

**О МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ ЭКОМОРФ
А. Л. БЕЛЬГАРДА**

В. С. Чернышенко

Дніпропетровський національний університет

ПРО МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОМОРФ О. Л. БЕЛЬГАРДА

Пропонується метод побудування моделі екоморф, основаної на аналізі пристосування окремих фітокомпонент до умов біогеоценозу. З цією метою було модифіковане класичне логістичне рівняння. Демонструються варіанти залежності коефіцієнта росту та найбільшої щільності насичування екологічної ніші від факторів середовища. Запропонований метод використаний для побудови комп'ютерної моделі. Результати роботи цієї моделі ретельно проаналізовані і представлені у вигляді інтуїтивно зрозумілих графіків.

Ключові слова: моделювання, екоморфи, фітопопуляції, логістичне рівняння.

V. S. Chernyshenko

Dnepropetrovsk National University

MATHEMATIC MODELING OF ECOMORPH BY BEL'GARD O. L.

In the given work they offer the method of construction of ecomorph model, based on the analysis of adaptation of separate phytocomponents to conditions of biogeocenosis. With this end in view the classical logistic equation was modified. Some variants of dependence of growth ratio and saturation density of environmental niche on environmental factors are displayed. The offered method was used to build up a computer model. Operating results of the model have been carefully analyzed and represented by way of sufficiently comprehensible diagrams.

Keywords: modeling, ecomorph model, phytopopulation, logistic equation, environmental factors, phytocomponents.

Одним из основных путей исследования лесных массивов, степных комплексов и других фитоценозов является изучение взаимодействия между растениями и факторами среды, в которой они произрастают. Существует огромное количество работ, посвященных данной тематике (Сукачев, 1964; Работнов, 1983; Белова, Травлеев, 1999). В своих рассуждениях мы будем опираться на взгляды, изложенные в монографии проф. А. Л. Бельгарда (1950), подход которого к данной проблематике заслуженно считается классическим и эффективность которого была многократно проверена в ходе практических работ. Неоспоримым достоинством подхода является также то, что он был разработан специально для фитоценозов Приднепровья.

При изучении взаимосвязи между растениями и средой воспользуемся схемой жизненных форм (экоморф) проф. А. Л. Бельгарда, которая описывает приспособление видов как к биогеоценозу в целом, так и в отдельности к каждому из элементов экотопа: климатопу, гигротопу, термотопу и т. д. Экоморфный анализ в комплексе с популяционным позволяет прогнозировать эволюцию лесных или степных массивов, устанавливать вероятный тип популяции, комплексно обрабатывать многомерные экологические данные и т. п.

При реализации комплексных экоморфных исследований и расчетов невозможно обойтись без использования возможностей современной вычислительной техники. В экологии, так же как и во многих других областях знаний, благодаря стремительному прогрессу компьютерной техники стало возможным отказаться от приближенной трактовки прикладных вопросов и перейти к решению задач с точной постановкой. Это предполагает использование более глубоких и специальных

разделов математики. Применение методов приближенных вычислений помогает быстрее найти решение поставленных задач, оценить полноту и достоверность полученных данных, определить погрешность расчетов и т. п.

Необходимо выбрать математический аппарат для разработки модели экоморф, основанной на анализе приспособленности отдельных фитокомпонент к условиям биогеоценоза. Возьмем в качестве базовой модели экоморфы классическое логистическое уравнение (Ризниченко, Рубин, 1993)

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) x. \quad (1)$$

Здесь x – численность или биомасса популяции исследуемого вида растений, а r (коэффициент роста) представляет собой разницу между коэффициентами размножения и смертности. Биомасса популяции будет равномерно увеличиваться при $r > 0$ и уменьшаться при $r < 0$. Коэффициент K – это предельная плотность насыщения экологической ниши или ее емкость. Второй член в правой части уравнения (1) отражает ограниченность роста популяции, вызванную внутривидовой конкуренцией. Возрастание численности популяции замедляется, а затем практически прекращается при приближении к предельной плотности насыщения K .

Естественно, для каждой фитопопуляции скорость роста и внутривидовая конкуренция характеризуются своими собственными значениями, причем эти значения и характер их зависимости от факторов среды во многом определяют принадлежность популяции к той или иной экоморфе. Возьмем, к примеру, ценоморфу рудерантов (Ru). Можно утверждать, что их коэффициент роста в нарушенных местообитаниях значительно превосходит скорость роста сильвантов, степантов или других ценоморф, характерных для данного местообитания, а их предельная плотность насыщения, напротив, является значительно меньшей.

Коэффициенты r и K и, что особенно важно, характер их зависимости от факторов среды значительно варьируют в зависимости от типа экоморф. Можно сказать, что классификация экоморф является отражением разного характера зависимости коэффициентов популяции от факторов среды. Скорость роста популяции и ее максимальная плотность на рассматриваемом участке зависят от особенностей ее адаптации к климату, освещенности, продолжительности солнцестояния, температуре окружающей среды, характеру почвы, влажности и прочим факторам, классифицированным в схеме проф. А. Л. Бельгарда.

Таким образом, будем рассматривать коэффициенты r и K как функции от факторов среды $r(\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_5)$ и $K(\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_5)$, где β_1 – биологический спектр (по Раункиеру); β_2 – температура окружающей среды; β_3 – освещенность; β_4 – коэффициент засоления; β_5 – коэффициент увлажнения (локальный коэффициент увлажнения по Л. П. Травлеву (Белова, Травлев, 1999).

Факторы отражают характер среды, в которой развивается популяция, и влияют на различные экоморфы по-разному, хотя в некоторых отношениях картина зависимости экологических параметров популяции от факторов среды носит качественно схожий характер (Торнли, 1982). Возьмем в качестве примера параметр β_4 (коэффициент засоления почв). Совершенно очевидно, что при слишком большой концентрации солей в почве ни один из видов растений выжить не сможет, его популяция погибнет. С другой стороны, при полном отсутствии минеральных веществ растения также существовать не могут. Если постепенно увеличивать β_4 , начиная с нуля, популяция будет регрессировать все с меньшей скоростью. При достижении определенного уровня содержания солей она начнет развиваться, затем, с ростом показателя, станет наращивать биомассу все более интенсивно, в какой-то момент достигнув максимальной скорости. Соответствующие значения факторов среды принято называть точкой экологического оптимума (Риклефс, 1979). При превышении оптимального значения концентрации солей скорость роста популяции начнет уменьшаться и, начиная с некоторого значения β_4 , сменится процессом регрессии. Соответствующая зависимость показана на рис. 1.

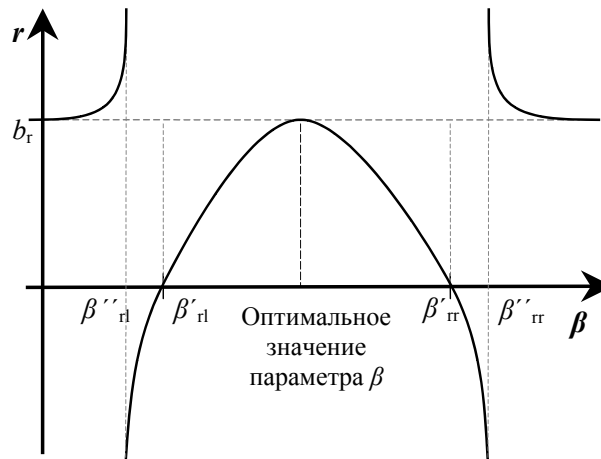


Рис. 1. Зависимость скорости роста популяции от факторов среды, рассматриваемая на отрезке $[\beta''_{пл}; \beta''_{пр}]$

Здесь отрезок $[\beta''_{пл}; \beta''_{пр}]$ включает все значения, которые может принимать фактор (в случае засоления диапазон β_4 , колеблется от $a_1 = 0\%$ до $a_2 = 100\%$). При значениях засоления, близких к 0 или к 100, популяцию ожидает немедленная смерть, т. е. скорость роста r стремится к $-\infty$. Пределы, в рамках которых популяция находится в инвазийной стадии, обозначены на графике как $\beta'_{пл}$ и $\beta'_{пр}$.

В качестве функции, задающей описанную зависимость величины r от некоторого экологического фактора β , выберем функцию вида

$$r(\beta) = b_r + \frac{\alpha_r}{(\beta - \beta''_{пл}) \cdot (\beta - \beta''_{пр})}, \quad (2)$$

где коэффициент b_r задает максимальное значение функции, α_r – отражает «сглаженность» функции (чем меньше α_r , тем сильнее функция прижата к своим асимптотам), коэффициенты $\beta'_{пл}$ и $\beta'_{пр}$ определяют правую и левую границы области определения функции. Нужно отметить, что рассматривать эту функцию мы будем лишь на отрезке $(\beta'_{пл}; \beta'_{пр})$ при ограничении

$$b_r > \frac{(\beta''_{пр} - \beta''_{пл})^2}{4\alpha_r}.$$

Описанная функциональная зависимость обладает тем недостатком, что может рассматриваться только на заданном отрезке $(\beta'_{пл}; \beta'_{пр})$. Использовать ее в качестве части модели, в рамках которой значение фактора β может принимать значения из более широкого диапазона, невозможно, поскольку функция (2) в этом случае дает заведомо неправильный прогноз.

В большинстве случаев уместнее описывать более плавную зависимость скорости роста от экологического фактора на удалении от экологического оптимума. Возьмем, к примеру, некоторое дерево умеренной зоны, минимальная температура прорастания семян которого составляет $4-10^\circ\text{C}$, а максимальная – $35-40^\circ\text{C}$, согласно М. С. Двораковскому (1983). Мы знаем диапазон допустимых температур для этого растения, однако допускаем в модели возможность (вполне естественную) выхода за ее пределы. В случае выхода температуры почвы за границы указанного интервала популяция не исчезнет мгновенно, а будет постепенно вымирать. Чем дальше температура выйдет за границы диапазона, тем с большей скоростью будет регрессировать популяция.

В этом случае область определения параметра r не ограничивается ни слева, ни справа и при удалении от точки оптимума равномерно убывает (рис. 2).

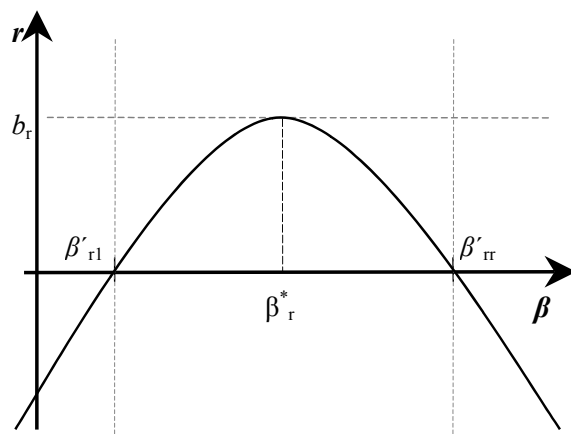


Рис. 2. Зависимость скорости роста популяции от факторов среды, рассматриваемая на всей оси β

Сравнивая рис. 1 и 2, можно убедиться, что графики качественно схожи, основным отличием является отсутствие у графика, изображенного на рис. 2, вертикальных асимптот.

Аналитически данный график представляется формулой

$$r(\beta) = b_r - \sqrt{\alpha_r^2 (\beta - \beta_r^*)^2 + 1} + 1. \quad (3)$$

Параметры данной функции сходны с параметрами функции (2). Исключение составляет коэффициент β_r^* , который определяет оптимальное значение параметра β . Используя обозначения функции (2), можно принять:

$$\beta_r^* = \frac{\beta_{r1}'' + \beta_{r2}''}{2}.$$

Рассмотрим теперь зависимость от некоторого экологического фактора предельной плотности насыщения K . При этом наблюдается несколько иная картина зависимости от фактора β . В качестве примера фактора по-прежнему используем коэффициент засоления почв β_4 .

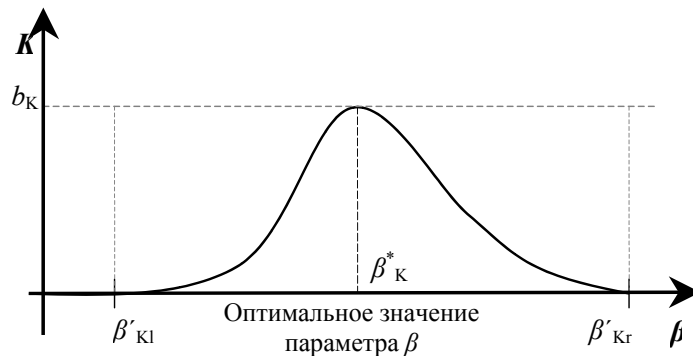


Рис. 3. Зависимость предельной плотности насыщения экологической ниши от факторов среды

На рис. 3 дано графическое представление экологической ниши – диапазона условий, при которых популяция может существовать. Емкость ниши становится существенно отличной от нуля при значении β_4 , равном β'_{K1} , затем постепенно растет и, достигнув величины экологического оптимума, начинает уменьшаться, плавно достигая значения, близкого к нулю, в точке $\beta_4 = \beta'_{K2}$.

При выборе аналитического представления этого графика логично прибегнуть к формуле плотности вероятности нормального закона распределения (Березовская и др., 1991), слегка модифицировав ее:

$$K(\beta) = b_K \cdot e^{-\frac{(\beta - \beta^*_K)^2}{\alpha_K}} \quad (4)$$

Так же, как и в случае с формулой (1), это уравнение включает в себя параметры, которые должны определяться из экспериментальных данных. Ими являются коэффициенты b_K , α_K , β^*_K . Коэффициент b_K задает максимум функции, коэффициент β^*_K – положение экологического оптимума на оси β . При помощи коэффициента α_K мы можем регулировать ширину экологической ниши растений, при этом график функции будет растягиваться или сжиматься.

Сравнивая графики, представленные на рис. 1, 2 и 3, отметим, что диапазон $[\beta'_{к1}, \beta'_{к2}]$ обычно несколько шире диапазона $[\beta'_{п1}, \beta'_{п2}]$. Во многих случаях условия среды допускают существование популяции вида, но не позволяют ей развиваться и размножаться. В этом случае популяция вымирает со смертью существующего поколения.

Что касается выбранных аналитических представлений коэффициентов r и K (см. рис. 1, 2 и 3), то к их достоинствам можно отнести следующее: они имеют простой аналитический вид, являются гладкими, отражают известные экологические закономерности. Выбранные функциональные зависимости позволяют описывать различные конкретные ситуации путем выбора конкретного набора значений основных семи параметров популяции $b_K, \alpha_K, \beta^*_K, b_r, \alpha_r, \beta'_{п1}, \beta'_{п2}$.

Построим модель, описывающую развитие популяции во времени в зависимости от одного экологического фактора. Модифицируем вид исходной модели (1), заменив в нем коэффициенты r и K соотношениями (2) и (4) соответственно.

$$\frac{dx}{dt} = \left(b_r + \frac{\alpha_r}{(\beta - \beta''_{п1}) \cdot (\beta - \beta''_{п2})} \right) \times \left(1 - \frac{x}{b_K \cdot e^{-\frac{(\beta - \beta^*_K)^2}{\alpha_K}}} \right) x \quad (5)$$

Воспользовавшись методом Эйлера, получим формулу для расчета динамики модели (5):

$$x(t + \Delta t) = \Delta t \cdot \left(b_r + \frac{\alpha_r}{(\beta - \beta''_{п1}) \cdot (\beta - \beta''_{п2})} \right) \cdot \left(1 - \frac{x}{b_K \cdot e^{-\frac{(\beta - \beta^*_K)^2}{\alpha_K}}} \right) x(t) - x(t) \quad (6)$$

Аналогично для модели, аналогичной (5), но с использованием вместо (2) формулы (3), получим:

$$x(t + \Delta t) = \Delta t \cdot \left(b_r - \sqrt{\alpha_r^2 (\beta - \beta^*_r)^2 + 1} + 1 \right) \cdot \left(1 - \frac{x}{b_K \cdot e^{-\frac{(\beta - \beta^*_K)^2}{\alpha_K}}} \right) x(t) - x(t) \quad (7)$$

Формулы (6), (7) позволяют определять значения x (биомассы популяции) в последовательные моменты времени. Для использования формул необходимо знать начальное состояние популяции (значение биомассы популяции в начальный момент времени – x_0), определить временной интервал (t_0 – начальный момент времени, t_n – конечный момент времени), задаться шагом по времени (если n_t – количество шагов по времени, то $\Delta t = (t_n - t_0)/(n_t - 1)$) и определить значения коэффициентов, о которых было сказано выше. Пусть β – значение рассматриваемого фактора среды, b_K, α_K, β^*_K – параметры функции предельной плотности насыщения, $b_r, \alpha_r, \beta'_{п1}, \beta'_{п2}$ – параметры функции коэффициента роста популяции.

Заметим также, что логистическое уравнение (1) применимо лишь к случаю устойчивых популяций, численность которых не стремится к 0, и скорость роста соответственно положительна ($r > 0$). В противном случае при построении формул,

аналогичных (6), (7), будем пользоваться вместо логистического уравнения уравнением неограниченного роста:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x, \quad r < 0.$$

Описанный метод был использован для построения компьютерной модели и проиллюстрирован на примере описания групп растений, связанных с климатическими поясами, предложенных А. Декандолем в 1874 г. (Культиасов, 1982). Последний выделял пять типов растений:

- гекистотермы – растения полярного пояса и альпийских высокогорий, для существования и роста которых требуется минимальное количество тепла;
- микротермы – растения умеренно холодного пояса;
- мезотермы – растения умеренно теплого климата;
- ксеротермы – растения пустынь, которые произрастают в условиях сухих субтропиков;
- мегатермы – растения влажных тропиков, нуждающиеся в высокой среднегодовой температуре (более 18° С).

Экспериментальная модель имитирует поведение пяти перечисленных типов растений. Так, популяция гекистотерм нуждается в низких температурах, обладает изначально небольшой численностью, достаточно узким диапазоном приемлемых факторов среды, невысокой максимальной плотностью и максимальной скоростью роста. Популяция мезотерм является самой мощной популяцией, она обладает высокой скоростью роста, может достигать большой численности и выживать в широком интервале факторов среды. Мегатермы способны набирать наибольшую биомассу и, в сравнении с остальными популяциями, характеризуются значительной скоростью роста, однако способны выживать лишь при определенной комбинации факторов. Зависимость биомассы (равновесной численности) от факторов среды для этих популяций представлена на рис. 4.

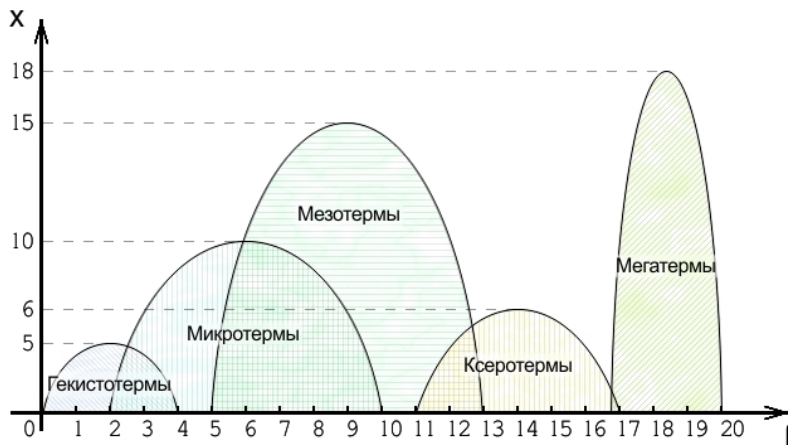


Рис. 4. Распределение пяти типов растений, представляющих определенные климатические группы (по А. Декандолю), в зависимости от температуры и максимально возможного количества их представителей на единице территории

При построении модели были взяты следующие входные параметры: $n_t = 640$ (количество шагов по времени), $t_0 = 1$ (начальный момент времени), $t_n = 2,6$ (конечный момент времени). Поведение популяций было изучено при различных значениях фактора среды: $\beta = 1,5$; $\beta = 4,5$; $\beta = 10,5$; $\beta = 14$; $\beta = 18$. Прочие входные параметры представлены в таблице.

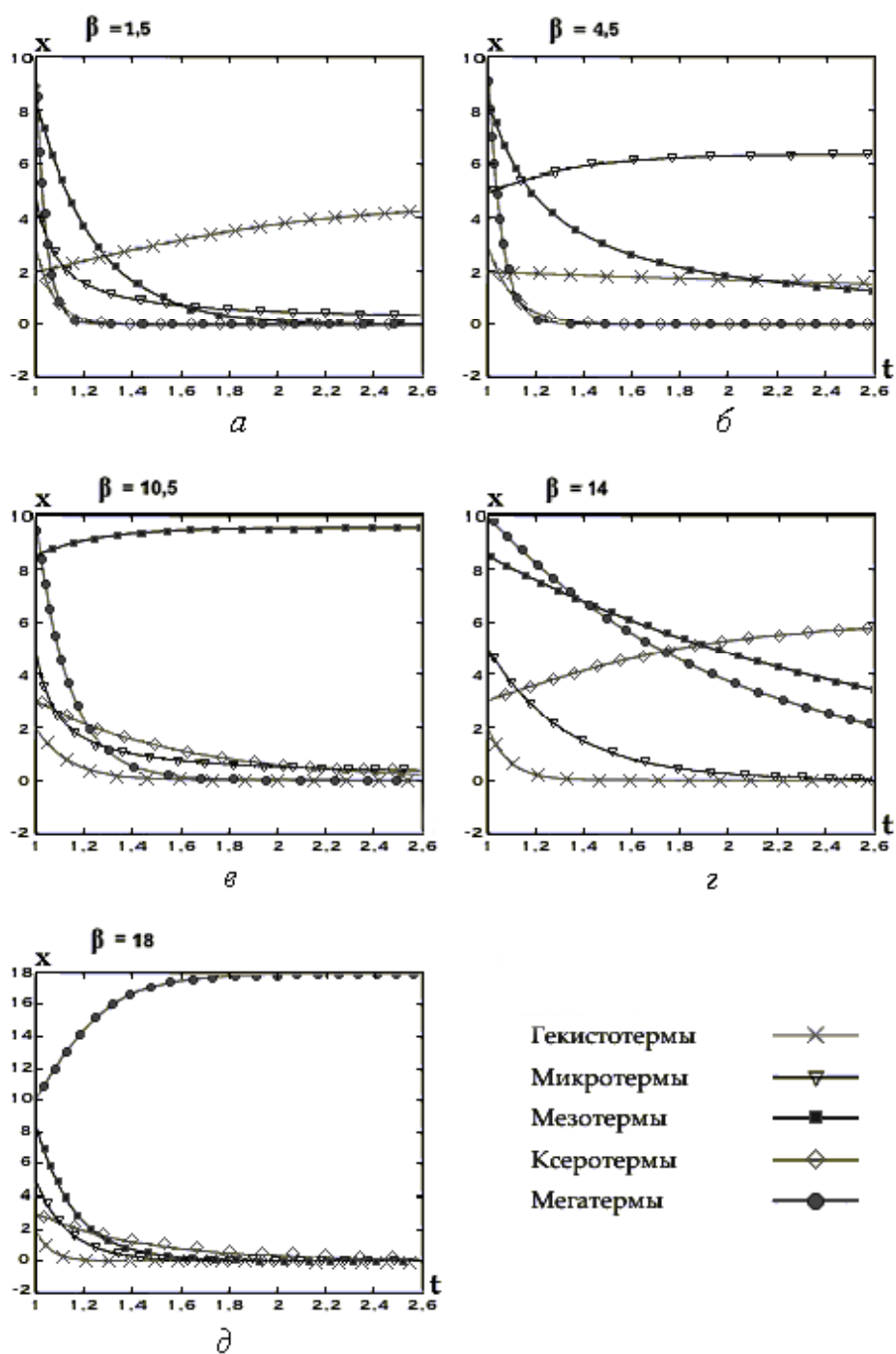


Рис. 5. Результаты, полученные в ходе моделирования пяти популяций растений, в областях с различной среднегодовой температурой – полярном поясе ($\beta = 1,5$), умеренной зоне ($\beta = 4,5$), Средиземье ($\beta = 10,5$), субтропиках ($\beta = 14$), тропиках ($\beta = 18$)

Параметры функций $r(\beta)$ и $K(\beta)$ для каждой из пяти популяций

x_0 значение биомассы популяции в начальный момент времени	a_k ширина экологической ниши растений	b_k максимальная плотность популяции	β^* параметр управления предельной плотности насыщения	a_r коэффициент сглаживаемости функции r	b_r максимальная скорость роста	$\beta'_{п}$ левая граница области определения функции r	$\beta''_{г}$ правая граница области определения функции r
Гексотермы							
2	3	5	2	1,2	2	0	4
Микротермы							
5	5	10	6	1	4	2	10
Мезотермы							
8,5	5	15	9	1,4	5,5	5	13
Ксеротермы							
3	3	6	14	1,3	2	11	17
Мегатермы							
10	3	18	18	1,8	6	16,8	20

Результаты тестирования компьютерной модели графически представлены на рис. 5. Они вполне соответствуют экологическому смыслу модели. В зависимости от адекватности экологических условий одни популяции вымирают, другие развиваются, достигая соответствующего условиям равновесия.

Для примера рассмотрим динамику популяций разных типов при одном из значений факторов среды – например, при $\beta = 4,5$. Для популяции гексотерм данные условия являются слишком теплыми, и она начинает снижать свою численность, хотя и достаточно медленно, стремясь достигнуть определенного (не нулевого, но достаточно низкого) уровня. Для этих растений условия умеренной зоны не являются оптимальными, но, в общем, приемлемы, так что их популяция может существовать, пусть при небольшой биомассе. Микротермы, естественно, активно развиваются в подходящих для них условиях, не имея конкурентов со стороны ни одной из иных групп. Для мезотерм средняя температура умеренно холодного пояса является достаточно низкой, и они снижают численность, хотя часть популяции сохраняется. Неприспособленными к подобному климату оказываются растения субтропиков и тропиков – ксеротермы и мегатермы, биомасса которых снижается до нуля за весьма короткий период времени, что вполне естественно.

На остальных графиках мы наблюдаем:

- рост гексотерм в условиях минимального тепла, при весьма малой конкуренции с микротермами (рис. 5, а);
- обилие представителей мезотерм и совсем небольшое – микротерм и ксеротерм в умеренно теплом климате (рис. 5, в);
- процветание последних в родных условиях и медленное стремление мегатерм и мезотерм к своим предельным значениям (рис. 5, з);
- абсолютное доминирование мегатерм на территории влажных субтропиков (рис. 5, д).

Настоящая статья иллюстрирует теоретический потенциал классификации жизненных форм А. Л. Бельгарда. Предложенная модель является хотя и достаточно простой, но позволяет получать наглядные и экологически корректные результаты. Без сомнения, рассмотренный подход требует дальнейшего развития. В частности, необходимо рассмотреть случай, когда параметры популяций находятся в зависимости не от одного, а от нескольких факторов, а также ситуацию, когда имеет место конкуренция между видами-производителями. Должен быть построен статистический алгоритм обработки реальных экологических данных, позволяющих рассчитывать коэффициенты, используемые для экоморфического анализа, и т. д. Модель призвана помочь экологам в более глубоком исследовании лесных массивов на территории Приднепровья.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова Н. А., Травлев А. П. Естественные леса и степные почвы. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
Березовская Ф. С., Карев Г. П., Швиденько А. З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. – М., 1991.
Двораковский М. С. Экология растений. – М.: Высш. шк., 1983. – 190 с.
Кульгасов И. М. Экология растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. – 364 с.
Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: МГУ, 1993. – 302 с.
Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 576 с.
Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / Пер. с англ. Д. М. Гродзинский. – К: Наук. думка, 1982. – 312 с.

Надійшла до редколегії 01.09.04