



В.Г. СУХОВОЛЬСКИЙ
Т.Р. ИСХАКОВ
О.В. ТАРАСОВА

ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЛЕСА им. В.Н. СУКАЧЕВА
МЕЖДУНАРОДНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИССЛЕДОВАНИЙ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ ОРГАНИЗМА
ПРИ ПРЕЗИДИУМЕ КРАСНОЯРСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА
СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.Г. СУХОВОЛЬСКИЙ
Т.Р. ИСХАКОВ
О.В. ТАРАСОВА



ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Ответственный редактор
доктор физико-математических наук,
профессор *Р.Г. Хлебопрос*



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
2008

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1	
ФЕНОМЕНОЛОГИЯ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ	6
1.1. Биологическая популяция как динамическая система	6
1.2. Динамика изолированной популяции	10
1.3. Феноменологическая теория динамики численности	13
1.4. Классификация биотических взаимодействий	15
1.5. Учет влияния модифицирующих факторов на популяционную динамику	22
Глава 2	
ОПТИМИЗАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ	24
2.1. Оптимизационный подход к моделированию популяционной динамики	24
2.2. Модель конкуренции за быстро возобновляемый ресурс	29
2.3. Оптимизационная модель системы «хищник — жертва»	34
2.4. Классификация косвенных взаимодействий между популяциями	40
Глава 3	
МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ «РЕСУРС — ПОТРЕБИТЕЛЬ»	46
3.1. Потребление кормовых ресурсов и экологические цены потребления у насекомых	46
3.2. Популяционно-энергетическая модель всплеск массового размножения насекомых	51
Глава 4	
ПРОЦЕССЫ ОСВОЕНИЯ И ИЗЪЯТИЯ ФИТОМАССЫ НАСЕКОМЫМИ	60
4.1. Особенности взаимодействия насекомых с кормовыми растениями	60
4.2. Взаимодействие кормового растения с насекомыми: вероятностный анализ процесса освоения листьев	61
4.3. Особенности взаимодействия гусениц тополевой моли с кормовыми объектами при начальном дозированном повреждении листьев	67

Глава 5

МОДЕЛИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ: ОПТИМИЗАЦИОННЫЙ ПОДХОД	79
5.1. Пространственная динамика популяции — принципы моделирования	79
5.2. Оптимальное пространственное распределение популяции (на примере тополевой моли)	80
5.3. Пространственная оптимизация роста популяции	93
5.4. Модель «вязких пальцев» при анализе распространения плоской популяционной волны	111

Глава 6

КРИТИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЭКОСИСТЕМАХ И МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	120
6.1. Критические явления в сложных системах: основные определения и свойства	120
6.2. Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода	122
6.3. Влияние модифицирующих факторов на развитие вспышки массового размножения	126
6.4. Понятие устойчивости сообществ и экосистем	128
6.5. Модель самосогласованного поля для экосистем на границе биомов	137
6.6. Уравнение стационарного состояния популяции на ограниченной территории	141
6.7. Устойчивость экосистемы, ее биоразнообразие и пространственная структура популяций	145
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	149
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	151

УДК 577.95
ББК 28.080.3
С 91



Суховольский В.Г., Исхаков Т.Р., Тарасова О.В. Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий / В.Г. Суховольский, Т.Р. Исхаков, О.В. Тарасова. — Новосибирск: Наука, 2008. — 162 с.

ISBN 978-5-02-023260-0.

В монографии рассматриваются фундаментальные научные проблемы взаимодействия популяций в экосистеме и устойчивости сообществ и экосистем. Сопоставлены различные парадигмы, определяющие взаимодействия между популяциями в экосистемах. Дано описание оптимизационного подхода к моделированию межпопуляционных взаимодействий и введена классификация их типов. Приведены методы анализа устойчивости сообществ и экосистем в рамках этого подхода. Рассмотрены оптимизационные модели прямых (конкуренция за ресурс, взаимодействие «хищник — жертва») и косвенных взаимодействий (кооперация, аменсализм, комменсализм), модели потребления ресурсов особями в популяциях. Предложены модели, описывающие пространственное распределение особей в экосистемах. С точки зрения оптимизационного подхода рассмотрены вспышки массового размножения лесных насекомых. Анализируется связь между биоразнообразием экосистемы и ее устойчивостью.

Книга рассчитана на экологов и специалистов по математическому моделированию экологических процессов, студентов и аспирантов.

Табл. 10. Ил. 64. Библиогр.: 151 назв.

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор *Н.Е. Судачкова*
доктор сельскохозяйственных наук *Е.Н. Пальникова*
доктор физико-математических наук, профессор *Ю.В. Захаров*

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 08-04-07052-д), а также Сибирского отделения Российской академии наук

Без объявления

ISBN 978-5-02-023260-0

© В.Г. Суховольский, Т.Р. Исхаков,
О.В. Тарасова, 2008
© Российская академия наук, 2008
© Оформление. «Наука». Сибирская
издательская фирма РАН, 2008

ВВЕДЕНИЕ

Экосистемы представляют собой объекты, уникальные по своему многообразию, сложности конкурентных и кооперативных взаимодействий между компонентами экосистем и продолжительности времени существования отдельных компонентов (характерные времена жизни отдельных компонентов экосистем заключены в интервале от нескольких дней и недель до столетий и тысячелетий). В экосистемах идут процессы роста и гибели растений и животных, смены доминантных и субдоминантных видов, сопровождающиеся изменениями пространственной структуры популяций и сообществ в экосистемах. На функционирование и устойчивость экосистем оказывают влияние различные факторы внешней среды (в частности, климатические). Достаточно часто в экосистемах возникают катастрофические явления (пожары, вспышки массового размножения насекомых и т.п.), ведущие к гибели или существенным повреждениям отдельных компонентов экосистемы. Кроме того, все экосистемы в той или иной мере подвержены антропогенным и техногенным воздействиям.

В настоящее время основным методом моделирования экологических систем и сообществ является так называемый балансовый метод, заключающийся в том, что рассматривается система балансовых дифференциальных уравнений, характеризующих динамику популяций в сообществе или экосистеме с учетом взаимодействия изучаемых популяций с кормом, конкурентами, хищниками и паразитами. Однако если число популяций в модельной экосистеме превышает 3–4, то качественный анализ поведения таких сообществ становится практически невозможным.

В связи с этим встает задача разработки альтернативных подходов к моделированию динамики численности популяций и взаимодействий видов в модельных экосистемах и сообществах. Одним из таких подходов является оптимизационный, который заключается в анализе популяции или системы популяций с точки зрения соответствия некоторому экстремальному принципу. При этом предполага-

ется, что определенные экстремальные принципы — следствие эволюционного отбора.

С технической точки зрения модели динамики компонентов экосистем обычно представляют собой кинетические уравнения, в которых с помощью математического аппарата дифференциальных или разностных уравнений описываются изменения во времени выбранных для моделирования характеристик экосистем. Однако при таком подходе к моделированию лесных экосистем возникают серьезные технические проблемы. В частности, при большом числе взаимодействующих компонентов (сотни и даже тысячи видов) в экосистемах для анализа сопряженной динамики этих компонентов необходимо использовать систему уравнений динамики.

Например, для описания процессов роста в лесных насаждениях нужно охарактеризовать динамику роста 10–12 основных пород деревьев с учетом их возможного взаимодействия. В этом случае модель роста насаждения будет представлять собой систему уравнений Лотки — Вольтерра для 12 взаимодействующих видов. Для такой системы полное аналитическое решение получить нельзя. Фактически ситуация в моделировании популяционной динамики схожа с ситуацией, давно существующей в физике, где в принципе невозможно использовать системы кинетических уравнений для описания динамики систем с числом компонентов, большим 3–4.

Кроме того, неясно, как в кинетических уравнениях динамики компонентов экосистем учесть воздействия модифицирующих факторов (таких, например, как погодные). Так, в уравнении Ферхюльста роста популяций невозможно учесть влияние погоды на рост, добавив некоторый дополнительный член, пропорциональный температуре воздуха T (введение такого члена равносильно предположению о мгновенном самозарождении особей в популяции под влиянием абиотического фактора). Если же вводить влияние погодных факторов на процессы роста через зависимость от погоды коэффициентов модели, то для построения корректной модели необходима дополнительная теория такой параметрической зависимости, а не регрессионные уравнения, часто используемые в данном случае.

В физике для описания подобных систем применяется макроскопический подход и вместо n уравнений динамики вводятся оптимизационные принципы и такие термодинамические параметры, как температура, давление, энтропия. В этом случае число независимых параметров в модели не превосходит 2–3 при любом числе компонентов системы.

Попытки использовать методы термодинамики для моделирования процессов, происходящих в экосистемах, и ввести некоторые экстремальные принципы предпринимались неоднократно (см. последний русскоязычный обзор на эту тему [Фурсова и др., 2003]), однако пока что существенного продвижения в описании динамики взаимодействующих популяций не произошло.

В нашей работе мы предлагаем оригинальный вариант оптимизационного подхода к моделированию популяционной динамики, применение которого позволяет рассматривать сложную систему со многими компонентами с помощью одной-двух интегральных переменных и при этом учесть воздействие как регулирующих, так и модифицирующих факторов на популяционную динамику. Насколько удалась наша попытка — судить читателям.

Глава 1

ФЕНОМЕНОЛОГИЯ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

1.1. Биологическая популяция как динамическая система

Биологическую популяцию можно рассматривать как динамическую систему, состояние которой изменяется во времени в соответствии с некоторым законом и определяется набором переменных: плотностью, размерами и массой особей, плодовитостью и т.д. Множество всех теоретически возможных состояний такой сложной системы, как биологическая популяция, определяет ее фазовое пространство. Если число переменных, характеризующих систему, конечно, то фазовое пространство имеет конечную размерность.

Поведение биологической популяции в общем случае может описываться уравнениями динамики каждой из m характеристик популяции (численности, соотношения полов, физиологического состояния, пространственной структуры, массы особей и т.д.) в зависимости от изменений всех других компонентов и взаимодействия с популяциями других видов:

$$\frac{dx_i}{dt} = G(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_n); \quad i = 1, \dots, m; \quad j = 1, \dots, n, \quad (1.1)$$

где x_i — i -я характеристика изучаемой популяции; $y_1, \dots, y_n$ — плотности популяций, взаимодействующих с изучаемой; $G(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_n)$ — функция, описывающая взаимодействие изучаемой популяции с конечным числом n других популяций.

Задача, встающая при изучении конкретной сложной системы, заключается, во-первых, в том, чтобы правильно записать (1.1), выбрав вид функции $G(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_n)$, и, во-вторых, решить эту систему уравнений.

Понятно, что в общем случае при произвольном числе m компонентов системы сделать это невозможно. Но даже если рассматривается достаточно простая система, не следует забывать, что для решения (1.1) кроме вида самих функций необходимо задавать начальные и граничные условия, характеризующие систему. Кроме того, любая система в той или иной степени будет незамкнутой и для описания популяционной динамики нужно учесть миграционные процессы,

которые по отношению к системе являются внешними, т.е. такими, что динамика $F(t)$ этих процессов не зависит от состояния изучаемой системы. В этом случае уравнение (1.1) усложняется:

$$\frac{dx_i}{dt} = G(x_1, \dots, x_m, y_1, \dots, y_n) + F(t); \quad i = 1, \dots, m; \quad j = 1, \dots, n. \quad (1.2)$$

Учет этих обстоятельств еще более затрудняет задачу и поэтому успехи в моделировании популяционной динамики связаны с упрощением (1.1) и (1.2).

Можно, например, предположить, что система замкнута и миграции нет, т.е. $F(t) = 0$, а переменные, характеризующие популяцию, не зависят друг от друга. Тогда система (1.1) распадется на m независимых уравнений, найти решение которых может оказаться достаточно просто. Однако и в этом случае успеха в моделировании поведения сложных систем удалось бы добиться в случае, если число переменных, введенных для описания системы, не превосходит 2–3 [Баутин, Леонтович, 1976]. При этом другие переменные, по возможности, связываются с этими базовыми переменными функциональными связями или вообще не принимаются во внимание.

В связи с этим при исследовании популяционной динамики чаще всего ограничиваются изучением изменений только одной переменной, характеризующей популяцию — ее плотности, которая объясняет процессы роста и гибели особей. В этом случае популяционную динамику описывает уравнение

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + G(x, y_1, \dots, y_n); \quad j = 1, \dots, n, \quad (1.3)$$

где x — плотность изучаемой популяции; $f(x)$ — некоторая функция, характеризующая изменение плотности популяции в зависимости от ее текущей плотности; $y_1, \dots, y_n$ — плотности популяций, взаимодействующих с изучаемой; $G(x, y_1, \dots, y_n)$ — функция, описывающая взаимодействие изучаемой популяции с конечным числом n других популяций.

Для дополнительного упрощения можно, например, предположить, что взаимодействия изучаемой популяции с другими популяциями независимы и тогда общее взаимодействие есть аддитивная сумма парциальных взаимодействий:

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + \sum_{j=1}^n g(x, y_j); \quad j = 1, \dots, n. \quad (1.4)$$