

О двух разных подходах к математическому моделированию в экологии

Семериков С. А., Завизена Н. С.

В этой статье мы рассмотрим два основных подхода к построению математических моделей в экологии. Один из них относится к классике моделирования – аналитический подход, когда модель строится исходя из некоторого набора предположений исключительно аналитическими методами (как правило, составляется система дифференциальных уравнений). Второй подход предполагает владение методами математической статистики и регрессионного анализа. Этот подход в моделировании относительно нов, поэтому в литературе можно встретить разные названия, связанные с разными трактовками этого подхода. При описании этого подхода мы будем называть его статистическим.

МОДЕЛЬ ХИЩНИК - ЖЕРТВА

Аналитический подход будем рассматривать на примере модели отношений хищника и жертвы.

В статье "Математические модели в экологии" рассматривались идеализированные случаи, когда одна единственная популяция занимает всю отведенную ей экологическую нишу, в то время как в живой природе никакой организм не может жить в полной изоляции от других, а, существуя в одной экологической нише, особи часто конкурируют. Конкуренция происходит из-за таких ограниченных ресурсов, как пища, пространство, вода и т.д., и в некоторых случаях один вид может уничтожить другой скорее с целью защиты, а не для использования в качестве источника пищи. Своеобразные проявления межвидовых взаимодействий иллюстрируются системами хищник – жертва и паразит – хозяин, когда один вид служит пищей другому. Действительно, некоторые хищники и паразиты могут использовать в качестве пищи только один вид, чтобы поддерживать свою жизнь и размножаться.

Научную основу изучения межвидовых отношений в природных сообществах заложил Ч.Дарвин, дальнейшее же развитие этой области биологической науки связано с именами Э.Геккеля, К.Мебиуса, Ф.Клементса, В.Шелфорда, Ч.Элтона. Крупным вкладом в разработку учения о межвидовых взаимодействиях в биоценозах явились труды Г.Ф.Морозова (1912), В.Н.Сукачева (1915, 1953), Л.Г.Раменского (1938), Д.Н.Кашкарова (1938), В.Н.Беклемишева (1951), Г.А.Новикова (1959), А.Г.Воронова (1963, 1985), Н.Н.Дроздова (1978, 1985). Особо следует отметить работы последних двух авторов, касающиеся биогеографических аспектов экологии и биоценологии.

Пусть плотность популяции жертвы обозначена через N_1 , а хищника, живущего за ее счет, – через N_2 . Предположим, что общая численность популяции как жертвы, так и хищника на рассматриваемой территории достаточно велика, так что можно пренебречь дискретностью числа особей. Считая все другие экологические факторы, отличные от плотностей N_1 и N_2 , постоянными, для описания скоростей размножения и гибели обеих популяций введем функции $B(N_1, N_2, i)$ и $D(N_1, N_2, i)$ ($i=1, 2$). Если, кроме того предположить отсутствие миграции,

то динамику двухвидовой системы $(N(t,1), N(t,2))$ можно описать уравнениями:

$$\begin{aligned}dN_1/dt &= B(N_1, N_2, 1) - D(N_1, N_2, 1) \\dN_2/dt &= B(N_1, N_2, 2) - D(N_1, N_2, 2)\end{aligned}$$

Степень адекватности описания явления эксплуатации первого вида вторым с помощью уравнений будет зависеть от того, насколько правильно функции $B(N_1, N_2, i)$ и $D(N_1, N_2, i)$ выражают влияние плотностей N_1 и N_2 на размножение и отмирание в рассматриваемых популяциях.

Обозначив для краткости разность скоростей размножения и отмирания через $f(N_1, N_2, i)$, где

$$\begin{aligned}f(N_1, N_2, i) &= B(N_1, N_2, i) - D(N_1, N_2, 2) \\(i &= 1, 2),\end{aligned}$$

систему уравнений можно переписать в виде

$$\begin{aligned}dN_1/dt &= f(N_1, N_2, 1) \\dN_2/dt &= f(N_1, N_2, 2).\end{aligned}$$

Из определения связи типа жертва - хищник вытекает, что функции $f(N_1, N_2, 1)$ и $f(N_1, N_2, 2)$ должны удовлетворять следующим требованиям:

$$df_2/dN_1 > 0 \text{ (жертва способствует размножению хищника),}$$

$$df_1/dN_2 < 0 \text{ (хищник препятствует размножению жертвы).}$$

Функции $B(N_1, N_2, i)$ и $D(N_1, N_2, i)$, удовлетворяющие этим условиям и правдоподобно описывающие зависимость рождаемости и смертности жертвы и хищника от плотностей N_1 и N_2 , могут быть сконструированы следующим образом.

Предположим, что рождаемость жертвы зависит только от ее плотности, то есть $b_1 = b_1(N_1)$, так что абсолютная скорость размножения популяции жертвы равна:

$$B_1 = b_1(N_1)N_1.$$

Пусть, далее, в отсутствие хищника ($N_2=0$) смертность жертвы задается функцией $d_1 = d_1(N_1)$, а при $N_2 > 0$ количество особей жертвы, погибающее под влиянием хищника в расчете на каждую единицу хищника за единицу времени, зависит от текущей численности жертвы, и эта зависимость выражается функцией $v(N_1)$. Эта функция, называемая функцией выедания, обычно представляет собой ограниченную функцию, равную нулю при $N_1 = 0$ и возрастающую до некоторого предельного значения v_{max} при увеличении N_1 .

Таким образом, абсолютная скорость смертности жертвы $D(N_1, N_2, 1)$ представляется в виде суммы двух слагаемых:

$$D(N_1, N_2, 1) = d_1(N_1)N_2 + v(N_1)N_2,$$

первое из которых описывает гибель от внутривидовой конкуренции, а второе - потери под влиянием давления эксплуататора, равные произведению функции выедания на плотность популяции хищника.

Рождаемость в популяции вида хищника примем пропорциональной удельной скорости потребления им пищи $d_2 = gv(N_1)$, где g коэффициент эффективности, показывающий, насколько увеличивается рождаемость в популяции хищника при увеличении скорости потребления им пищи на единицу. После этого абсолютную скорость размножения хищника можно представить в виде

$$B(N_1, N_2) = gv(N_1)N_2$$

Наконец, предполагая, что в популяции хищника нет внутривидовой конкуренции и его смертность есть известная функция от количества пищи $d_2 = d_2(N_2)$, получаем значение абсолютной скорости смертности хищника:

$$D(N_1, N_2) = d(N_2)N_2.$$

Данная модель построена таким образом, что функция изменения числа жертв в момент времени $t+dt$ зависит от числа жертв и хищников в момент времени t , а функция изменения числа хищников в этот же момент времени также зависит от числа жертв и хищников в момент времени t , только по другому закону.

Из математического уравнения, описывающего численность популяции жертв, следует, что в отсутствие хищников наблюдается рост этой популяции по закону Мальтуса. Аналогично популяция хищников в отсутствие жертв убывает по закону Мальтуса. Учет взаимодействия двух видов приводит к тому, что хищники способствуют сокращению роста жертв, а жертвы своим присутствием способствуют увеличению количества хищников. Такой характер развития каждого из видов отражается математическим уравнением их динамики.

Отличительной чертой модели хищник-жертва является колебательный характер ее решения. Кроме того, обращает на себя внимание взаимное смещение графиков численности видов. Это смещение выражается в запаздывании колебаний численности хищников.

Таким образом, воспроизводится реальная ситуация, когда рост хищников наблюдается только после увеличения запасов пищи, т.е. жертв (с помощью аналогичной модели было описано поведение численности популяций зайцев и рысей в Канаде). Период колебаний зависит от способности воспроизводства жертв и коэффициента их поедания хищниками. В модели это регулируется изменением соответствующих коэффициентов.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

Все описанные выше модели представляли собой, по сути, одно или несколько дифференциальных уравнений первого порядка, которые имели аналитическое решение, легко преобразуемое в разностную схему для компьютерного расчета. Однако на практике не имеющему специального математического образования экологу редко приходится составлять, а тем более решать подобные уравнения: реальные ситуации моделировать на бумаге тяжело

и малоэффективно. В большинстве случаев мы можем возложить построение экологических моделей на сам компьютер.

Рассмотрим задачу, максимально приближенную к реальности нашего региона:

При рекультивации отвалов на начальном этапе нам необходимо закрепить склон травянистыми растениями. На участке $N \times M$ квадратных метров было высажено несколько видов растений, своей корневой системой препятствующих осыпанию склона, причем некоторые из этих растений - антагонисты. Способ высадки - прямоугольные участки фиксированного размера. В течение K недель за склоном проводились наблюдения, в результате которых обнаружилось, что некоторые растения исчезли, в то время как другие распространились на соседние участки. На отдельных участках началась ветровая эрозия; появились новые виды растений.

По имеющимся данным необходимо выяснить:

а) как зависит распространение растения от способа его высадки, высаживаемого количества и взаимодействия с другими растениями;

б) какова степень закрепления склона на различных участках;

в) какова доля привнесенных растений среди высаженных и их роль в закреплении склона.

Естественно, на все эти вопросы необходимо дать ответ в любой момент времени, то есть необходимо дать прогноз.

Пусть в начале опыта у нас было высажено v видов растений: $R(1), R(2), \dots, R(v)$. В процессе опыта обнаружилось, что было привнесено еще t растений: $R(v+1), R(v+2), \dots, R(v+t)$. Будем исходить из допущения (с целью уменьшения количества вычислений), что один квадратный метр у нас может занимать только одно растение. Тогда состояние исследуемого склона в i -ю неделю ($i=1, 2, \dots, K$) можно представить в виде матрицы размером $N \times M$:

	R(b)	R(f)...	R(f)	R(g)	R(e)		
	R(c)	R(c)	R(f)...	R(a)	R(f)	R(d)	R(f)
R(a)	R(b)	R(c)	R(f)...	R(a)	R(a)	R(c)	R(c)
...
R(e)	R(e)		R(f)...	R()	R(a)		
R(d)	R(d)	R(d)	R(d)...	R(a)	R(a)	R(b)	
R(e)	R(d)	R(d)	R(d)...	R(b)	R(b)	R(b)	

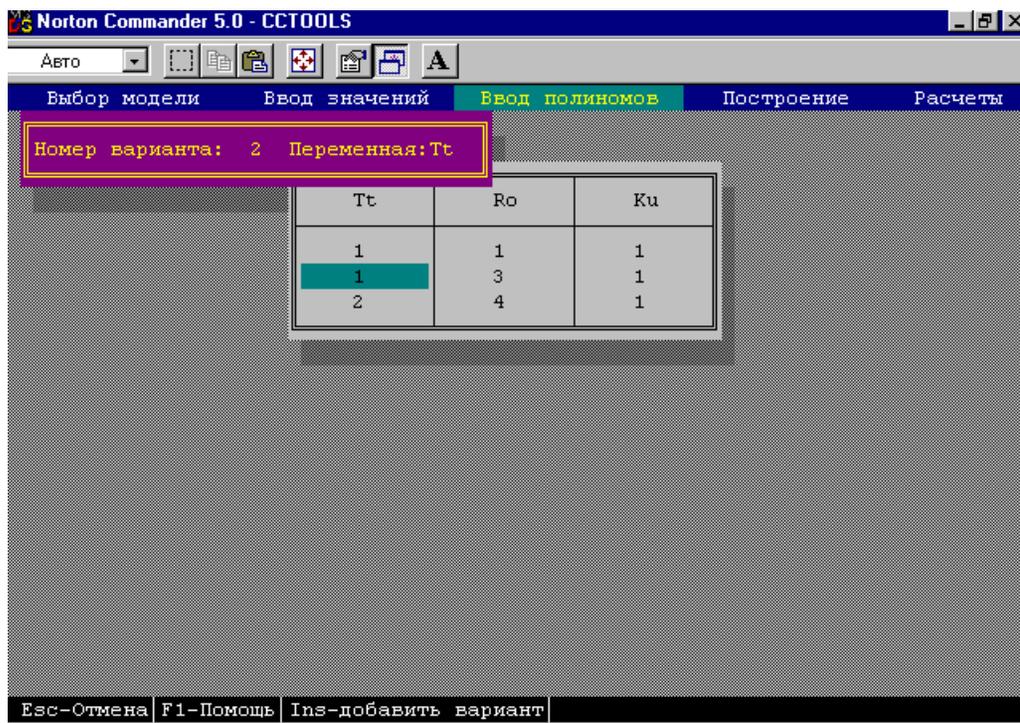
У исследователя есть K таких матриц (по одной матрице на каждую неделю). Общая задача теперь сводится к частной - найти такую матричную функцию, которая выполняла бы однозначное преобразование исходной матрицы к любой из следующих. Как правило, в этом случае применяют один из двух способов - либо строят интерполяционный полином от матрицы, либо пользуются

методами регрессионного анализа (например, методом наименьших квадратов).

Выбор метода зависит от поставленной задачи - если нам необходимо получить точную карту склона в любую из недель эксперимента, то строится интерполяционный полином, если же нас интересует наилучшее приближение к реальному результату, позволяющее сделать корректный прогноз, то пользуются методом наименьших квадратов.

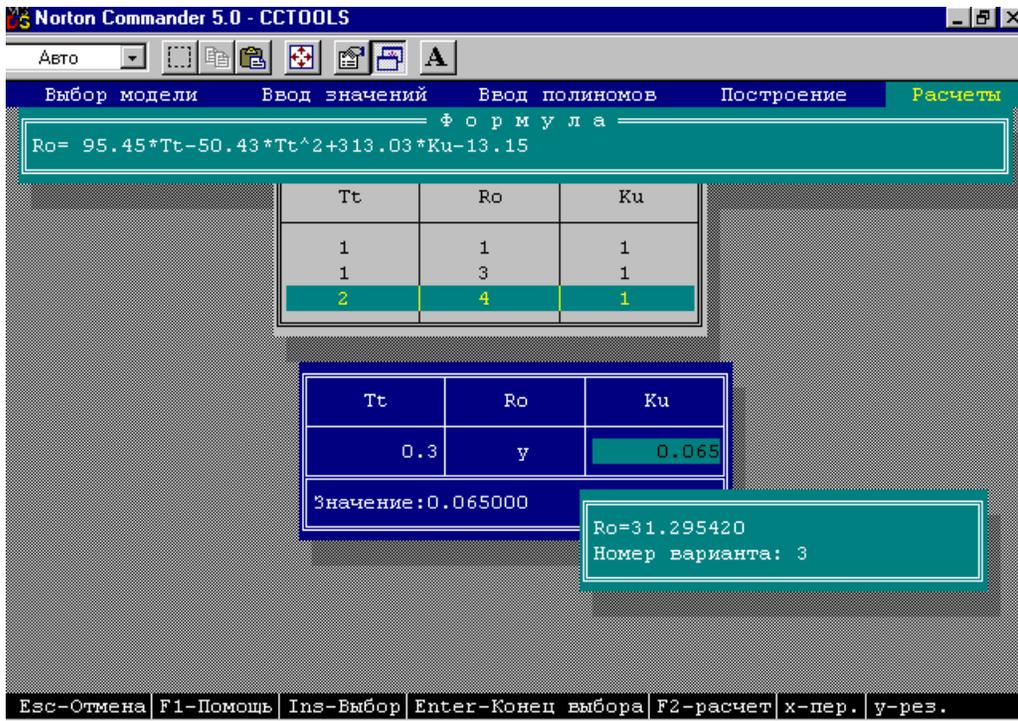
Несколько рисунков ниже иллюстрируют работу программы, призванной помочь в решении подобных задач. В таблицу были занесены данные 52 опытов (одно наблюдение в день), исследуемый участок имел размер 10x10 метров, растений было 2 вида (обозначены шифрами Tt и Ku), Ro - результат ранее проведенных расчетов (коэффициент эрозийности в процентном отношении).

По каждому значению мы высказываем гипотезу - какую степень должен иметь полином от этой переменной в процессе моделирования.



По имеющемуся набору наблюдений и высказанной гипотезе программа строит формулу расчета процента эрозийности.

Исследователя может потребоваться решение и обратной задачу - найти содержание одного из растений при известном проценте эрозийности и содержании другого. Для этого достаточно дать программе указание считать зависимой переменной (y) не Ro, а Tt или Ku. При этом, кроме конкретных вычислений, мы можем получить и графики зависимости по каждому растению, что позволяет сделать выводы о тенденциях изменения.



Именно так - автоматизированно - и должна проводиться обработка любых данных: ученый должен делать выводы и обобщать, а рутинные расчеты пусть проводит специально созданный для этого инструмент - компьютер. Поэтому, по мнению авторов, в образовании будущего биолога информатика должна занимать отнюдь не последнее место, особенно в том, что касается навыков составления моделей и статистической обработки экспериментальных данных.