

## Биология и химия

УДК 581.5+517.9

Общие подходы и особенности математического моделирования  
функционирования природных и сеяных луговых экосистем

Л.М. САПЕГИН, В.И. МИРОНЕНКО, Н.М. ДАЙНЕКО, С.П. ЖОГАЛЬ

Для построения прогноза динамики той или иной экосистемы необходимо иметь математическую модель ее функционирования. Такой моделью может быть система дифференциальных или разностных уравнений. При моделировании луговых экосистем в силу сезонных изменений, на наш взгляд, целесообразнее использовать системы разностных уравнений. Количество уравнений в такой системе зависит от количества агроботанических групп, входящих в нее. В экосистеме луга чаще всего выделяются три основные агроботанические группы: злаки, бобовые, осоки и разнотравье. Продуктивности именно этих четырех групп приняты нами за фазовые переменные при построении математической модели функционирования луговой экосистемы.

Введем усредненные по экспериментальным данным для исследуемой луговой экосистемы продуктивности злаков  $\bar{x}$ , бобовых  $\bar{y}$ , осок  $\bar{z}$  и разнотравья  $\bar{u}$ , полученный вектор  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}, \bar{u})$  будем в дальнейшем называть основным трендом луговой экосистемы.

Сама модель – система разностных уравнений – строится таким образом, чтобы основной тренд был решением построенной модели. Чтобы учесть к тому же межвидовую и внутривидовую конкуренции, придаем модели следующий вид:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x}) [a_0 + a_1(x_n - \bar{x}) + a_2(y_n - \bar{y}) + a_3(z_n - \bar{z}) + a_4(u_n - \bar{u})], \\ y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y}) [b_0 + b_1(x_n - \bar{x}) + b_2(y_n - \bar{y}) + b_3(z_n - \bar{z}) + b_4(u_n - \bar{u})], \\ z_{n+1} &= \bar{z} + (z_n - \bar{z}) [c_0 + c_1(x_n - \bar{x}) + c_2(y_n - \bar{y}) + c_3(z_n - \bar{z}) + c_4(u_n - \bar{u})], \\ u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u}) [d_0 + d_1(x_n - \bar{x}) + d_2(y_n - \bar{y}) + d_3(z_n - \bar{z}) + d_4(u_n - \bar{u})], \end{aligned} \quad (1)$$

где  $x_n$  – продуктивность злаков в  $n$ -й год,  $y_n$  – продуктивность бобовых в  $n$ -й год,  $z_n$  – продуктивность осок в  $n$ -й год,  $u_n$  – продуктивность разнотравья в  $n$ -й год.

Непосредственно из системы (1) видно, что каковы бы ни были коэффициенты построенной модели, если только в некоторый год продуктивность агроботанических групп будет совпадать с основным трендом, то это совпадение формально будет наблюдаться и в последующие годы. Различные природные факторы, конечно, будут вызывать отклонения продуктивности агроботанических групп от основного тренда. Коэффициенты модели (1) могут, однако, обеспечить устойчивость основному тренду. Сами коэффициенты модели подбираются методами статистического анализа на основе использования эмпирических данных, полученных при изучении конкретной луговой экосистемы. Таким образом, построенная математическая модель отражает как общие закономерности, присущие лугам данного типа и проявляющиеся в основном тренде, так и особенности данного конкретного луга.

В этой модели коэффициенты описывают индивидуальный характер поведения конкретной экосистемы, отклоненной от основного тренда. Если решения модели при достаточ-

но малых начальных отклонениях от основного тренда со временем (т.е. с ростом  $n$ ) приближаются к основному тренду, то мы считаем, что наша модель теоретически адекватно описывает моделируемую систему. Конечно, "теоретическая адекватность" не равносильна практической адекватности, которую можно установить только на основе данных, полученных в ходе достаточно длительного эксперимента. Такие эксперименты на протяжении 15-20 лет проводились Л.М. Сапегиним и Н.М. Дайнеко. На основе полученных ими экспериментальных данных нами были построены модели функционирования луговых экосистем поймы р. Сож. Некоторые из этих моделей описывают динамику функционирования природных экосистем, подверженных ежегодному двукратному сенокосу, другие – динамику функционирования сеяных экосистем. Кроме того, для моделирования динамики природных экосистем нами использовались данные Т.А. Работнова [1].

Например, для природной луговой экосистемы, функционирующей в режиме двукратного сенокосу, при отсутствии внесения удобрений по данным Л.М. Сапегина была построена следующая математическая модель:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x})(0.091581 + 0.140711(x_n - \bar{x}) - 0.17044(y_n - \bar{y}) + \\ &\quad 5.92433(z_n - \bar{z}) + 0.46569(u_n - \bar{u})), \\ y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y})(0.11505 - 0.183413(x_n - \bar{x}) + 0.35937(y_n - \bar{y}) + \\ &\quad 8.9378(z_n - \bar{z}) - 0.03065(u_n - \bar{u})), \\ z_{n+1} &= \bar{z} + (z_n - \bar{z})(0.98477 - 1.42563(x_n - \bar{x}) - 0.052877(y_n - \bar{y}) + \\ &\quad 0.48879(z_n - \bar{z}) - 0.040343(u_n - \bar{u})), \\ u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u})(0.704139 - 0.081805(x_n - \bar{x}) - 0.07898(y_n - \bar{y}) + \\ &\quad 0.377548(z_n - \bar{z}) - 0.39992(u_n - \bar{u})).\end{aligned}\tag{2}$$

Основной тренд  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}, \bar{u}) = (20,1456; 2,112; 0,21; 6,42)$  системы (2) является асимптотически устойчивым, так как асимптотически устойчива ее система первого приближения. Это значит, что малые отклонения продуктивностей агроботанических групп от основного тренда с течением времени исчезают. Проведенный расчет отклонений по модели (2) на прогнозируемые 20 лет показал, что моделируемая экосистема относительно быстро выходит на основной тренд. При этом осоки и разнотравье стремятся к основному тренду монотонно, а злаки – осциллируя, но именно злаки ранее других агроботанических групп выходят на основной тренд. Помимо основного тренда предложенная модель имеет и другие стационарные решения. Следует, однако, подчеркнуть, что вряд ли предлагаемая модель будет валидной вдали от основного тренда.

По данным, полученным Т. А. Работновым для луговой экосистемы поймы р. Оки [1], были построены следующие математические модели функционирования природных луговых экосистем поймы р. Оки как для контрольных площадок (вариант без удобрений), так и для вариантов внесения фосфорных (P), фосфорно-калийных (PK) и азотно-фосфорно-калийных (NPK) удобрений:

#### ВАРИАНТ БЕЗ УДОБРЕНИЙ

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x})(-0.166849562 + 0.000231535(x_n - \bar{x}) + 0.00234294(y_n - \bar{y}) - \\ &\quad - 0.001854893(u_n - \bar{u})), \\ y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y})(0.697280854 + 0.0000593(x_n - \bar{x}) + 0.001505(y_n - \bar{y}) - \\ &\quad - 0.00251(u_n - \bar{u})), \\ u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u})(0.0155033 - 0.000566681(x_n - \bar{x}) - 0.0017900064(y_n - \bar{y}) + \\ &\quad + 0.001835568(u_n - \bar{u})).\end{aligned}\tag{3}$$

## ВАРИАНТ ВНЕСЕНИЯ ФОСФОРНЫХ (Р) УДОБРЕНИЙ

$$\begin{aligned}
 x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x})(-0.371171068 - 0.000254312(x_n - \bar{x}) + 0.002018212(y_n - \bar{y}) - \\
 &\quad - 0.001909654(u_n - \bar{u})), \\
 y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y})(1.014963162 - 0.001816454(x_n - \bar{x}) - 0.000247731(y_n - \bar{y}) - \\
 &\quad - 0.001664362(u_n - \bar{u})), \\
 u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u})(0.110114123 + 0.000899478(x_n - \bar{x}) - 0.0008527027(y_n - \bar{y}) + \\
 &\quad + 0.000986288(u_n - \bar{u})).
 \end{aligned}
 \tag{4}$$

## ВАРИАНТ ВНЕСЕНИЯ ФОСФОРНО-КАЛИЙНЫХ (РК) УДОБРЕНИЙ

$$\begin{aligned}
 x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x})(-0.213154932 - 0.002062828(x_n - \bar{x}) - 0.00024001(y_n - \bar{y}) + \\
 &\quad + 0.005797817(u_n - \bar{u})), \\
 y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y})(0.441735 + 0.000554535(x_n - \bar{x}) - 0.000681(y_n - \bar{y}) - \\
 &\quad - 0.001949(u_n - \bar{u})), \\
 u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u})(-0.094010397 + 0.001259597(x_n - \bar{x}) + 0.000190868(y_n - \bar{y}) - \\
 &\quad - 0.0006261502(u_n - \bar{u})).
 \end{aligned}
 \tag{5}$$

## ВАРИАНТ ВНЕСЕНИЯ АЗОТНО-ФОСФОРНО-КАЛИЙНЫХ (НРК) УДОБРЕНИЙ

$$\begin{aligned}
 x_{n+1} &= \bar{x} + (x_n - \bar{x})(0.092305706 + 0.000209304(x_n - \bar{x}) + 0.003588277(y_n - \bar{y}) + \\
 &\quad + 0.001082176(u_n - \bar{u})), \\
 y_{n+1} &= \bar{y} + (y_n - \bar{y})(0.937509442 - 0.003815817(x_n - \bar{x}) - 0.0016883(y_n - \bar{y}) + \\
 &\quad + 0.001900692(u_n - \bar{u})), \\
 u_{n+1} &= \bar{u} + (u_n - \bar{u})(-0.732411798 - 0.005463172(x_n - \bar{x}) + 0.005523308(y_n - \bar{y}) + \\
 &\quad + 0.0105569882(u_n - \bar{u})).
 \end{aligned}
 \tag{6}$$

Сравнение контрольной модели (3) с моделью (4) луговой экосистемы поймы р. Оки, удобряемой фосфором, приводит нас к следующим выводам.

1. Внесение фосфорных удобрений приводит к изменению основного тренда продуктивности агроботанических групп  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{u})$  (злаки, бобовые, разнотравье): для варианта без внесения удобрений основной тренд – (109.5; 51.1; 119.2) (г/м<sup>2</sup>), для варианта внесения фосфорных удобрений – (123.22; 44.88; 118.05) (г/м<sup>2</sup>). Отсюда следует, что при внесении фосфора в основном тренде заметно увеличилась доля злаков при некотором уменьшении доли бобовых. На основном тренде разнотравья внесение фосфора практически не сказалось.

2. Разнотравье, практически сохраняя основной тренд, проявило тенденцию к увеличению скорости естественного прироста, при этом коэффициенты модели (4), характеризующие конкурентное влияние на разнотравье со стороны злаков и бобовых, остались практически неизменными. В будущем эта тенденция может привести к изменению состава травостоя в сторону прироста разнотравья. При этом, на что указал Т.А. Работнов, некоторые старые виды, относимые к разнотравью, подавляются, но в разнотравье появляются и новые виды растений.

3. Бобовые также увеличили скорость естественного прироста, но из-за конкуренции, главным образом, со стороны злаков, а также из-за нарастания процессов самоотравления они несколько снизили свою долю в основном тренде. Суммарный эффект внесения фосфорных удобрений можно выразить словами Т.А. Работнова: “Фосфорное удобрение на большинство видов бобовых не повлияло” [1, стр.60]. Заметим, что этот вывод был сделан Т.А.

Работным после многолетнего тщательного изучения изменений урожайности шести видов бобовых: клевера красного, клевера розового, чины луговой, мышиного горошка, горошка заборного, люцерны серповидной.

Сравнивая коэффициенты моделей (5) и (6), можно отметить, что дополнительное внесение азотных удобрений на фоне фосфорно-калийных удобрений оказало значительное положительное влияние на прирост в травостое злаков – все коэффициенты первого уравнения модели (6) положительны. Продуктивность злаков по годам в 2-3 раза выше при варианте NPK, чем при варианте РК. Внесение фосфорно-калийных удобрений также способствует, хотя и менее значительному приросту продуктивности злаков по сравнению с вариантом отсутствия удобрений.

Внутривидовая и межвидовая конкуренция со стороны злаков (соответствующие коэффициенты модели (6) отрицательны) приводит к существенному уменьшению продуктивности бобовых при варианте NPK по сравнению с вариантами РК и отсутствия удобрений. Следует также отметить, что внесение фосфорно-калийных удобрений привело к значительному увеличению продуктивности бобовых по сравнению с контролем.

Изменения коэффициентов четвертого уравнения системы (6) по сравнению с моделью (5) свидетельствуют о большем влиянии на продуктивность разнотравья конкуренции со стороны злаков, поэтому продуктивность разнотравья возросла незначительно, приблизительно в 1,5 раза. Учитывая, что суммарная продуктивность травостоя также увеличилась в 1,5 раза, можно сделать вывод о незначительном влиянии на продуктивность разнотравья фактора внесения азотных удобрений.

При исследовании сеяных луговых экосистем математическая модель их функционирования также имеет вид (1), однако, в отличие от случая природных экосистем основной тренд целесообразно считать не постоянным, а меняющимся от года к году. Поэтому для сеяных луговых экосистем модель (1) следует заменить моделью

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \bar{x}_{n+1} + (x_n - \bar{x}_n) [a_0 + a_1(x_n - \bar{x}_n) + a_2(y_n - \bar{y}_n) + a_3(z_n - \bar{z}_n) + a_4(u_n - \bar{u}_n)], \\ y_{n+1} &= \bar{y}_{n+1} + (y_n - \bar{y}_n) [b_0 + b_1(x_n - \bar{x}_n) + b_2(y_n - \bar{y}_n) + b_3(z_n - \bar{z}_n) + b_4(u_n - \bar{u}_n)], \\ z_{n+1} &= \bar{z}_{n+1} + (z_n - \bar{z}_n) [c_0 + c_1(x_n - \bar{x}_n) + c_2(y_n - \bar{y}_n) + c_3(z_n - \bar{z}_n) + c_4(u_n - \bar{u}_n)], \\ u_{n+1} &= \bar{u}_{n+1} + (u_n - \bar{u}_n) [d_0 + d_1(x_n - \bar{x}_n) + d_2(y_n - \bar{y}_n) + d_3(z_n - \bar{z}_n) + d_4(u_n - \bar{u}_n)], \end{aligned} \quad (7)$$

где  $(\bar{x}_n, \bar{y}_n, \bar{z}_n, \bar{u}_n)$  – основной тренд системы,  $\bar{x}_n$  – средняя продуктивность злаков в год с номером  $n$ ,  $\bar{y}_n$  – средняя продуктивность бобовых в  $n$ -й год,  $\bar{z}_n$  – средняя продуктивность осок в  $n$ -й год,  $\bar{u}_n$  – средняя продуктивность разнотравья в  $n$ -й год.

Такой подход был применен нами при математическом моделировании динамики сеяных экосистем на основе данных, полученных Н.М. Дайнеко [2]. На рис.1-3 представлены данные, полученные Н.М. Дайнеко для злаковой агроэкосистемы, в состав которой входили ежа сборная и мятлик луговой.



Рис.1. Динамика продуктивности мятлика лугового

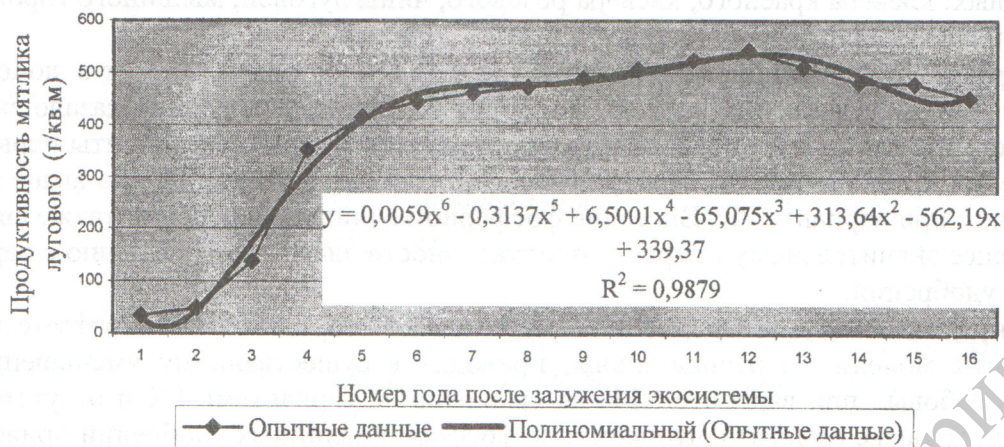


Рис.2. Динамика продуктивности ежи сборной

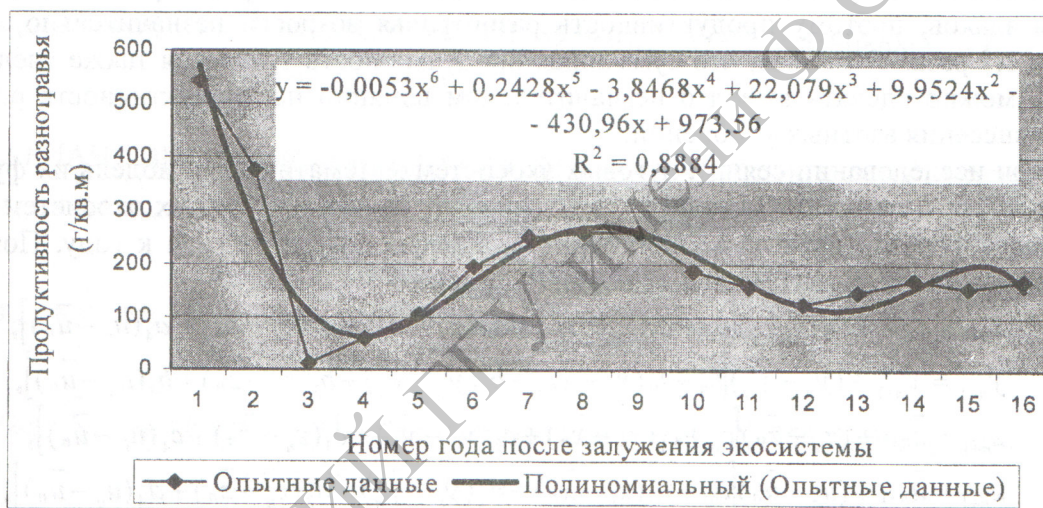


Рис.3. Динамика продуктивности разнотравья

На рис. 1–3 отображены как опытные данные, так и графики полиномиальных функций, аппроксимирующих зависимости продуктивностей основных сеяных видов и агроботанической группы разнотравья от количества лет, прошедших после залужения экосистемы. Исходя из полученных данных, можно заключить, что при использовании в математическом моделировании сеяных экосистем их основных трендов возможно применение следующих двух подходов:

- 1) для задания основных трендов сеяных луговых экосистем использовать аппроксимирующие полиномы;
- 2) в качестве компонент основных трендов выбирать продуктивности основных видов растений и агроботанических групп, к которым они приближаются к 9-му, 10-му годам функционирования экосистемы.

На наш взгляд, первый подход необходимо применять при решении задач математического моделирования динамики сеяных луговых экосистем на протяжении всего периода их функционирования. В тех же задачах, в которых основной целью является долгосрочное прогнозирование динамики развития сеяных экосистем, возможно задание постоянного основного тренда, получаемого по экспериментальным данным, собранным, например, за 8-12 годы их функционирования.

На основе приведенных и других построенных математических моделей нами было обнаружено, что природные экосистемы, отклонившись в силу определенных причин от основного тренда, сравнительно быстро снова выходят на основной тренд. Сеяные луговые

нового тренда, сравнительно быстро снова выходят на основной тренд. Сеяные луговые экосистемы также выходят на основной тренд, причем вначале наблюдаются достаточно сильные колебания продуктивностей агроботанических групп около постоянного основного тренда, рассчитанного нами на основе второго подхода.

Исследования по данной проблематике частично финансировались Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований (грант Б00-108).

### Abstract

A method of construction of a mathematical model of a water-meadow eco-system is presented. This model is a difference equations system. One of the solutions of the model is the so-called main-trend. The main-trend reflects properties, which are general for all the eco-systems of the some type. Coefficients of the model reflect peculiarities of that particular eco-system, which we are modeling. We can use this model to predict productivity of the eco-system

### Литература

1. Работнов Т.А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. – М.: Наука, 1973. – 179 с.
2. Дайнеко Н.М. Влияние экологических факторов на продуктивность агроценопопуляций луговых агроэкосистем в Белорусском Полесье // Проблемы экологии Белорусского Полесья: Сб. научн. трудов. – Гомель: ГГУ, 2001. – С.11–32.

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины

Поступило 19.03.03

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ