УДК 574

А. Г. Поздеев, В. П. Сапцин, Ю. А. Кузнецова

ОБОБЩЕНИЕ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОТКИ-ВОЛЬТЕРРЫ НА ОСНОВЕ ПРИНЦИПОВ СИСТЕМНОЙ ДИНАМИКИ

Изложены методы применения системного анализа для обобщения модели динамики экологии популяций. Разработана модель «хищник–жертва», учитывающая влияние загрязнения окружающей среды. Выведены дифференциальные уравнения в аналитической и конечно-разностной форме, которые решены в прикладной среде MathCAD.

Ключевые слова: *экология популяций, модель «хищник–жертва», загрязнение среды.*

Введение. Применение методов системного анализа в настоящее время получило широкое распространение в различных сферах природопользования. При этом используются различные виды представления систем: аналитические, статистические, множественные, лингвистические или графические. Но при всем разнообразии изучаемых природных ресурсов можно выделить определенную последовательность проведения системного анализа природных комплексов. Эта последовательность включает определение цели и назначения системы, перевод целей в количественные характеристики и критерии, определение альтернативных стратегий поведения следствий от применения каждой из альтернатив, сравнительные оценки альтернативных стратегий по заданным критериям [1].

Например, лесные биогеоценозы являются наиболее характерным примером сложных систем природного характера. В работах отечественных лесоводов появилось явное стремление дать точное определение понятия экологической устойчивости и определить связь этого понятия с понятием математической устойчивости [2].

Первоначальные попытки описания сложных экосистем сводились к эвристическим методам оценки на основе простейшего биотехнического закона, основанного на интегральном представлении логистического уравнения или уравнения роста популяции:

$$x_{n+1} = ax_n - bx_n^2 . \tag{1}$$

Первый член уравнения в правой части описывает рост, а нелинейный член ответственен за ограничение роста, связанное, например, с ограниченностью энергетических или пищевых ресурсов. Пренебрегая в этом уравнении нелинейным членом ($b = 0$), можно выписать явное решение линейного уравнения

$$x_{n+1} = ax_n \tag{2}$$

в виде

$$x_n = x_0 a^n . \tag{3}$$

Это решение устойчиво при $|a| < 1$ и неустойчиво при $|a| > 1$.

Н.Ф.Раймерсом создана классификация устойчивости экосистем, включающая устойчивость эволюционную, историческую и действующую [3].

Анализ экосистем показывает, что многие проблемы хозяйственного освоения природных ресурсов, если не подавляющее их большинство, определяются не дефицитом ресурсов, а незнанием законов, управляющих параметрами комплексов природопользования [4].

Целью работы является выработка обобщенного подхода к составлению математических моделей природно-техногенных комплексов.

Объектом исследования являются системно-динамические модели природно-техногенных комплексов. Предмет исследования направлен на обобщение модели динамики популяций Лотки-Вольтерры на основе системной динамики Форрестера.

Методы исследования основаны на применении методов системного анализа для составления обобщенных дифференциальных уравнений межвидовой конкуренции типа «хищник–жертва».

Решение задачи. Подход к анализу сложных экосистем состоит в выделении подсистем, имеющих устойчивое и целенаправленное поведение. Подсистемы в принципе оказываются весьма простыми по своей природе и имеют относительно элементарное математическое выражение. Наиболее распространенными математическими моделями являются системы линейных и нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка [1]. Это заключение относится как к детерминированным системам, преимущественно рассматриваемым в настоящей работе, так и к экосистемам стохастического характера.

В качестве примера рассмотрим взаимодействие двух динамических систем M, которые можно организовать различными способами. Способы организации систем могут отличаться, по крайней мере, одной операцией. Параметры отражают некоторые средние, или статистические свойства составляющих M-систем, которые одинаковы для двух систем в конечных состояниях.

Вероятность того, что природное состояние является благоприятным для любого произвольного технологического процесса, очень мала. Если же считать природное начальное состояние наиболее благоприятным для некоторого ансамбля технологических процессов, то антропогенное воздействие изменяет это состояние и уменьшает вероятную возможность для последующего технологического использования. Так возникает процесс изменения состояния систем, сопровождающийся возрастанием числа сочетаний природных факторов.

В общем случае микроскопическое состояние макросистемы M можно задать, придавая определенные значения микроскопическим параметрам составляющих ее μ-систем. Последние являются подсистемами системы M. Организация благоприятного природного состояния связана с энергетическими затратами, поэтому, придавая каждой μ - системе то или иное энергетическое состояние, можно определить и состояние M - системы. В любом случае можно принять, что для M - системы, находящейся в каком-либо микроскопическом устойчивом состоянии, каждое из ее состояний априори равновероятно, и чем больше число возможных состояний, тем меньше вероятность каждого. Следовательно, энтропия S M - системы с числом равновероятных состояний Λ связана зависимостью $S = S(\Lambda)$.

Пусть отдельная система состоит из двух независимых M-систем. Энтропия объединенной системы равна

$$S_{12} = S_1 + S_2 \tag{4}$$

или

$$S = S(\Lambda_{12}) = S(\Lambda_1) + S(\Lambda_2)\,. \tag{5}$$

Если две системы независимы, то число равновероятных микроскопических состояний одной не определяется состоянием другой, поэтому

$$\Lambda_{12} = \Lambda_1 \Lambda_2 \tag{6}$$

и уравнение для суммарной энтропии примет вид

$$S = S(\Lambda_1 \Lambda_2) = S(\Lambda_1) + S(\Lambda_2)\,. \tag{7}$$

В частности, это можно записать в виде

$$S = S(\Lambda) = k \ln \Lambda\,, \tag{8}$$

где k – некоторая постоянная.

Приведенный пример для стохастической системы показывает, что ее поведение определяется простой логарифмической зависимостью.

Устойчивые детерминированные системы, как правило, имеют также довольно простые математические модели. Ниже показаны аналогии между системами различной природы. Параллелизм в процессах живой и неживой природы особенно отчетливо проявляется при сравнении их математических моделей.

Как известно, экология, занимаясь популяциями, решает «вопросы о наличии или отсутствии отдельных видов, о степени их обилия или редкости, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяции». При этом один из подходов носит системный характер, пытаясь увязать свойства популяций с параметрами среды.

Ряд количественных зависимостей экологии популяций выводится на основании простых уравнений стохастического или детерминированного характера [5].

Например, в случае количественной оценки внутривидовой конкуренции используется уравнение вида

$$k = \lg(B / A)\,, \tag{9}$$

где A – конечная плотность популяции; B – начальная плотность популяции.

Сравнение этой зависимости с поведением рассмотренной выше M-системы говорит о их глубокой внутренней связи.

В случае оценки межвидовой конкуренции используется модель Лотки-Вольтерры в виде логистического уравнения

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K - N}{K}, \tag{10}$$

где N – численность популяции; K – предельная плотность насыщения; r – скорость роста популяции.

При анализе популяций двух видов с учетом коэффициентов конкуренции α_{12} и α_{21} запишем:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \cdot \frac{K_1 - (N_1 + \alpha_{12} \cdot N_2)}{K_1};$$
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \cdot \frac{K_2 - \left(N_2 + \alpha_{21} \cdot N_1\right)}{K_2}, \tag{11}$$

где индексы 1 и 2 относятся к первой и второй популяциям соответственно; α_{12} – коэффициент конкуренции, определяющий влияние второй популяции на первую; α_{21} – коэффициент конкуренции, определяющий влияние первой популяции на вторую.

Приведем способ построения простейших моделей, основанных на дифференциальных уравнениях Лотки - Вольтерры, объединив на основе принципов системной динамики балансовый метод Форрестера с построением уравнений в конечных разностях

[1, 4]. Покажем, что предельный переход при стремлении интервала итераций по времени к нулю $\Delta t \to 0$ ($DT \to 0$) приводит к дифференциальным уравнениям для непрерывных функций.

Обозначим численность или биомассу популяции жертвы N, множитель роста популяции жертвы r, а темп ее роста NG (рис. 1).

Идентификатор состояния численности популяции в некоторый момент времени запишем как N. Тогда получим разностное уравнение уровня

$$N = N + DT \cdot NG, \tag{12}$$

где DT – шаг интервала времени; NG – темп роста популяций.

Уравнение темпа в соответствии со структурной диаграммой имеет вид

$$NG = r \cdot N. \tag{13}$$

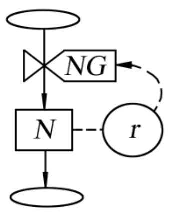


Рис. 1. Балансовая структура для роста популяции жертвы

Производя подстановку, запишем

$$N = N + DT \cdot r \cdot N. \tag{14}$$

Совершая предельный переход $DT \to 0$, получим $dN = r \cdot N \cdot dt$ или $dN / dt = r \cdot N$.

Интегрирование последнего дифференциального уравнения в пределах от нуля до некоторого времени T позволяет записать

$$\int_{N(0)}^{N(T)} \frac{dN(t)}{N(t)} = \int_0^T r \cdot dt \tag{15}$$

или

$$N(T) = N(0)\exp(-r \cdot t). \tag{16}$$

В отсутствие консументов популяция растет экспоненциально во времени (рис. 2).

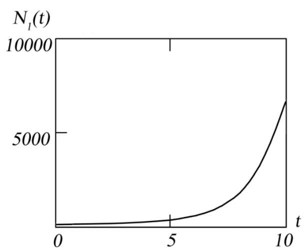


Рис.2. Кривая роста популяции жертвы: r =0,1; N_1=100; t =0…10

При условии, что жертвы уничтожаются хищником с численностью популяции C, численность жертв N будет зависеть от частоты нападений a'. Произведение $\alpha' N$ будет множителем эффективности нападений хищников. Если при отсутствии пищи хищники вследствие голодания имеют смертность q, то гибель хищников в модели компенсируется рождением новых особей со скоростью потребления пищи, пропорциональной произведению $\alpha' C$. Множитель рождаемости хищников может быть записан в виде

$$f \cdot a' \cdot C, \tag{17}$$

где f – эффективность влияния пищи на рождаемость хищников [5]. Определив темп смертности жертв ND, темпы рождаемости CG и смертности CD хищников, построим системную диаграмму модели Лотки-Вольтерры (рис. 3).

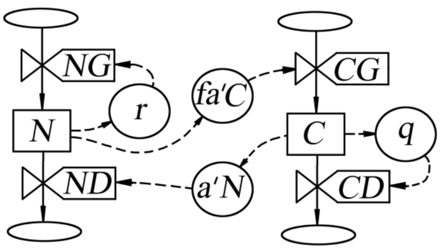


Рис. 3. Системная диаграмма модели Лотки-Вольтерры

Выпишем уравнения уровней в виде:

$$N = N + DT \cdot (NG - ND);$$
$$C = C + DT \cdot (CG - CD). \tag{18}$$

Уравнения темпов для модели имеют вид:

$$\begin{aligned} NG &= r \cdot N; \\ ND &= a' \cdot N \cdot C; \\ CG &= f \cdot a' \cdot C \cdot N; \\ CD &= q \cdot C. \end{aligned} \tag{19}$$

Производя подстановку уравнений темпов в уравнения уровней, получим систему уравнений в конечных разностях:

$$N = N + DT \cdot N \cdot (r - a' \cdot C)\,; \tag{20}$$

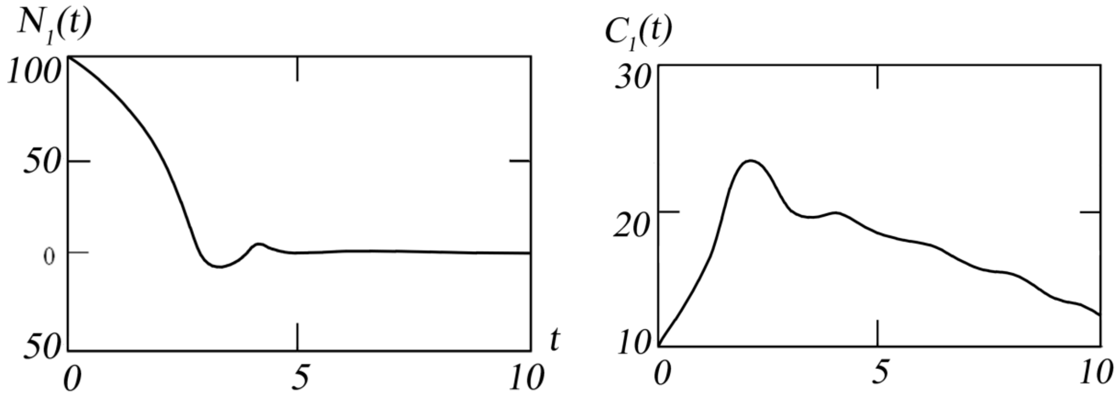
$$C = C + DT \cdot C \cdot (f \cdot a' \cdot N - q)\,. \tag{21}$$

Решение системы конечно-разностных уравнений позволяет построить кривые динамики популяций хищника и жертвы (рис.4).

Совершая предельный переход ($DT \to 0$), запишем классические уравнения Лотки-Вольтерры

$$DN / DT = (r - a' \cdot C) \cdot N\,; \tag{22}$$

$$DC / DT = (f \cdot a' \cdot N - q) \cdot C\,. \tag{23}$$



а б

Рис. 4. Решение конечно-разностного уравнения Лотки-Вольтерры: а – динамика популяции жертвы; б – динамика популяции хищника;

r =0,1; a =0,02; f=0,3; q =0,01; N_1=100; C_1=10; t =0…10

Следовательно, системный балансовый метод Форрестера позволяет вывести как уравнения Лотки - Вольтерры в конечных разностях, так и в форме системы дифференциальных уравнений. Построение системной диаграммы существенно повышает наглядность процессов, происходящих в сложной экосистеме.

Для демонстрации мощности нового подхода к описанию сложных систем дополним модель Лотки-Вольтерры подсистемой загрязнения окружающей среды (рис. 5).

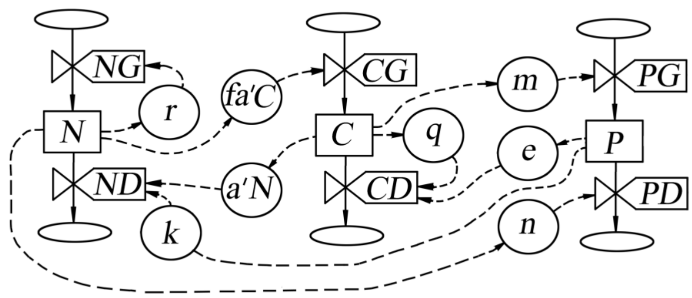


Рис. 5. Системная диаграмма Лотки - Вольтерры, расширенная за счет включения подсистемы загрязнения окружающей среды

Подсистема загрязнения среды включает уровень загрязнения P, а также темп возрастания PG и разложения загрязнения PD. Загрязнение вызывает снижение темпа рождаемости жертвы ND пропорционально произведению множителя k на уровень загрязнения P.

Одновременно загрязнение вызывает снижение темпа рождаемости хищников CD пропорционально произведению множителя e на уровень загрязнения P.

Увеличение численности жертвы N приводит к увеличению темпа разложения загрязнения PD пропорционально множителю n.

Рост численности хищников C вызывает возрастание уровня загрязнения P пропорционально множителю m.

Разумеется, подобный вид петель информационных обратных связей носит условный характер, введенный для иллюстративных целей.

Выпишем систему уравнений уровня:

$$\begin{aligned} N &= N + DT \cdot (NG - ND); \\ C &= C + DT \cdot (CG - CD); \\ P &= P + DT \cdot (PG - PD), \end{aligned} \tag{24}$$

которая дополняется системой уравнений темпов:

$$\begin{aligned} NG &= r \cdot N; \\ ND &= a' \cdot N \cdot C + k \cdot P; \\ CG &= f \cdot a' \cdot C \cdot N; \\ CD &= q \cdot C + e \cdot P; \\ PG &= m \cdot C; \\ PD &= n \cdot N. \end{aligned} \tag{25}$$

Осуществив подстановку уравнений темпов в уравнения уровней, запишем конечно - разностные уравнения:

$$\begin{aligned} N &= N + DT \cdot (r \cdot N - a' \cdot N \cdot C - k \cdot P); \\ C &= C + DT \cdot (f \cdot a' \cdot C \cdot N - q \cdot C - e \cdot P); \\ P &= P + DT \cdot (m \cdot C - n \cdot N). \end{aligned} \tag{26}$$

Системная диаграмма Лотки - Вольтерры, расширенная за счет включения подсистемы загрязнения окружающей среды, может быть представлена системой графических зависимостей (рис. 6).

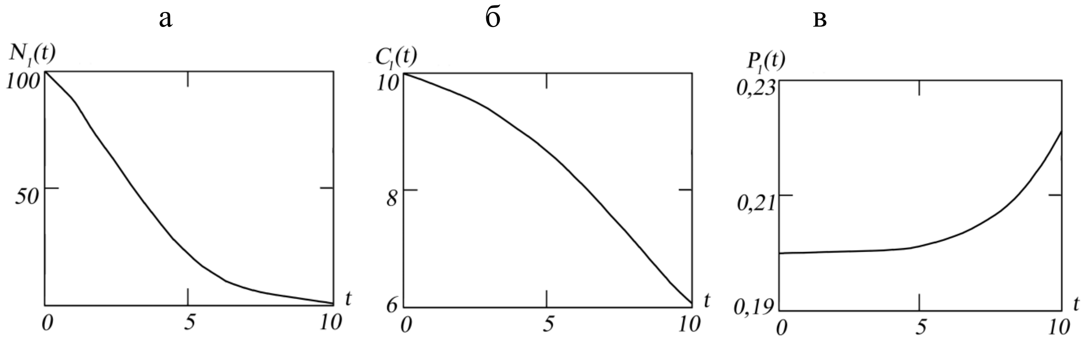


Рис. 6. Решение конечно-разностного уравнения Лотки-Вольтерры, учитывающего загрязнение среды: а – динамика популяции жертвы; б – динамика популяции хищника; в – динамика загрязнения;

r=0,1; a=0,02; f=0,3; q=0,01; k=0,2; e=0,0015; m=0,1; n=0,0002; N_1=100; C_1=10;

P_1=0,2; t=0…10

Совершая предельный переход ($DT \to 0$), получим расширенную систему дифференциальных уравнений типа Лотки-Вольтерры:

$$dN/dt = r \cdot N - a' \cdot N \cdot C - k \cdot P;$$
$$dC/dt = f \cdot a \cdot C \cdot N - q \cdot C - e \cdot P; \quad (27)$$
$$dP/dt = m \cdot C - n \cdot N.$$

Выводы.

1. Модель Лотки-Вольтерры внутривидовой конкуренции, описанная в терминах системной динамики Форрестера, образует положительную петлю связи, свидетельствующую о неограниченном росте популяции жертвы с течением времени. В частности, в отсутствии консументов процесс роста носит экспоненциальный характер.

2. Системная диаграмма для модели Лотки-Вольтерры в случае межвидовой конкуренции показывает, что в классической постановке задачи имеется ряд степеней свободы. В модели содержится две внутривидовых связи (положительная – для жертвы и отрицательная – для хищника) и две межвидовые связи, направленные от численности популяции жертвы в сторону темпа роста консументов, а также от уровня численности консументов в сторону темпа деградации численности жертв. Число возможных связей между элементами подсистем модели равно восьми, поэтому остаются свободными четыре из них.

3. Решение полученных систем дифференциальных уравнений Лотки-Вольтерры методом конечных разностей в прикладной программной среде MathCAD для случая межвидовой конкуренции демонстрирует фазовый сдвиг в динамике популяций хищника и жертвы, а также характер экспоненциального затухания квазигармонических колебаний их численности во времени.

4. Решение обобщенной системы уравнений Лотки-Вольтерры, учитывающей влияние загрязнения окружающей среды, демонстрирует более резкое снижение численности популяций хищника и жертвы по сравнению с классическим случаем за тот же временной период.

5. Приведенные примеры аналитических моделей свидетельствуют об эффективности метода аналогий в системном анализе. Внутреннее единство аналитических моделей различной природы позволяет построить обобщенную системную модель объекта произвольной сложности, представляющую собой совокупность балансовых структур техногенного и биологического характера.

6. Неустойчивость решений систем автономных уравнений может быть исследована классическими методами теории автоматического управления. В этом случае система дифференциальных уравнений предварительно линеаризуется, а затем подвергается прямому преобразованию Лапласа или иному интегральному преобразованию. Из найденного уравнения некоторого порядка n, эквивалентного системе уравнений первого порядка, определяется передаточная функция, равная отношению изображения входной величины системы к выходной. Затем анализируется структурная схема системы на основании критерия Ляпунова или Рауса–Гурвица для определения устойчивости системы.

Список литературы

1. *Форрестер, Дж.* Мировая динамика / Дж.Форрестер. – М.: Наука, 1978. – 167 с.

2. *Демаков, Ю.П.* Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты): Научное издание / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. – 416 с.

3. *Реймерс, Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.

4. *Поздеев, А.Г.* Системный эколого-экономический анализ состояния водных ресурсов: Научное издание / А.Г.Поздеев, Е.Ю.Разумов, Ю.А.Поздеева и др. – Йошкар–Ола: МарГУ, 2002. – 71 с.

5. *Бигон, М.* Экология. Особи, популяции, сообщества: Пер. с англ. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. Т. 2 – 477 с.

Статья поступила в редакцию 27.05.11

A. G. Pozdeev, V. P. Saptsin, Yu. A. Kuznetsova

GENERALIZATION OF ECOLOGY MODEL OF LOTKA-VOLTERRA POPULATION BASED ON SYSTEM DYNAMICS

Methods of system analysis use for generalization of the dynamics model of ecology of populations are stated. The "predator-prey" model is developed, the model takes into account the pollution effect. Differential equations in the analytic and finite-difference forms, solved in MathCAD application environment, are established.

***Keywords**: population ecology, "predator-prey" model, environmental pollution.*

ПОЗДЕЕВ Анатолий Геннадиевич – доктор технических наук, профессор, заведующий кафедрой водных ресурсов МарГТУ. Область научных интересов – проблемы водного транспорта и комплексного освоения водных ресурсов, математическое моделирование в гидродинамике и экологии. Автор более 60 публикаций, в том числе семи монографий, трех учебных пособий, 10 патентов и авторских свидетельств на изобретения.
E-mail: PozdeevAG@marstu.net

САПЦИН Валерий Петрович – доктор технических наук, профессор кафедры водных ресурсов МарГТУ. Область научных интересов – волновые колебания в камерах наклонных судоподъемников и их воздействие на транспортируемые суда; гидравлика вододелительных узлов открытых водных потоков; безопасность гидротехнических сооружений. Автор более 80 публикаций, в том числе шести авторских свидетельств на изобретения, монографий, учебных пособий.
E-mail: SapcinVP@marstu.net

КУЗНЕЦОВА Юлия Анатольевна – кандидат технических наук, доцент кафедры водных ресурсов МарГТУ. Область научных интересов – исследование и моделирование русловых процессов в нижних бьефах гидроузлов, математическое моделирование в гидродинамике и экологии. Автор 15 публикаций, в том числе одной монографии и одного патента РФ.
E-mail: 2103Julia@mail.ru