система колебательной или квазистохастической. Например, представление данных электрокардиограммы позволило установить, что сокращения человеческого сердца в норме носят нерегулярный характер, а в период приступов стенокардии или в прединфарктном состоянии ритм сокращения сердца становится строго регулярным. Такое "ужесточение" режима является защитной реакцией организма в стрессовой ситуации и свидетельствует об угрозе жизни системы.

Отметим, что решение разностных уравнений лежит в основе моделирования любых реальных биологических процессов. Богатство динамического поведения модельных траекторий разностных уравнений является основой их успешного применения для описания сложных природных явлений. При этом ограниченность параметрических областей существования определенного типа режимов служит дополнительным основанием для оценки адекватности предлагаемой модели.

Еще более интересные математические объекты получаются, если переписать уравнение (3) в виде: $X_{n+1} = X_n^2 + c$ (4) и рассматривать константу c в комплексной области. При этом получают объекты, называемые **множествами Мандельброта** (пример приведен на рис. 3). Подробнее об этих множествах можно прочитать в книге "Красота фракталов" (Образы комплексных динамических систем), там же приведены их многочисленные красочные изображения. Имеют ли эти объекты биологическую интерпретацию, имеющую под собой глубокий смысл, или это просто красивый "сюрприз", который нам преподносит базовая система? Пока на этот вопрос нет окончательного ответа.

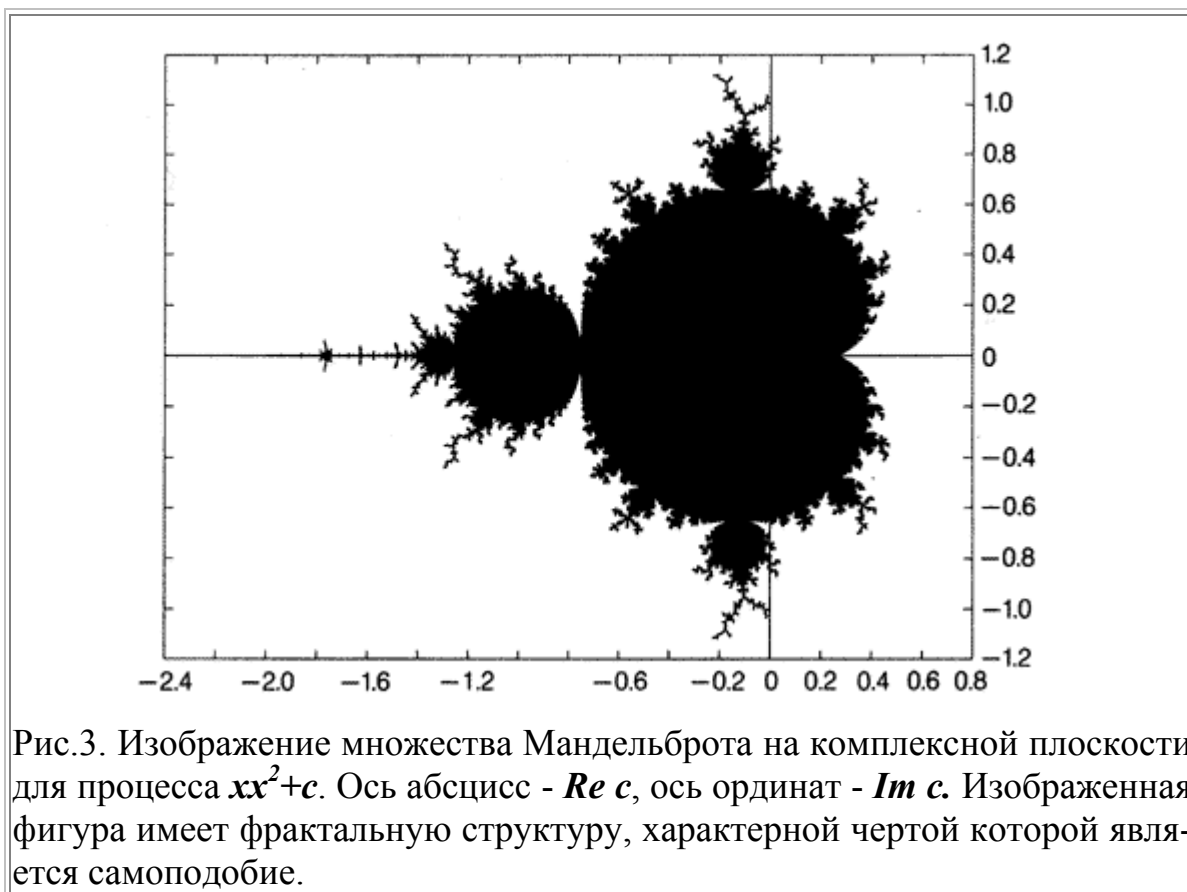


Рис.3. Изображение множества Мандельброта на комплексной плоскости для процесса xx^2+c . Ось абсцисс - $Re c$, ось ординат - $Im c$. Изображенная фигура имеет фрактальную структуру, характерной чертой которой является самоподобие.

Ограничения по субстрату (модели Моно и Михаэлиса-Ментен).

Одной из причин ограничения роста может быть недостаток пищи (лимитирование по субстрату на языке микробиологии). Микробиологи давно подметили, что в условиях лимитирования по субстрату скорость роста растет пропорционально концентрации субстрата, а если субстрата вдоволь - выходит на постоянную величину, определяемую генетическими возможностями популяции. В течение некоторого времени численность популяции растет экспоненциально, пока скорость роста не начинает лимитироваться какими-либо другими факторами. Это означает, что зависимость скорости роста R в формуле (1) от субстрата может быть описана в виде:

$$R(S) = \frac{\mu_0 \cdot S}{K_s + S} \quad (5)$$

Здесь K_s - константа, равная концентрации субстрата, при которой скорость роста равна половине максимальной. μ_0 - максимальная скорость роста, равная величине r в формуле (2). Это уравнение было впервые написано крупнейшим французским биохимиком. Жаком Моно (1912-1976).