

БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ (БОТАНИЧЕСКИЕ И ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ)

УДК 581.5+517.9

Об одной математической модели функционирования луговых экосистем

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

Построение математических моделей функционирования луговых экосистем, учитывающих тип эколого-фитоценологических стратегий, предоставляет нам наиболее перспективные методы их исследования. Без построения динамических математических моделей практически невозможен качественный анализ процессов развития фитопопуляций. Математические модели реальных систем позволяют дать экспериментаторам теоретическую «путеводную нить», не позволяют «утонуть» в море биологических разрозненных фактов.

При исследовании фитопопуляций наибольшее распространение получили математические методы, основанные на моделях в виде дифференциальных и разностных уравнений и систем [1,2,3]. Такие математические модели позволяют наиболее точно и адекватно описывать реальную динамику фитопопуляций. Благодаря им биология превращается из описательной науки в науку точную, стоящую на прочном теоретическом фундаменте общих законов, выраженных в количественной форме. В связи с этим актуальность математического моделирования динамики луговых экосистем очевидна.

При изучении луговых экосистем поймы и пойдыера реки Сож был подтвержден факт конкуренции злаковых и бобовых как основных видов экосистем, влияющих на продуктивность их травостоев. В таблице 1 представлены опытные результаты изучения влияния минеральных удобрений на продуктивность и агроботанический состав луговой экосистемы поймы р. Сож, полученные Л.М.Сапегиним.

Таблица 1

Влияние минеральных удобрений на продуктивность травостоя луговой экосистемы поймы р.Сож (acc. *Poo-Festucetum pratensis*, var. *Bromopsis inermis*)

Вариант опыта	1-й укос (ц/га сена)	2-й укос (ц/га сена)	За два укоса (ц/га)	Злаков (%)	Бобовых (%)	Разнотравья (%)
1	2	3	4	5	6	8
1991 г.						
Контроль	33.1	11.9	45.0	85.1	7.8	7.1
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	38.1	15.2	53.3	89.1	5.6	5.3
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	62.2	20.4	82.6	94.7	3.1	2.2
1992 г.						
Контроль	30.5	8.3	38.8	82.8	9.0	8.2
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	51.0	12.4	63.4	86.9	7.7	5.4
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	68.2	15.1	83.3	90.4	5.3	4.3

1993 г.						
Контроль	24.4	12.5	36.9	67.2	9.6	23.2
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	31.7	16.0	47.7	73.2	5.7	21.1
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	32.6	24.5	57.1	83.5	3.4	13.1
1994 г.						
1	2	3	4	5	6	8
Контроль	22.4	10.7	33.1	85.9	7.6	6.5
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	32.8	15.1	47.3	91.3	4.1	4.6
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	34.4	15.4	49.8	91.8	2.9	5.3
1995 г.						
Контроль	29.4	9.4	38.8	84.0	9.0	7.0
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	43.6	15.2	58.8	94.2	2.4	3.4
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	50.6	27.9	78.5	94.7	1.7	3.6
В среднем за 1991-1995 г.г.						
Контроль	28.0	10.6	38.6	81.0	8.6	10.4
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	39.4	14.8	54.2	86.9	5.1	8.0
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	49.6	20.7	70.3	91.0	3.3	5.7

В качестве математической модели динамики луговой экосистемы поймы, учитывающей конкуренцию злаков и бобовых, может быть принята модель, представляющая собой модификацию известной модели Лотки-Вольтерра [2,3].

Такая модель по сравнению с уравнениями Вольтерра [2], описывающими взаимодействие типа «хищник-жертва», учитывает также и внутривидовую конкуренцию растений. Для учета подобного взаимодействия в модель введены дополнительные слагаемые. Сама модель сосуществования видов в экосистеме записывается в виде следующей системы дифференциальных уравнений

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = N_1 \left[\varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1 - \gamma_1 N_2 \right] \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 \left[\varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2 - \gamma_2 N_1 \right] \end{array} \right\}. \quad (1)$$

Здесь N_1 и N_2 – относительное участие конкурирующих видов – процентный состав в травостое злаков и бобовых соответственно, ε_1 и ε_2 – скорости прироста массы этих видов; $\alpha_i = \varepsilon_i / K_i$, $i = 1, 2$ – коэффициенты внутривидовых конкуренций, γ_1, γ_2 – коэффициенты межвидовых конкуренций.

При исследовании моделей динамики луговых экосистем важной практической задачей является установление стационарных режимов – состояний равновесия системы, которые находятся из системы (1), если положить

$$\frac{dN_1}{dt} = 0, \quad \frac{dN_2}{dt} = 0.$$

В результате получаем уравнения:

$$\begin{aligned} N_1 \left[\varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1 - \gamma_1 N_2 \right] &= 0, \\ N_2 \left[\varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2 - \gamma_2 N_1 \right] &= 0. \end{aligned}$$

Решая полученную систему алгебраических уравнений относительно N_1, N_2 , находим следующие, имеющие очевидный биологический смысл, но не представляющие интереса в силу своей очевидности, состояния равновесия:

- 1) $N_1 = 0, N_2 = 0$;
- 2) $N_1 = 0, N_2 = K_2$;
- 3) $N_1 = K_1, N_2 = 0$.

Эти состояния равновесия соответствуют функционированию системы, когда хотя бы один из видов отсутствует.

Для нахождения четвертого состояния равновесия получаем систему линейных алгебраических уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1 + \gamma_1 N_2 &= \varepsilon_1 \\ \gamma_2 N_1 + \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2 &= \varepsilon_2 \end{aligned}$$

Решая полученную систему, находим

$$\begin{aligned} N_1 &= K_1 - K_1 \gamma_1 \frac{\varepsilon_2 / K_2 - \gamma_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 / K_1 K_2 - \gamma_1 \gamma_2} \\ N_2 &= \frac{\varepsilon_1 (\varepsilon_2 / K_2 - \gamma_2)}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 / K_1 K_2 - \gamma_1 \gamma_2} \end{aligned} \quad (2)$$

Таким образом, существует четыре состояния равновесия экосистемы. Поскольку в реальных условиях сосуществование видов экосистемы практически никогда не приводит к исчезновению одного из них, то исследование четвертого стационарного состояния представляется наиболее важным с практической точки зрения. Полученные состояния равновесия могут быть исследованы на устойчивость с помощью, например, критерия Рауса-Гурвица. Но для этого необходимо знать конкретные числовые значения коэффициентов модели (1). Для нахождения приближенных оценок коэффициентов модели был использован метод наименьших квадратов (МНК).

Для системы (1), заменяя $\frac{dN_i}{dt}$ приближенной разностной оценкой

$$\frac{dN_i}{dt} \approx [N_i(t_{k+1}) - N_i(t_k)] / (t_{k+1} - t_k)$$

получаем систему разностных уравнений

$$\begin{aligned} N_1(t_{k+1}) &= N_1(t_k) + N_1(t_k) \left[\varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1(t_k) - \gamma_1 N_2(t_k) \right] (t_{k+1} - t_k) \\ N_2(t_{k+1}) &= N_2(t_k) + N_2(t_k) \left[\varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2(t_k) - \gamma_2 N_1(t_k) \right] (t_{k+1} - t_k) \end{aligned} \quad (3)$$

Учитывая, что t_k соответствуют k -ому году получения данных природного эксперимента, можно от переменных t_k перейти к дискретным целочисленным переменным k и тогда $(t_{k+1} - t_k) = k + 1 - k = 1$. Таким образом, переходя к дискретной модели, получаем следующую систему разностных уравнений

$$\begin{aligned} N_1(k+1) &= N_1(k) \left[1 + \varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1(k) - \gamma_1 N_2(k) \right] \\ N_2(k+1) &= N_2(k) \left[1 + \varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2(k) - \gamma_2 N_1(k) \right] \end{aligned} \quad (4)$$

Используя МНК, для нахождения оценок коэффициентов модели получаем

$$\sum_{k=1}^n \left(N_i(k+1) - \tilde{N}_i(k+1) \right)^2 \rightarrow \min, \quad i = 1, 2, \quad (5)$$

где $N_i(k+1)$ определяется из (4), а $\tilde{N}_i(k+1)$ - опытные данные по продуктивности злаковых ($i = 1$) и бобовых ($i = 2$) групп в $k+1$ -ом году после начала исследований (см. табл. 1).

Полагая в правых частях соотношений (4) $N_i(k) = \tilde{N}_i(k)$, $i = 1, 2$ по 1992 г. ($k = 2$) - 1995 г. ($k = 5$) таблицы 1 для контрольных площадок (без внесения удобрений), получаем следующую систему уравнений:

$$\begin{aligned} N_1(2) &= 85.1(1 + \varepsilon_1) - 85.1^2 \frac{\varepsilon_1}{K_1} - 85.1 \cdot 7.8\gamma_1, \\ N_2(2) &= 7.8(1 + \varepsilon_2) - 7.8^2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} - 85.1 \cdot 7.8\gamma_2, \\ N_1(3) &= 82.8(1 + \varepsilon_1) - 82.8^2 \frac{\varepsilon_1}{K_1} - 82.8 \cdot 9\gamma_1, \\ N_2(3) &= 9(1 + \varepsilon_2) - 9^2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} - 82.8 \cdot 9\gamma_2, \\ N_1(4) &= 67.2(1 + \varepsilon_1) - 67.2^2 \frac{\varepsilon_1}{K_1} - 67.2 \cdot 9.6\gamma_1, \\ N_2(4) &= 9.6(1 + \varepsilon_2) - 9.6^2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} - 67.2 \cdot 9.6\gamma_2, \\ N_1(5) &= 85.9(1 + \varepsilon_1) - 85.9^2 \frac{\varepsilon_1}{K_1} - 85.9 \cdot 7.6\gamma_1, \\ N_2(5) &= 7.6(1 + \varepsilon_2) - 7.6^2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} - 85.9 \cdot 7.6\gamma_2, \end{aligned} \quad (6)$$

Теперь, используя (6), строим для каждого $i = 1, 2$ соответствующую функцию, задаваемую (5). Полагая

$$\alpha_i = 1 + \varepsilon_i, \quad \beta_i = -\frac{\varepsilon_i}{K_i}, \quad \xi_i = -\gamma_i,$$

получаем

$$\begin{aligned} S_1(\alpha_1, \beta_1, \xi_1) &= \sum_{k=1}^4 \left(N_1(k+1) - \tilde{N}_1(k+1) \right)^2 = \\ &= \sum_{k=1}^4 \left(\tilde{N}_1(k)\alpha_1 + \tilde{N}_1^2(k)\beta_1 + \tilde{N}_1(k)\tilde{N}_2(k)\xi_1 - \tilde{N}_1(k+1) \right)^2, \end{aligned} \quad (7)$$

$$S_2(\alpha_2, \beta_2, \xi_2) = \sum_{k=1}^4 \left(N_2(k+1) - \tilde{N}_2(k+1) \right)^2 =$$

$$= \sum_{k=1}^4 \left(\tilde{N}_2(k)\alpha_2 + \tilde{N}_2^2(k)\beta_2 + \tilde{N}_2(k)\tilde{N}_1(k)\xi_2 - \tilde{N}_2(k+1) \right)^2.$$

Для нахождения коэффициентов модели, согласно МНК, получаем следующие соотношения:

$$\frac{\partial S_i}{\partial \alpha_i} = 0; \quad \frac{\partial S_i}{\partial \beta_i} = 0; \quad \frac{\partial S_i}{\partial \xi_i} = 0; \quad i=1,2,$$

из которых с учетом вида функций $S_i(\alpha_i, \beta_i, \xi_i)$ выписываем следующие уравнения:

$$\sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^2(k)\alpha_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^3(k)\beta_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^2(k)\tilde{N}_j(k)\xi_i = \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i(k)\tilde{N}_i(k+1),$$

$$\sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^3(k)\alpha_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^4(k)\beta_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^3(k)\tilde{N}_j(k)\xi_i = \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^2(k)\tilde{N}_i(k+1), \quad (8)$$

$$\sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^2(k)\tilde{N}_j(k)\alpha_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^3(k)\tilde{N}_j(k)\beta_i + \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i^2(k)\tilde{N}_j^2(k)\xi_i = \sum_{k=1}^4 \tilde{N}_i(k)\tilde{N}_j(k)\tilde{N}_i(k+1)$$

($i=1,2; j=2$ и $i=1, j=1$ и $i=2$).

Полученная система линейных алгебраических уравнений (8) относительно неизвестных α_i, β_i, ξ_i решена нами для экспериментальных данных таблицы 1. Переходя к исходной модели (1), получаем коэффициенты:

$$\varepsilon_1 = 4.7731; \quad \frac{\varepsilon_1}{K_1} = 0.0377; \quad \gamma_1 = 0.204;$$

$$\varepsilon_2 = -0.8279; \quad \frac{\varepsilon_2}{K_2} = 0.04628; \quad \gamma_2 = -0.01583. \quad (9)$$

Анализируя коэффициенты модели, рассчитанные на основе экспериментальных данных по контрольным площадкам, на которых удобрения не вносились, можно утверждать, что в данной системе наличие конкуренции видов происходит по известной схеме «хищник – жертва», где в качестве «жертвы» выступают злаки, а в качестве «хищника» – бобовые. Это становится очевидным из вида модели динамики луговой экосистемы

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left[\varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} N_1 - \gamma_1 N_2 \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 \left[\varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{K_2} N_2 - \gamma_2 N_1 \right].$$

При отсутствии конкуренции ($\frac{\varepsilon_i}{K_i} = \gamma_i = 0, i=1,2$) происходит быстрый рост процентного содержания в травостое злаков ($\varepsilon_1 = 4.7731 > 0$) и медленное уменьшение процентного содержания бобовых ($\varepsilon_2 = -0.8279 < 0$), конкуренция же видов приводит к уменьшению процентного содержания злаков ($\gamma_1 = 0.204 > 0$) и медленному приросту бобовых ($\gamma_2 = -0.01583 < 0$). Благодаря наличию конкуренции, как межвидовой, так и внутривидовой, в травостое остаются в наличии как злаковые, так и бобовые растения, а их процентное содержание стремится к некоторому стационарному состоянию, что видно из следующих рис. 1–3.

Как видно из приведенных рисунков, в исследуемой экосистеме при отсутствии удобрений и отсутствии резких изменений погодных условий с течением времени устанавливается стационарное состояние

$$N_1 \approx 78.5\%, N_2 \approx 8.9\%. \quad (10)$$

Эти значения приблизительно соответствуют четвертому полученному нами стационарному состоянию экосистемы.

При отсутствии удобрений и резких изменений погодных условий это стационарное состояние является устойчивым, т.е. можно прогнозировать, что процентное содержание в травостое злаков и бобовых не будет значительно отличаться от значений, задаваемых соотношениями (10).

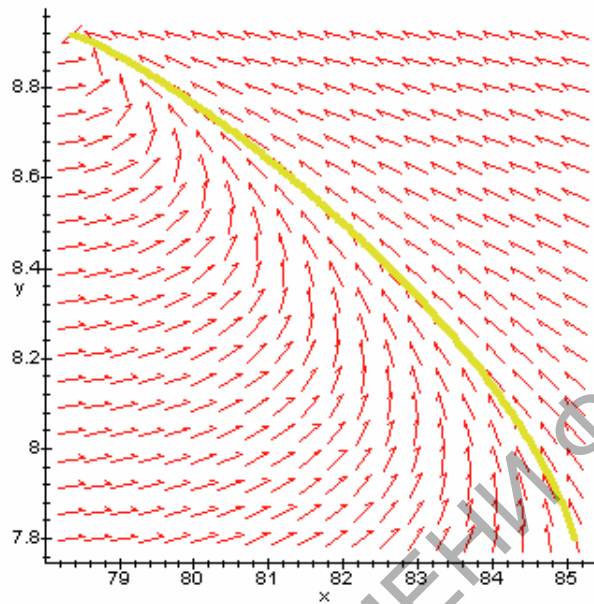


Рис.1. Траектория экосистемы в пространстве $(x, y) = (N_1, N_2)$ при начальном значении переменных $N_1 = 85.1$, $N_2 = 7.8$ (экосистема без удобрений)

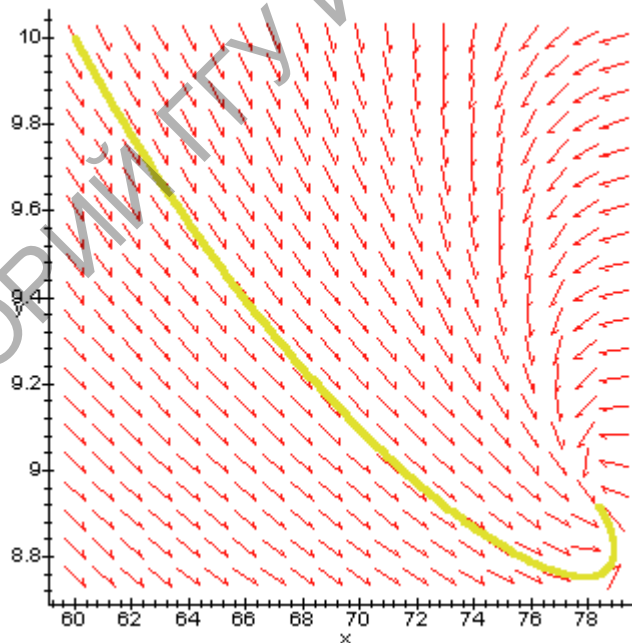


Рис.2. Траектория экосистемы в пространстве $(x, y) = (N_1, N_2)$ при начальном значении переменных $N_1 = 60$, $N_2 = 10$ (экосистема без удобрений)

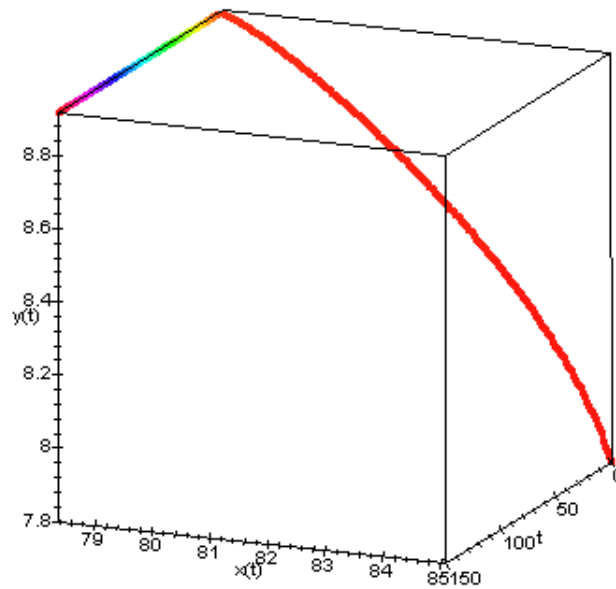


Рис.3. Траектория экосистемы в пространстве $(x, y, t) = (N_1, N_2, t)$ при начальном значении переменных $N_1 = 85.1$, $N_2 = 7.8$ (экосистема без удобрений)

На основе вышеописанной методики расчетов и компьютерного моделирования нами была исследована динамика экосистемы при внесении удобрений (вариант эксперимента – $N_{90}P_{60}K_{60}$). В этом случае для коэффициентов исходной модели динамики экосистемы получены следующие значения:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 &= 1.404; & \frac{\varepsilon_1}{K_1} &= 0.0136; & \gamma_1 &= 0.0472, \\ \varepsilon_2 &= -3.384; & \frac{\varepsilon_2}{K_2} &= 0.191; & \gamma_2 &= -0.045. \end{aligned} \quad (11)$$

Сравнивая значения коэффициентов модели (1) при отсутствии удобрений (соотношения (9)) и при внесении удобрений по варианту $N_{90}P_{60}K_{60}$ (соотношения (11)), можно сделать следующие выводы.

Внесение удобрений:

- уменьшает степень внутривидовой конкуренции у злаков и увеличивает ее у бобовых,
- способствует значительно большей устойчивости злаков к межвидовой конкуренции,
- приводит к значительной убыли процентного содержания в травостое бобовых и некоторой их “активизации” в межвидовой конкуренции.

Результаты компьютерного исследования экосистемы (при варианте внесения удобрений – $N_{90}P_{60}K_{60}$) отображены на рис. 4–6.

Как видно из приведенных рисунков, в исследуемой экосистеме при отсутствии резких изменений погодных условий с течением времени устанавливается устойчивое стационарное состояние

$$N_1 \approx 90.5\%, \quad N_2 \approx 3.6\%.$$

Следовательно, методами математического моделирования подтвержден факт увеличения в травостое процентного содержания злаков и уменьшения процентного содержания бобовых при внесении удобрений.

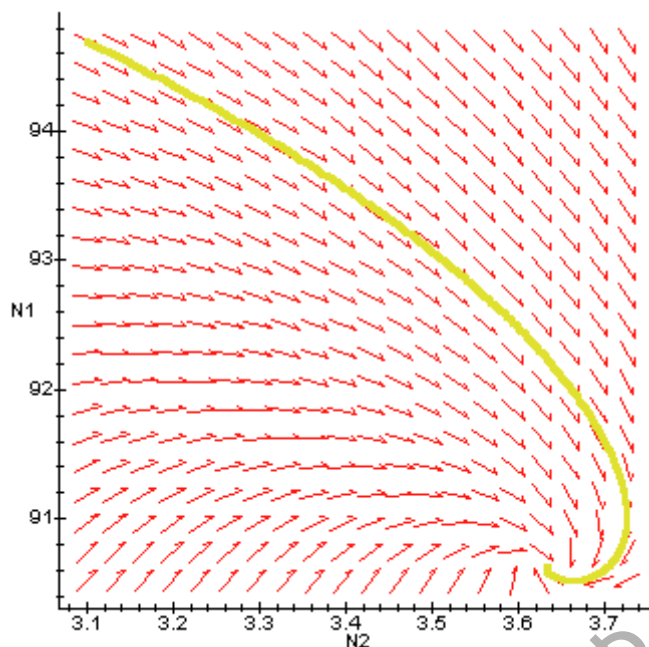


Рис. 4. Траектория экосистемы в пространстве (N_1, N_2) при начальном значении переменных $N_1 = 94.7, N_2 = 3.1$ (удобрения – $N_{90}P_{60}K_{60}$)

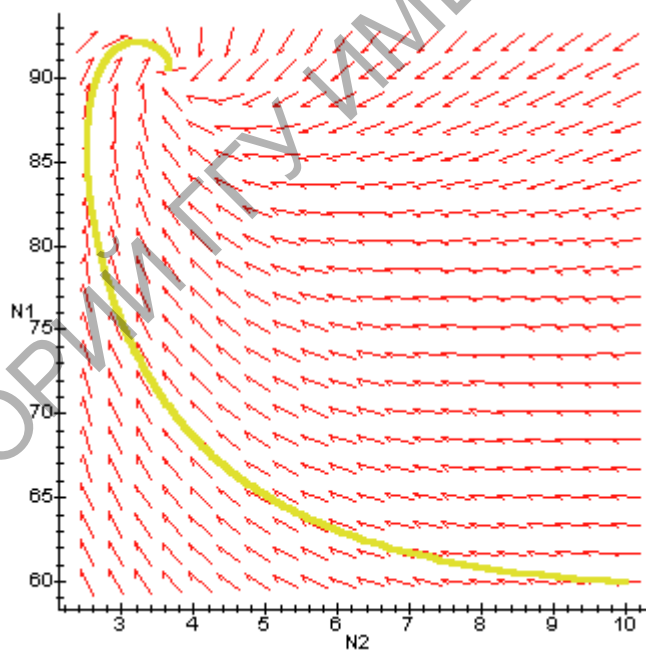


Рис. 5. Траектория экосистемы в пространстве (N_1, N_2) при начальном значении переменных $N_1 = 60, N_2 = 10$ (удобрения – $N_{90}P_{60}K_{60}$)

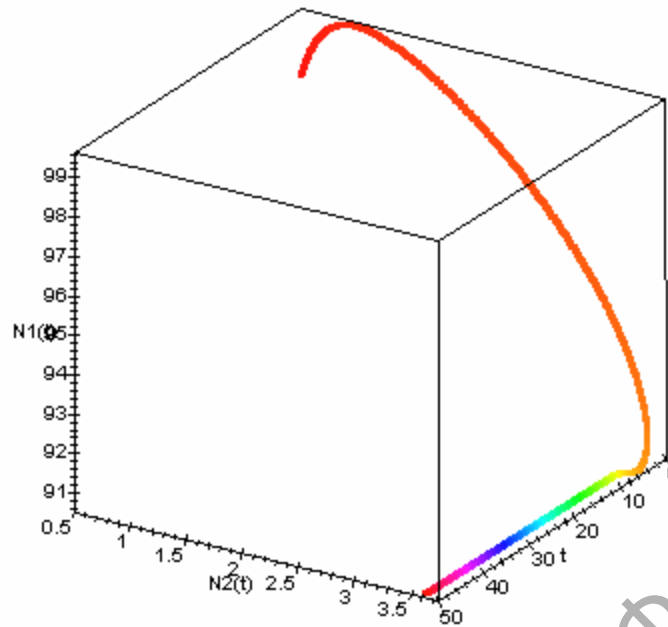


Рис.6. Траектория экосистемы в пространстве (N_1, N_2, t) при начальном значении переменных $N_1 = 98, N_2 = 0.5$ (удобрения – $N_{90}P_{60}K_{60}$)

Таким образом, можно констатировать, что полученные результаты математического моделирования динамики луговой экосистемы хорошо согласуются с опытными данными.

Работа выполнена при поддержке фонда фундаментальных исследований НАН Республики Беларусь.

Abstract

A mathematical model of functioning a meadow-ecosystem of r. Sozh near Gomel was given. For construction this model the data of L.M.Sapegin was used.

Литература

1. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ.- М.: Наука, 1978. – 352 с.
2. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за сосуществование. – М.: Мир, 1976. – 397 с.
3. Марри Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. – М.: Мир, 1983. – 397 с.

Гомельский государственный университет им. Ф.Скорины

Поступило 12.03.2002