ПРОБЛЕМА СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ЭКОСИСТЕМ ПОПУЛЯЦИОННОГО И МАСС ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДОВ

Белотелов Н.В.¹

¹*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Российской академии наук
Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» Российской академии наук, Москва, Россия.
belotel@mail.ru*

Аннотация: В работе обсуждается проблема совместного использования при моделировании экосистем популяционного и масс энергетического подходов. На примере трех задач: моделирование динамики растительности при изменении климата; моделирование связи между численностью вида и метаболизмом особи; моделирование подвижности популяции, обсуждается проблема математического описания экологических объектов. Центральными являются вопросы: - достаточно ли для описания экологических систем типичных переменных - численности популяций, число видов, концентрации биогенных элементов, а также возможно ли их совместное измерение.

Если взглянуть на историю развития математических моделей в экологии то, можно обратить внимание, что сами модели теснейшим образом связаны с историей развития экологических представлений. Термин экология был введен Э.Геккелем в 1869 г. «Экология – наука, изучающая взаимодействие организмов с окружающей средой». Целью введения такой науки по мнению Геккеля было развитие эволюционного учения Дарвина. В настоящее время эволюционный аспект отошел на второй план, а на первый вышел вопрос прогнозирования и изучения трансформации экосистем при антропогенных воздействиях.

В экологии можно выделить два подхода к описанию экосистем. Первый – массэнергетический, связан с представлением о круговороте биогенных элементов, который организуют живые системы взаимодействующие с абиотическим окружением, используя энергию Солнца. Н.В.Тимофеев-Ресовский писал: «Происходит огромный, вечный, постоянно работающий биологический круговорот в биосфере, целый ряд веществ. Целый ряд форм энергии постоянно циркулируют в этом большом круговороте биосферы». Второй – популяционный, основными переменными, используемыми при таком описании, являются концентрации или численности популяций. «Экология – научное познание взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов»

Под моделью мы понимаем формальное представление, взаимосвязей между измеримыми понятиями. Целями, создания экологических моделей, являются: объяснение наблюдаемых эффектов (колебания численности, популяционные волны и т.п.); прогнозирование состояния экосистем; формализация, имеющихся представлений (инструмент междисциплинарных исследований). В последнем случае модели позволяют по-новому взглянуть на изучаемые экологические объекты. На их основе создаются системы понятий, в которых обсуждаются исследуемые явления. «Под системой понятий, мы имеем в виду просто - на просто однозначное логическое отображение соотношений между опытными данными.» (Бор, 1971)

Целью настоящей статьи является попытка обсудить некоторые нерешенные проблемы математического описания экологических объектов. Центральными являются вопросы: - достаточно ли для описания экологических систем типичных переменных - численности популяций, число видов, концентрации биогенных элементов, а также возможно ли их совместное измерение.

Массэнергетическое описание возникло вследствие развития геохимии, что позволило в начале 20-го века осознать, что живые системы, взаимодействуя друг с другом и окружающими абиотическими факторами, организуют круговороты биогенных элементов и являются важнейшим фактором геохимической эволюции Земли. На основании этого взгляда

на функционирования экологических систем появились такие базовые понятия, как трофические цепи, продуктивность и другие, описание которых в рамках математических моделей и в настоящее время является основой для описания и прогноза поведения экологических объектов. Пионером развития математических моделей такого типа является В.А.Костицын (Костицын, 1984).

Как правило, в этих математических моделях выделяют переменные, описывающие продукционные процессы, потоки биогенных элементов, процессы синтеза и деструкции органического вещества. Для описания динамики переменных широко используют либо аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений, либо разностных уравнений, которые привязываются к пространственной сетке (если модель учитывает пространственную компоненту).

Помимо количественных – биофизических переменных в модели явно или скрыто учитываются эмпирические, феноменологические закономерности функционирования определенных элементов экосистемы, которые формулируют специалисты – биологи. Такого рода зависимости носят скорее качественный, нежели количественный характер, и, поэтому формализуются либо в виде продукционных правил, либо в виде определенных ограничений на количественные переменные. (Алексеев и др., 1992).

Примером такого типа моделей может являться модель круговорота углерода на суше, которая в различных модификациях используется в качестве подблока в глобальных моделях для оценки изменения климата

Другим способом описания экологических объектов является популяционное описание. В основе популяционного подхода лежит свойство живых систем образовывать популяции, то есть объекты, состоящие из особей, обитающих на определенном ареале, производящие другие особи и живущие конечное время. Такое описание живых систем лежит в основе широкого класса математических моделей, родоначальниками которого являются В.Вольтерра и А.Лотка (Свирижев, Логофет, 1978). Это так называемые вольтеровские модели. Основным естественнонаучным результатом этого подхода на наш взгляд является иллюстрация того факта, что сложные динамические режимы численности популяции (колебания и вспышки численности) могут объясняться межвидовыми или внутривидовыми взаимодействиями.

Важной особенностью современного этапа развития теории и практики математического моделирования в экологии является осознание того факта, что математические модели сложных систем, построенные на основании интегрирования большого количества уравнений и переменных, не приводят к ожидаемым удовлетворительным результатам прогнозирования. Поэтому актуальной задачей математического моделирования в экологии является разработка и построение иерархии взаимосвязанных моделей.

Другая проблема использования математических моделей экологических систем заключается в том, что точность экологического прогнозирования существенным образом зависит от возможности корректной идентификации модели. А точность, с которой измеряются на практике собственно экологических параметров оставляет желать лучшего.

Современные подходы к моделированию экологических объектов исходят из предположения, что все рассматриваемые фазовые переменные и параметры могут быть в принципе измерены. В этом модельеры следуют традиции классической физики, «предполагая, что всегда можно «подсмотреть» явление, не вмешиваясь в него и не влияя на него...

Пренебрежение этим обстоятельством представляет собой абстракцию, которую можно назвать абсолютизацией физического процесса. Если ее принять, то становится возможным рассмотрение физических процессов как происходящих самих по себе, вне зависимости от того, существует ли принципиальная возможность их наблюдения.» (Фок, 2007).

Далее мы обсудим три задачи, на примере которых постараемся показать невозможность одновременного измерения некоторых экологических переменных.

1. Моделирование изменения растительности при изменении климата.

Считается, что при изменении климата в первую очередь изменяться продукционные процессы и процессы деструкции, что приведет к изменению в динамике биогенных элементов прежде всего углерода.

Модели, описывающие круговороты биогенных элементов являются динамическими балансовыми структурами блочного типа. Это связано с тем, что существо многих реальных процессов заключается в накоплении и расходе вещества и энергии в отдельных естественно выделяемых компартментах, и их перетоками из одного компартмента в другой. Также блочная структура моделей связана с необходимостью описания взаимодействия процессов различной природы (физических, физико-химических, биологических, экологических) и обладающих самыми различными временными масштабами.

Примерами развитых имитационных моделей могут служить глобальные модели биосферных процессов (Моисеев и др., 1985). Отметим, что в них явно нет видового (популяционного) описания. Это затрудняет проведение их верификации и идентификации. Более того, при использовании системы балансовых уравнений необходимо учитывать точность измерения начальных данных и регрессий, описывающих функциональные зависимости.

В работах (Belotelov et al, 1993,1996) был предложен биоклиматический динамический подход, в котором для описания связи между климатом и растительностью используют "биоклиматический индекс" или "биоклиматическая схема". Под биоклиматическим индексом понимается комбинация климатических параметров (например, таких как радиация, температура, осадки), с которыми сопоставляется та или иная характеристика растительности. Формальным образом биоклиматический индекс может быть представлен отображением G множества климатических параметров $\{K\}$ на множество параметров растительного покрова $\{B\}$. $G: \{K \rightarrow B\}$

Элементами множества климатических параметров $\{K\}$ часто являются среднегодовая температура, количество осадков за период вегетации и др. Элементами множества $\{B\}$ в разных биоклиматических схемах являются такие характеристики растительности как продуктивность, количество биомассы и мортмассы растительных сообществ и т.п. В качестве примера может быть взята классификация Холдриджа.

Биоклиматические схемы характеризуют равновесное распределение растительных биомов в условиях установившегося климата. В реальных же приложениях возникает задача оценки передвижения границ растительных зон в условиях динамически меняющегося климата. В настоящее время прогнозные оценки изменения климата в основном относятся к предсказаниям нового равновесного состояния для удвоенной концентрации CO_2 в атмосфере. При получении таких прогнозов в первую очередь используются два источника: палеоаналоги предполагаемого состояния и модели общей циркуляции атмосферы. Так, в (Smith, et al, 1992) приведены результаты расчетов, соответствующих четырем различным сценариям климатических изменений, полученных на различных "равновесных" сценариях климата. Однако во всех работах такого рода не учитывается, что прогнозируемое время удвоения CO_2 существенно меньше характерных времен трансформации растительных зон. Поэтому остается неясным, к какому моменту относятся результаты прогнозов: если ко временам получения климатического сценария, то растительные зоны не успеют прийти в прогнозируемое равновесное положение. Если же результаты этих работ отнести к временам, когда растительные зоны достигнут нового равновесного состояния, то необходимо принять

дополнительное предположение о том, что после достижения состояния, определенного сценарием, климат далее не меняется.

Нами была разработана модель (Belotelov et al, 1996), в которой на основе биоклиматической схемы решается задача оценки динамики растительных биомов. Предполагая, что в первом приближении характер связи климат - растительность сохраняется и при неравновесных изменениях, биоклиматическая схема была дополнена процедурой, описывающей переход от одного типа растительности к другому. В процедуре учитывалось время, затрачиваемое на переходные процессы между, выделенными в нашей агрегации растительности, типами, которые определялись экспертами.

Попытка определения взаимосвязи подходов, описанных выше оказалась неудачной, поскольку требует анализа разномасштабной по времени и пространству биологической информации, которой не располагают биологи. Но, по-видимому такой анализ в классическом плане, предполагающим возможность совместного измерения значений разномасштабных переменных в принципе не возможен. Совмещение подходов требует неклассического способа описания.

2. Связь между численностью вида и метаболизмом особи.

Рассмотрим другую задачу – определение (моделирование) связи между численностью вида и метаболизмом особи, опираясь на анализ распределения деструкции и продукции по размерам организмам, выполненных в работах В.Г. Горшкова (Горшков, 1995, Makarieva, 2004). Будем опираться на следующие эмпирические факты. Во-первых, замкнутость круговоротов накапливаемых в экосистемах веществ обладает биологической стабильностью, которая обеспечивается конкурентным взаимодействием локальных экосистем, имеющих конечные размеры. Поэтому любой большой регион однородной растительности образует сообщество конкурирующих и нескоррелированных между собой локальных экосистем. И, во-вторых, растительные организмы различных видов занимают практически неперекрывающиеся ниши. Поэтому потребление различных видов является нескоррелированным.

Для понимания принципов организации экологических сообществ важным является вопрос о связи скорости метаболизма особей вида q с удельной численностью (плотностью) вида n .

Устойчивость экологических сообществ может быть охарактеризована минимальностью флуктуаций доступных запасов органических и неорганических веществ. Эти флуктуации возникают вследствие рассогласования во времени процессов синтеза и деструкции, организуемые различными видами (организмами), имеющими различные характерные размеры особей. Возникающие дефициты (рассогласования) могут приводить к разрушению локальных экосистем. Естественно предположить, что в процессе эволюции происходила минимизация таких флуктуаций, и это положение может считаться важным принципом организации локальных экосистем. Исходя из этого положения в работе (Makarieva, 2004) показано, что численность вида, удовлетворяющая вышесказанному принципу, связана со средним размером особи вида L и средним метаболизмом особи q

следующим выражением $n \propto \frac{1}{LF}$. Обсудим это результат с позиции математического моделирования. Полученное соотношение носит статистический характер, причем при получении ее авторы не конкретизируют характерное время усреднения. Оно не связано с типами взаимодействия между популяциями и не может претендовать на объяснение таких явлений, как колебания численности или пространственные волны. Тем не менее, ясно, что, если мы хотим рассматривать динамические процессы, происходящие в природе, нам надо вводить в качестве модельной характеристики размерный спектр потребления первичной

продукции различными популяциями, входящими в экосистему. Последнее предполагает введение в модель не только численности видов, но и доли потребляемой первичной продукции.

3. Миграционные и демографические процессы. (Белотелов, Лобанов, 1997)

Миграции являются частным случаем адаптивного изменения поведения организма при изменившихся условиях сред, в частности при повышении плотности популяции

Миграционные процессы характеризуются радиусом индивидуальной активности особей, который представляет характерный размер индивидуальной кормовой площадки. Рассмотрим энергетический баланс особи. При этом мы не будем учитывать смертность и рождаемость, а также траты энергии на заботу о потомстве. Метаболическая мощность передвигающегося организма q связана с основным обменом q_0 следующим образом:

$q = (A(u) + 1) \cdot q_0$ где u – средняя скорость передвижения особи.

Обозначим через R – радиус индивидуальной активности, то есть характерный линейный размер индивидуальной кормовой территории. Введем характерные времена τ_R – время восстановления ресурса и τ_S – время обхода особью своей кормовой территории. Тогда, оценив площадь кормовой территории особи, используя калорийность ресурса и скорость его восстановления, а также исходя из баланса между потребленным ресурсом, и затратами на перемещение и основным метаболизмом особи, в работе (Белотелов, Лобанов, 1997) было получено соотношение, оценивающее влияние разброса в размерах взрослых особей на разброс в размерах кормовых площадок и средних скоростях перемещения $\theta(L) \cdot L \cdot \delta L = \delta u \cdot \delta R$

Это соотношение можно трактовать как соотношение неопределенности для популяции. Физический смысл ее заключается в следующем. Разброс в размерах (массах) взрослых особей в пределах одного вида (более того, одной популяции) приводит либо к разбросу в радиусах индивидуальной активности, либо в средних скоростях перемещения по ареалу. Этот разброс тем больше, чем больше размерный класс животного L и вариации размера δL . Для конкретной особи радиус ее индивидуальной активности или среднюю скорость возможно определить не точнее, чем позволяет приведенное выше соотношение.

Заключение.

Из вышеприведенных примеров можно сделать вывод, что возможно целесообразно при описании живых систем заимствовать «математические образы», возникшие в процессе описания микрофизических объектов. Поскольку, как было показано выше, принципиальные совместные измерения общепринятых в настоящее время базовых экологических переменных (численность, концентрации биогенных элементов, количество видов) имеет ограниченную совместную измеримость.

«Всякая экспериментальная установка, которая позволила бы контролировать такие (биологические) отправления с той же степенью точностью, какая требуется для четкого их описания на языке физики, будет препятствовать свободному течению жизни.» (Бор, 1971)

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 14-14-00956 П)

Литература

Материалы Пятой конференции «Математическое моделирование в экологии»
ЭкоМатМод-2017, г. Пущино, Россия

- Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. - Санкт-Петербург, Гидрометеоздат, 1992, 366 с.
- Белотелов Н.В., Лобанов А.И. Популяционные модели с нелинейной диффузией // Математическое моделирование, т.9, № 12, 1997, с. 44-56.
- Бор Н. Единство знаний Избранные научные труды. . – М., Наука Т.2., 1971, 481-497с.
- Вольтера В. Математическая теория борьбы за существование. – М., Наука, 1976, 286 с.
- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. . – М., ВИНТИ, 1995, 377 с.
- Кириленко А.П., Белотелов Н.В., Богатырев Б.Г. Моделирование сдвига растительных зон с учетом климатической нестабильности. // ДАН РАН, 338(1), 1994, с.116-118
- Костицын В.А. Эволюция атмосферы. Биосферы и климата. – М., Наука, 1984, 96 с.
- Моисеев Н.Н., Александров В.В, Тарко А.М. Человек и биосфера. . – М., Наука, 1985, 270 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М., Наука, 1978, 352 с.
- Фок В.А. Начала квантовой механики. –М.: Изд-во ЛКИ, 2007 , 375 с.
- Belotelov N.V., Bogatyrev V.G., Kirilenko A.P., Venevsky S.V. Modeling of Time-Dependent Biome Shifts Under Global Climate Changes. // Ecological Modelling 87, 1996, p.29-40
- Belotelov N.V., Bogatyrev V.G., Kirilenko A.P., Venevsky S.V. // Bioclimatic Indices Used to Estimate Vegetation Pattern Transformation, STEP Inter. 3(3), 1993, 13, p.251-253
- Makrieva A.M., Gorshkov V.G., Bai-Lian Li. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. //Ecological Complexity, 1(2004), p.139-175.
- Smith T/M., Shugart H.H., Bonan G.B., Smith J.B. Modeling the Potential Response of Vegetation to Global Climate Change. //Adv.Ecol.Res. 22, 1992, p.93-116