

**МОДЕЛИРОВАНИЕ КОНКУРЕНТНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЭКОМОРФ:
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТОПОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ**

В. С. Чернышенко

*Дніпропетровський національний університет***МОДЕЛЮВАННЯ КОНКУРЕНТНОЇ ВЗАЄМОДІЇ ЕКОМОРФ:
ВИКОРИСТАННЯ ТОПОЛОГІЧНИХ МЕТОДІВ**

Запропоновані математичні моделі для опису взаємодії екоморф О. Л. Бельгарда. За основу взято енергетичну модель конкуренції. Для аналізу моделі використано топологічні методи. Наведено вісім основних топологічних портретів системи, яким співвідносяться різні екологічні механізми конкуренції, зокрема конкуренція через ґрунтовий блок.

Ключові слова: екоморфа, конкуренція, математична модель, топологічний метод, ґрунтовий блок.

V. S. Chernyshenko

*Dnipropetrovsk National University***MODELING OF THE ECOMORPHS' COMPETITIVE INTERACTION: USAGE
OF THE TOPOLOGICAL METHODS**

Mathematical models of A. Belgard's ecomorphs' interaction are proposed. The energy model of competition has been used as a basic concept. Topological methods have been used for analyses of the model. Eight basic topological portraits of the system are represented. Different ecological mechanisms of competition (particularly, competition through the soil block) are corresponded to these portraits.

Key words: ecomorph, competition, mathematical model, topological method, soil block.

Взаимодействие между экоморфами (Бельгард, 1954) может носить различный характер. Настоящая статья направлена на описание конкурентного взаимодействия экоморф, характерного для взаимодействия между популяциями эдификаторов. На основе кибернетического подхода предлагается принципиальная математическая модель процесса, проводится полный обзор возможных сценариев конкуренции.

Тема представляется актуальной, поскольку для лесных биогеоценозов в условиях степной зоны (Травлев, 1973) характерны межэкоморфные взаимодействия именно такого рода.

Современная экология достигла уровня развития, когда богатейший материал, накопленный этой наукой, нуждается во всестороннем анализе и системном теоретическом осмыслении (Гильманов, 1986; Лаврик, 1999). Без глубокого понимания динамических процессов, которые протекают в экологических системах, невозможно рациональное планирование природоохранной деятельности, реальная борьба за сохранение природы во всем ее многообразии. Одним из важнейших инструментов, с использованием которого связываются надежды на решение названных проблем, является математическое моделирование (Ляшенко, 1999; *Jeffries*, 1990).

Важной является не только разработка моделей, но также изучение их математических свойств. Соответствующие исследования позволяют оценить устойчивость решений, спектр вариантов поведения популяций. Качественный анализ моделей помогает решить проблему их адекватности – соответствуют ли они наблюдаемым в реальности явлениям (Колесов, 1985), позволяет переходить к задачам управления и т. п.

Математическое моделирование предоставляет возможность не только изучать процессы, но и прогнозировать их развитие в будущем. Математические модели давно и плодотворно используются в экологии (Мэйнард Смит, 1974; Панасюк, 1977; *Rowe*, 1994). Как и в других случаях, методологической основой математической экологии является системный анализ, развивающий идеи кибернетики и информатики (Биологическая кибернетика, 1977; Глушков, 1964; Джефферс, 1981).

Классической возможностью описания биологической конкуренции является использование вольтерровской модели конкуренции (Вольтерра, 1976). Однако квадратичные модели не позволяют описать некоторые важные особенности процесса. В настоящей статье предлагается модель, которая построена на основе энергетического подхода к описанию динамики популяций.

Одним из эффектов, не учитываемых в классической модели, является фиксированность характера конкуренции вне зависимости от конкурентной ситуации, а также определенная «унификация» популяций, реакция которых на конкуренцию считается однотипной. В реальной природе популяции значительно различаются по конкурентному поведению и, кроме того, могут изменять свою «стратегию» (в частности, конкурентную) как путем изменения поведения особей («быстрая реакция»), так и путем изменения представленности в популяции различных генотипов («среднесрочная реакция»). Иначе говоря, популяции могут проявлять экологическую «пластичность» (Pianka, 1970).

Предлагается модель, которая учитывает (до некоторой степени) названные факторы. Она построена на основе энергетического подхода к описанию динамики популяций. Считается, что каждая из популяций характеризуется определенной «мощностью», т. е. количеством энергии, которой она располагает для реализации своих экологических функций. В рамках модели конкуренции предполагаем, что популяция выполняет две такие функции: обеспечивает свое собственное развитие (размножение, наращивание биомассы и т. п.) и конкурирует с экологически близкими видами (непосредственно угнетает популяции-конкуренты, например, путем выделения фитонцидов; наращивает отдельные органы, позволяющие превзойти конкурента, например, глубокие корни для преимущественного потребления воды или высокие ветви для перехвата солнечной энергии и т. п.)

Мощность популяции, в зависимости от ее численности, будем оценивать в соответствии с логистическим законом (Pianka, 1970):

$$P_x = r_x \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x} \right). \quad (1)$$

Здесь, как и ранее, r_x – коэффициент Мальтуса, оценивающий способность популяции к росту, а K_x – равновесная численность, которую популяция может достигнуть в данном местообитании.

Естественно, что энергетические возможности популяции как целого отсутствуют при ее нулевой численности. Также они равны нулю при равновесной численности K_x , когда мощность отдельных особей полностью поглощается внутривидовой конкуренцией. Легко показать, что максимальная мощность соответствует численности $K_x / 2$, составляющей половину равновесной («плотности полунасыщения») (Грин, 2003). К недостаткам формулы (1) следует отнести возможность отрицательности мощности при численностях, превышающих равновесную. Модель при таких численностях не будет адекватно описывать динамику популяции.

Будем считать параметры r_x и K_x основными для экологической характеристики популяции в данном местообитании (ниже они будут дополнены параметром L_x – интенсивностью вовлеченности популяции в конкуренцию).

Классическая вольтерровская модель соответствует предположению, что все энергетические ресурсы популяций направлены на развитие, наличие же конкуренции вносит в этот процесс помехи, что снижает скорость развития (делая ее иногда даже отрицательной). Используем иное представление: энергетические ресурсы, которые ограничены и определяются соотношением (1), делятся популяцией между двумя процессами: развитием и конкуренцией. Часть, идущая на конкуренцию, определяется численностями популяций-конкурентов аналогично классической модели (при нулевой численности одной из них эта доля также будет нулевой), а также параметром L_x , отражающим степень нацеленности популяции на конкуренцию.

При $L_x = 0$ популяция не угнетает конкурента, направляя все ресурсы на собственное развитие (хотя, возможно, страдает от угнетения конкурентом). При неограниченном росте L_x популяция направляет все больше энергии на конкуренцию, доля которой в общем энергетическом балансе приближается к единице.

Легко показать, что простейшей функцией, задающей долю затрат на конкуренцию и удовлетворяющей названным условиям, будет функция

$$\lambda_x = \frac{L_x \cdot x \cdot y}{1 + L_x \cdot x \cdot y}. \quad (2)$$

Очевидно, что $0 < \lambda_x < 1$. Соответственно часть ресурсов, используемая для развития, равна

$$\mu_x = \frac{1}{1 + L_x \cdot x \cdot y}. \quad (3)$$

Базируясь на логистической модели и используя соотношения (2), (3), получим следующую модель конкуренции (Чернышенко, 2006):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_x \cdot \frac{1}{1 + L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right) - r_y \cdot \frac{L_y \cdot x \cdot y}{1 + L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right); \\ \frac{dy}{dt} = r_y \cdot \frac{1}{1 + L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) - r_x \cdot \frac{L_x \cdot x \cdot y}{1 + L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right). \end{cases} \quad (4)$$

Будем называть ниже эту систему обобщенной или энергетической моделью конкуренции.

Отметим, что предложенная модель в ходе тестирования показала себя достаточно хорошо – она прекрасно ложится на биологические теории, получаемые фазовые портреты весьма разнообразны и в то же время логичны. Динамика популяций в модели (4) является более схожей с реально наблюдаемой, чем в классической модели, особенно в случае моделирования растительных сообществ и конкуренции экоморф.

Вначале укажем все возможные положения равновесия системы (4). (При этом, в силу биологической специфики задачи, нас будут интересовать только положения равновесия, попадающие в первый квадрант.) Тривиально находятся следующие четыре положения равновесия (в круглых скобках указаны их координаты на плоскости):

$$1) S_1(0,0); 2) S_2(0,K_y); 3) S_3(K_x,0); 4) S_4(K_x,K_y).$$

(Они расположены по вершинам прямоугольника, лежащего в первом квадранте, две стороны которого совпадают с осями координат.)

Кроме этих положений равновесия существуют и другие, которые находятся из системы уравнений

$$\begin{cases} r_x \cdot \frac{1}{1 + L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right) = r_y \cdot \frac{L_y \cdot x \cdot y}{1 + L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right); \\ r_y \cdot \frac{1}{1 + L_y \cdot x \cdot y} \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) = r_x \cdot \frac{L_x \cdot x \cdot y}{1 + L_x \cdot x \cdot y} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_x}\right). \end{cases} \quad (5)$$

Умножим левые части уравнений системы (5) друг на друга и приравняем полученный результат к произведению правых частей уравнений этой же системы. Тогда, после несложных алгебраических преобразований, получим уравнение кривой, на которой лежат положения равновесия системы (4), отличные от точек S_1, \dots, S_4 :

$$L_x L_y (xy)^2 = 1,$$

Эта кривая представляет собой четыре ветви гипербол

$$\sqrt{L_x L_y} \cdot x \cdot y = 1 \text{ и } \sqrt{L_x L_y} \cdot x \cdot y = -1,$$

расположенные во всех четырех ортантах плоскости. Нас интересует только гипербола, ветви которой расположены в первом и третьем ортантах:

$$x \cdot y = \frac{1}{\sqrt{L_x L_y}}. \quad (6)$$

Глобальный анализ модели (4) показал, что существует восемь и только восемь топологически различных фазовых портретов системы (сценариев конкуренции). Топология системы в большой степени зависит от знака определителя D уравнения четвертой системы, к которому сводится соотношение (6). Два случая соответствуют случаю $D < 0$ и шесть – случаю $D > 0$. На рис. 1–8 приведены для всех восьми топологически различных случаев динамики системы (4), которые могут иметь место при $D \neq 0$, типичные фазовые портреты.

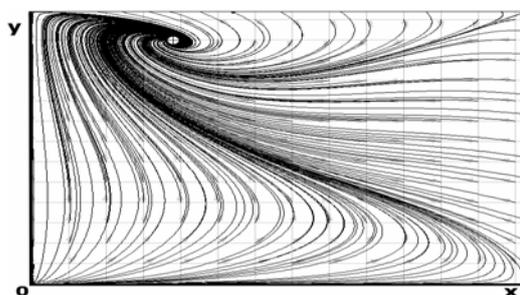


Рис. 1. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 2, r_y = 4, K_x = 2, K_y = 2, L_x = 0.5, L_y = 2$. Случай $D < 0, D_j(S_5) < 0$: устойчивый фокус, неустойчивый узел $(0,0)$, а также три седла

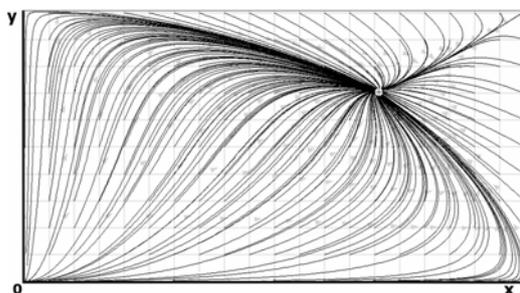


Рис. 2. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 2, r_y = 4, K_x = 2, K_y = 1, L_x = 0.5, L_y = 2$. Случай $D < 0, D_j(S_5) > 0$: устойчивый узел, неустойчивый узел $(0,0)$, а также три седла

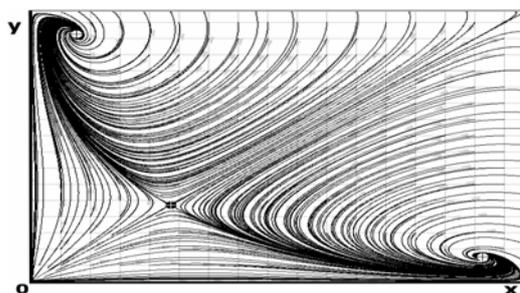


Рис. 3. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 1, r_y = 1, K_x = 5, K_y = 5, L_x = 0.5, L_y = 0.5$. Случай $D > 0, D_j(S_5) < 0, \text{tr } J(S_5) < 0, D_j(S_7) < 0, \text{tr } J(S_7) < 0$: два устойчивых фокуса, неустойчивый узел $(0,0)$, а также четыре седла

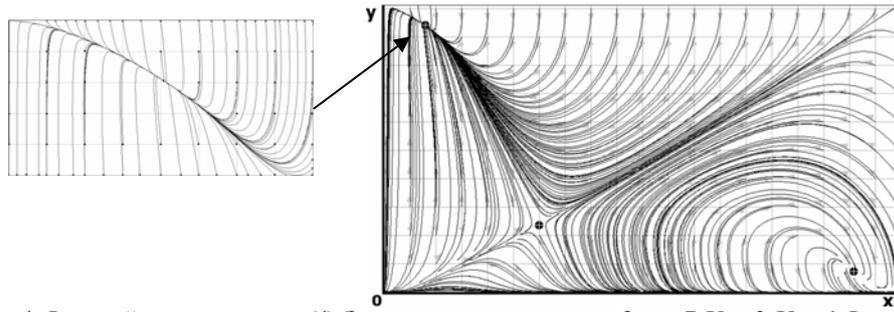


Рис. 4. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 3$, $r_y = 7$, $K_x = 2$, $K_y = 1$, $L_x = 49$, $L_y = 1$. Случай $D > 0$, $D_f(S_5) < 0$, $\text{tr } J(S_5) < 0$, $D_f(S_7) > 0$, $\text{tr } J(S_7) < 0$: устойчивый узел, устойчивый фокус, неустойчивый узел $(0,0)$, а также четыре седла

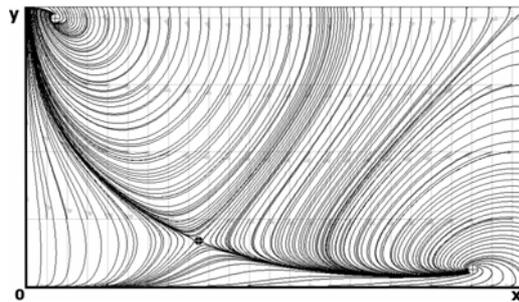


Рис. 5. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 1$, $r_y = 10$, $K_x = 6$, $K_y = 1$, $L_x = 0.9$, $L_y = 10$. Случай $D > 0$, $D_f(S_5) > 0$, $\text{tr } J(S_5) < 0$, $D_f(S_7) > 0$, $\text{tr } J(S_7) < 0$: два устойчивых узла, неустойчивый узел $(0,0)$, а также четыре седла

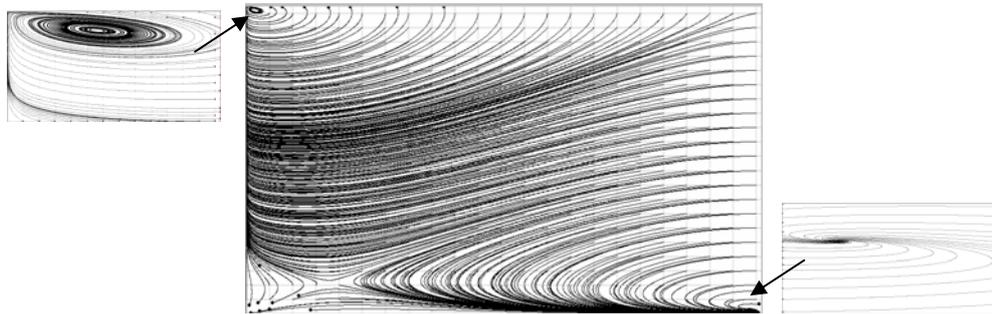


Рис. 6. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 1$, $r_y = 1$, $K_x = 2$, $K_y = 3$, $L_x = 4$, $L_y = 25$. Случай $D > 0$, $D_f(S_5) < 0$, $\text{tr } J(S_5) < 0$, $D_f(S_7) < 0$, $\text{tr } J(S_7) > 0$: устойчивый фокус, предельный цикл, неустойчивый узел $(0,0)$, а также четыре седла

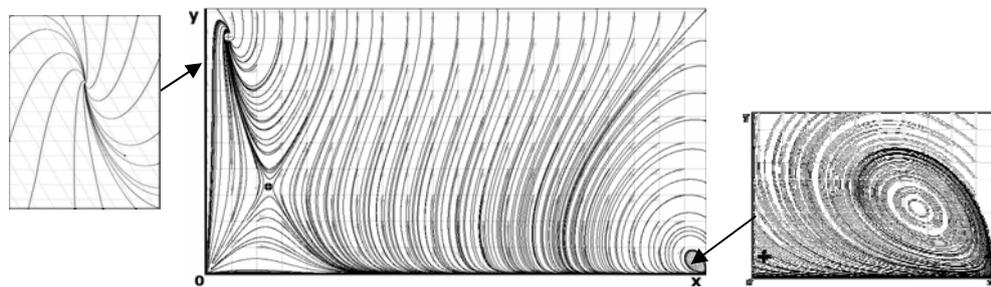


Рис. 7. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 1$, $r_y = 1$, $K_x = 4$, $K_y = 2$, $L_x = 9$, $L_y = 1$. Случай $D > 0$, $D_f(S_5) > 0$, $\text{tr } J(S_5) < 0$, $D_f(S_7) < 0$, $\text{tr } J(S_7) > 0$: устойчивый узел, предельный цикл, неустойчивый узел $(0,0)$, а также четыре седла

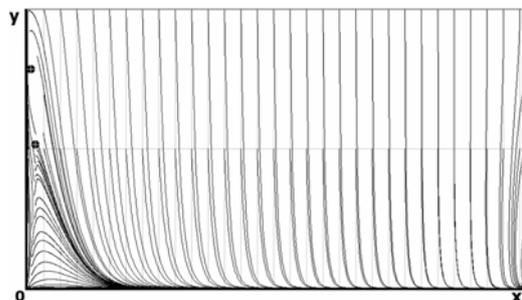


Рис. 8. Фазовый портрет модели (4). Значения параметров: $r_x = 1, r_y = 1, K_x = 15, K_y = 1, L_x = 1, L_y = 50$. Случай $D > 0, D_J(S_5) > 0, \text{tr } J(S_5) < 0, D_J(S_7) > 0, \text{tr } J(S_7) > 0$: устойчивый узел с координатами (14.99; 0.009), два неустойчивых узла (один из них – с координатами (0,0), а также четыре седла

Рисунки демонстрируют большое потенциальное разнообразие сценариев экологической конкуренции. Очень интересна возможность колебательных режимов конкуренции, которые известны в природе, но не описываются классическими моделями.

Приведенная классификация возможных сценариев взаимодействия экоморф позволяет лучше понять природу естественных сукцессий, которую, в частности, необходимо учитывать при проведении лесной рекультивации. Важно отметить, что приведенные сценарии развития включают в себя возможность взаимодействия экоморф через почвенный блок, который может рассматриваться как объект конкуренции.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 263 с.
 Биологическая кибернетика / Под ред. А. Б. Когана. – М.: Высш. шк., 1977. – 408 с.
 Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
 Гильманов Т. Г. Построение и анализ моделей экосистем / Т. Г. Гильманов, Н. И. Базилевич // Вопросы географии. – 1986. – Т. 127.
 Глушков В. М. Введение в кибернетику. – К.: Изд-во АН УССР, 1964. – 324 с.
 Грин А. С. Математические модели в экологии / А. С. Грин, Н. А. Орехов, В. Н. Новиков. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. – 269 с.
 Джеффферс Д. Введение в системный анализ: применение в экологии. – М.: Мир, 1981. – 252 с.
 Колесов Ю. С. Проблема адекватности экологических уравнений. – Ярославль: ЯГУ, 1985. – Деп. в ВИНТИ, № 1901-85.
 Лаврик В. І. Методи математичного моделювання в екології. – К.: Фітосоціоцентр, 1998.
 Ляшенко І. М. Економіко-математичні методи та моделі сталого розвитку. – К.: Вища шк., 1999. – 236 с.
 Мэйнард Смит Дж. Модели в экологии. – М.: Мир, 1974. – 184 с.
 Травлев А. П. Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1973. – Вып. 4.
 Чернышенко В. С. Исследование обобщенной модели экологической конкуренции с учетом популяционных стратегий видов / В. С. Чернышенко, В. Е. Белозеров, С. В. Чернышенко // Питання прикладної математики і математичного моделювання. – Д.: Изд-во Днепропетр. ун-та, 2006. – С. 267-288.
 Jeffries C. Mathematical modelling in ecology. – Boston: Birkhauser, 1990. – 194 p.
 Pianka E. R. On r- and K-selection // Amer. Naturalist. – 1970. – Vol. 104. – P. 592-597.
 Rowe G. Theoretical models in biology. – N.Y.: Springer, 1994.

Надійшла до редколегії 08.08.08