

## **Лекция 14 Моделирование водных и сухопутных экосистем**

### **1. Модели водных экосистем**

Модели водных экосистем занимают большое место в математической экологии, в первую очередь потому, что водная среда гораздо более гомогенна, чем суша, ее легче изучать и моделировать. Значительная доля гидробионтов, в первую очередь фитопланктон, являются микроорганизмами, к ним применимы многие методы математического моделирования разработанные и экспериментально проверенные на микробных популяциях.

Водные системы дают людям, животным, сельскому хозяйству и промышленности воду. Океаны, моря и реки обеспечивают в разных странах от 20% до 80% потребности людей в белковой пище. Однако качество воды в водоемах и их продуктивность неожиданно и резко падает. Это связано в первую очередь с тем, что водоемы традиционно использовались людьми как бесплатные системы по переработке отходов, что привело к их существенному загрязнению, нарушению естественных биологических и химических процессов. Потребности оптимизации использования водных систем и понимания происходящих в них процессов привели к быстрому развитию математического моделирования водных систем. В настоящее время насчитываются тысячи моделей разной степени сложности и подробности. Планирование любого водохозяйственного мероприятия сопровождается и предваряется построением математической модели водной системы.

В 70-80 годы особенно активно развивались модели озерных экосистем. (Jorgensen S.E. Lake management. Oxford, 1980). Одной из важнейших задач была выработка борьбы с эвтрификацией - "цветением" озер в связи с увеличением количества поступающего в них органического вещества, а также биогенных веществ, в первую очередь азота, вместе со стоками вод из сельскохозяйственных угодий. Озеро представляет собой относительно замкнутую экосистему, поэтому моделирование потоков вещества и энергии в ней обычно проводится путем выделения нескольких круговоротов, обладающих различными характерными временами. Это быстрый первичный кругооборот (фито- и бактериопланктон, легко окисляющиеся органические вещества и минеральный субстрат); вторичный круговорот - бактерии, мирный зоопланктон (фильтраторы) и некоторые виды хищного зоопланктона, высшие трофические уровни - консументы. Наконец, медленный круговорот представляют относительно консервативные компоненты: трудноокисляемое органическое вещество (водный гумус), донные отложения, популяции долгоживущих гидробионтов.

Учет иерархии времен отдельных круговоротов позволяет представить озерную экосистему в виде своеобразной "матрешки" - вложенных друг в друга процессов. При этом определяющим является первичный круговорот, системе которого на малых временах можно считать замкнутой. Более медленные процессы можно рассматривать как его возмущения.

Математические модели помогают разработать оптимальную стратегию управления водными ресурсами, в том числе рыбным хозяйством. Дело в том, что наряду с ухудшением состояния воды причиной падения продуктивности водоемов являются систематические переловы. В биологическом смысле они приводят к такому состоянию рыбного стада, когда воспроизводительная способность популяции не может компенсировать убыль в результате вылова. Перелов в экономическом смысле - это сокращение поголовья рыбного стада настолько, что промысел становится нерентабельным.

Решение задачи оптимизации систематического лова рыбы восходит к работам Баранова (1918). Представив коэффициенты общей смертности в виде суммы коэффициентов естественной и промысловой гибели в формуле численности рыбного стада, Баранов оценил величину улова и смог подойти к постановке задачи оптимального вылова. Значительный шаг в решении этой проблемы сделали Риккер (1958) и Бивертон и Холт (1957), связавшие модели с конкретным статистическим материалом рыбоводства и ихтиологии и предложившие методики решения задач управления.

Особенно большой вклад в моделирование рыбных популяций внес В.В.Меншуткин, ("Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных", Л.,1971), который представил схему взаимодействий в водной экосистеме как контур с обратными связями. Такая система может обладать устойчивым стационарным состоянием, в ней могут возникать колебательные или квазистохастические режимы. Подобные схемы, часто весьма детальные, были положены в основу моделей рыбного стада многих озер и морей.

Научную базу **описания обменных процессов водных экосистем** дали работы основоположника математической экологии Алексея Андреевича Ляпунова, крупнейшего русского ученого, стоящего у истоков также и других областей математического моделирования, в том числе математической лингвистики. В работах Ляпунова впервые в одной модели были объединены физические (гидродинамические) и биологические (хищничество) процессы. А.А.Ляпунов подчеркивал важность для экосистем как физической (поглощение энергии света), так и биологической (образование биомассы) роли фото-

синтеза. Впервые идеология такого моделирования была разработана в модели экосистемы пелагиали тропических вод океана для 44 рейса научно-исследовательского судна Витязь, задача которого состояла в изучении продуктивности этой системы в рамках международной биологической программы.(Ляпунов, 1972).

В настоящее время аналогичные модели потоков вещества и энергии используются для анализа процессов океанизации и эвтрофикации окраинных морей и описания распределения планктона в различных районах мирового океана. Последние десятилетия для океанологов и лимнологов стали доступными результаты дистанционного зондирования вод океанов и морей в видимой части спектра. Такие наблюдения дают возможность оценить концентрацию хлорофилла в поверхностном слое и на основе статистических методов оценить пространственную концентрацию фитопланктона. Таким образом, теоретические модели, основу которых заложил А.А.Ляпунов, развиваются и наполняются конкретным содержанием. Так среднемесячные поля концентрации хлорофилла рассчитаны для периода 1978-1984 гг. (Esaias et.al. 1986 и более поздние работы) на основе измерений, проведенных сканером CZCS, установленным на борту спутника "Нимбус-7" (США). Использование этих данных позволило провести статистический анализ сезонного цикла первичной продукции для северной части Атлантического океана и оценить величины глобальной фотосинтетической первичной продукции.

Оптическая активность пигментов, содержащихся в клетках фитопланктона во многом формирует свойства гидрооптических полей. Это явление служит основой разработки оптических методов исследований распределения и свойств полей фитопланктона с помощью дистанционного зондирования с борта судна, самолетов или спутниковых платформ.

Совокупность методов исследования экосистем, в первую очередь водных, с помощью оптических методов принято называть биооптикой. С ней тесно связаны методы анализа влияния биологических объектов на формирование полей освещенности с использованием методов гидрооптики и гидрофизики, с одной стороны, и гидробиологии, биофизики, теории популяций, с другой. На примере этого быстро развивающегося направления науки особенно наглядно проявляется междисциплинарность современного знания о сложных системах, включающих в себя процессы физической, химической и биологической природы.

Экодинамические модели, аккумулирующие данные, полученные с помощью дистанционных методов наблюдений, обычно содержат подмодели: а)

популяционной динамики, включающая в себя алгоритм для вычисления фотосинтетической первичной продукции; б) физическую (гидродинамическую модель переноса и диффузии и в) модель формирования подводного оптического поля. Для решения гидродинамической задачи в идеале строится специальная трехмерная гидродинамическая модель течений и горизонтального и вертикального перемешивания. Для моделирования динамики органического вещества, в частности, численности фитопланктона, важным является учет конкуренции и хищничества

## **2. Модели продукционного процесса растений**

Одной из наиболее продвинутых областей в математической экологии является моделирование продукционного процесса растений. Это определяется практической значимостью таких моделей для оптимизации агрокультуры и тепличного хозяйства. Здесь математические модели используются для выбора оптимальной стратегии проведения сельскохозяйственных мероприятий: орошения, полива, внесения удобрений, выбора сроков посева или посадки растений с целью получения максимального урожая. Для полностью контролируемого тепличного хозяйства возможно построение модели, описывающей весь цикл процессов при заданных условиях. Тогда с помощью модели оптимальный "рецепт" управления культурой может быть задан полностью на все время вегетации.

Если же моделируется посев в открытом грунте, на который оказывают влияние непредсказуемые погодные условия, агробиоценоз нуждается в оперативном управлении, для него используются динамические модели, допускающие оперативное изменение параметров и, возможно, структуры модели в соответствии с изменениями погодных условий.

Всю систему происходящих в агробиоценозе процессов обычно представляют в виде блочной иерархической структуры. Выделяются биотический и абиотический блоки. Среди биотических процессов выделяют в отдельные блоки рост и развитие посева, функционирование почвенной микрофлоры, развитие энтомофауны, развитие болезней сельскохозяйственных культур, взаимодействие посева с сорняками и др.

Абиотические блоки включают в себя модели, описывающие формирование теплового, водного режима почвы и приземных слоев воздуха, концентрации и передвижения биогенных и токсических солей, различных остатков распада пестицидов, ростовых веществ и метаболитов в почве, концентрации углекислого газа в посевах. Пример блок-схемы модели продуктивности агроэкосистемы приведен на рис. 9.



ли культур, урожай которых заключен в репродуктивных органах (злаки, бобовые) или корнеплодах. Для практических целей удобнее простая модель, позволяющая давать прогноз урожая при определенных погодных условиях или рекомендации по оптимальному режиму полива и внесения минеральных удобрений. Изучение физиологических особенностей растений и их реакций на почвенные и погодные условия требует построения сложных моделей с блочной структурой.

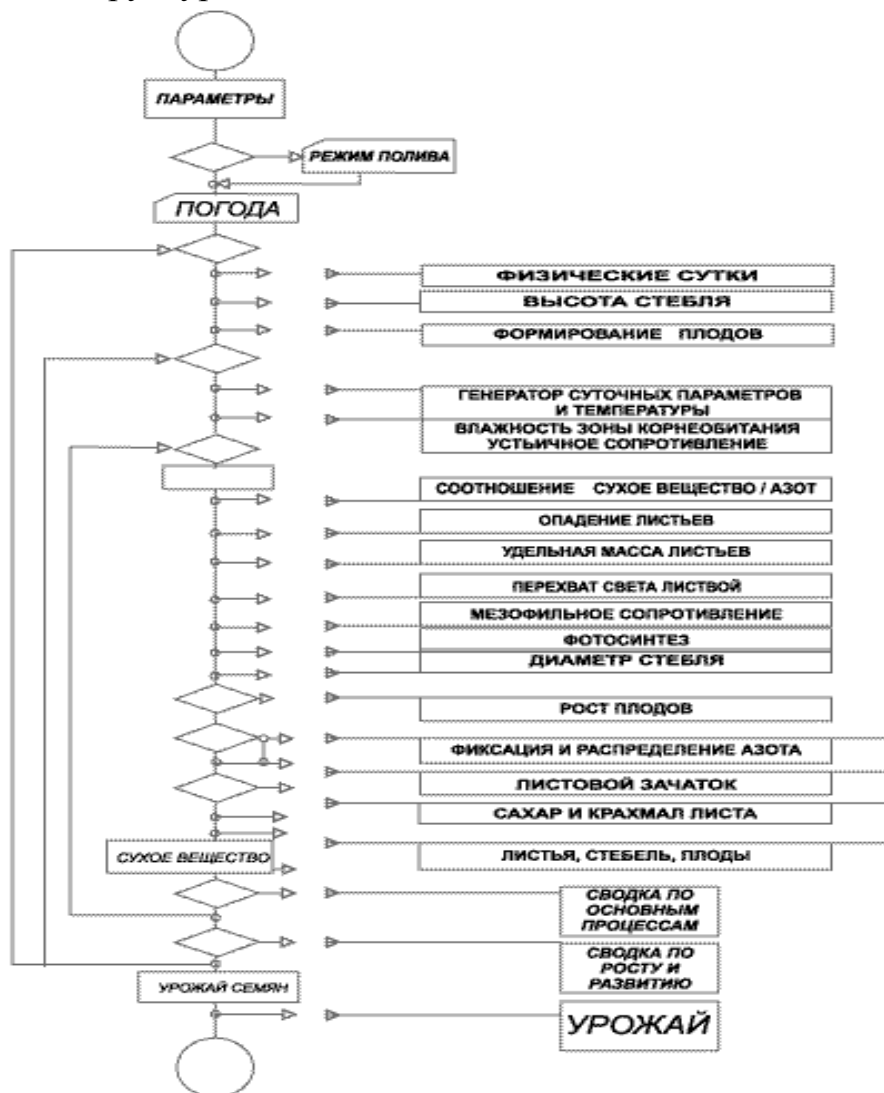


Рис.10 Блок-схема модели сои.

На рис. 10 представлена блок схема модели посева сои, которая представляет имитационное описание роста, развития и урожайности сои и считается наиболее подробной из разработанных к настоящему времени моделей сельскохозяйственных культур. В ней объединены несколько субмоделей и большое количество входных данных. В модели SOYMOD четыре: категории сухого вещества: структурные углеводы, доступные углеводы (неустойчивые соединения, которые могут передвигаться по растению), крахмал и белок. Эти вещества распределяются между различными морфологическими частями:

пластинками и черешками листьев, плодами и корнями. Предполагается, что необходимые для процессов роста и жизнедеятельности растения материалы - это азот и углерод. Они перемещаются между морфологическими частями растения и реализуются в этих частях для роста, дыхания, образования новых органов, транспортных процессов. Соотношение между углеродом и азотом используют в качестве функций контроля за ростом различных частей растения. В этом смысле модель сои относится к моделям углеродно-азотного типа.

**Модель агрофитоценоза пшеницы (система Симона)** - наиболее детальная отечественная имитационная модель продукционного процесса сельскохозяйственных растений разработана под руководством Р.А. Полуэктова в Петербургском агрофизическом институте. С математической точки зрения модель представляет собой систему из нескольких уравнений в частных производных параболического типа и нескольких десятков обыкновенных дифференциальных уравнений. При переходе к численной схеме выбирают шаг интегрирования по координате  $x$  и по времени  $t$ . Базовый временной шаг модели выбран равным одному часу, это позволяет имитировать суточный ход как абиотических (энергообмен), так и биотических (фотосинтез, метаболизм) процессов. Состояние абиотической части системы характеризуется набором вертикально распределенных переменных: радиации, температуры, и влажности воздуха в посеве, температуры и влажности почвы и др. Биологическая часть системы представлена переменными: плотность ассимилирующей поверхности фитоэлементов, поглощающей поверхности корней, плотность отдельных составляющих биомассы (углеводы, аминокислоты, белки) и фито-массы в целом и др.

В модель включено описание процессов трех типов (рис.9):

1) энерго- и массообмен, происходящий в среде обитания растений (в почве и приземном воздухе) и в самих растениях; 2) совокупность биофизических и физиологических процессов в растительном покрове, определяющих прирост биомассы, рост и развитие отдельных органов растения и формирования урожая; 3) экологическое взаимодействие культурных растений с сорняками, болезнетворными микроорганизмами и вредителями.

В качестве входных переменных выступают контролируемые (агротехника) и неконтролируемые (погода) внешние воздействия. Динамика погодных условий представлена реализациями многомерного случайного процесса. Отдельные блоки модели подробно описаны в монографиях: (Бондаренко и др., 1982; Заславский, Полуэктов, 1988). Каждый из блоков представляет собой описание группы однородных физических, биофизических, биохимических

или физиологических процессов в отдельных частях системы почва-растение-атмосфера. Каждый из блоков решает свою математическую задачу, и может быть верифицирован (т.е. проведена проверка правильности его работы) на независимых массивах экспериментальных данных. Объединение блоков в целостную систему и возможная последующая редукция (упрощение) этой системы представляет собой также самостоятельную задачу из области теории сложных систем.

Модели типа SOYMOD или СИМОНА слишком сложны для использования в практике. В своем полном объеме такие модели, действительно, служат исследовательским целям, причем они непрерывно развиваются, их структура и значения параметров уточняются с использованием новейших данных о характеристиках моделируемой системы. Их тщательный анализ открывает путь и для практических применений. Потребитель может вести диалог для решения конкретных практических вопросов сельскохозяйственного производства. Например, запрашивать возможные пределы изменения урожая для конкретного поля, задавая величину и сроки выпадения осадков или решать оптимизационные задачи о сроках и дозах внесения удобрений.

### **3. Модели лесных сообществ.**

По сравнению с агрокультурой, лесное сообщество представляет собой гораздо более сложную экосистему. Если посевы сельскохозяйственных культур можно рассматривать как пространственно однородные сообщества, то для леса такой подход очевидно не применим.

Наиболее широко принятой в современной экологии лесных сообществ является **ярусно-мозаичная концепция леса** как сложной системы. "Элементом" здесь является не отдельное дерево, а ассоциация деревьев. Лесной ценоз представляет собой пространственную мозаику, состоящую из элементов, которые развиваются относительно независимо, проходя определенные фазы развития. В цикле возобновления леса можно выделить следующие основные стадии: 1) стадия прогалины (окна), образующегося в результате гибели дерева или группы деревьев. Для этой стадии в литературе утвердился английский термин "gar"; 2) стадия прироста, на которой доминирует молодое поколение; 3) стадия зрелости, образованная взрослыми деревьями. Устойчивое существование лесного, биогеоценоза обеспечивается оптимальной **ярусно-мозаичной структурой** леса, представленного всеми тремя стадиями. Древесная ассоциация - локус, характеризуется видовым составом, густотой, пространственными размерами, которые определяют особенности развития и



процессы формирования локусов как ячеек леса в пространстве. (Подробный анализ этих понятий см.: Попадюк Р.В., Чистякова А.А. и др. "Восточноевропейские широколиственные леса")

Наибольшее распространение для кратко- и среднесрочного прогнозирования динамики конкретных экосистем на небольших территориях (1-1000 га) получили гэп-модели, основой которых является модель отдельного гэпа, описывающая динамику деревьев на участке фиксированной площади, обычно 10х10 м. В каждый момент времени каждое дерево заданной породы характеризуется определенным набором переменных. Уравнение роста зависит от светового режима, температуры и других параметров среды, также учитывается конкуренция растений за ресурсы. Возобновление и гибель деревьев на участке задают обычно каким-либо случайным процессом. Влияние соседних гэпов как правило не учитывают. Первая модель такого типа (JABOVA) (Botkin et al. 1972) строилась как большая имитационная модель. Начиная с роста отдельного дерева в оптимальных условиях с последующим учетом влияния на рост и численность деревьев уменьшения количества света и питательных веществ вследствие конкуренции. По этой методике были созданы десятки моделей для разного типа лесных сообществ.

Гэп-моделирование оказало существенное влияние на формирование ярусно-мозаичной концепции леса, может рассматриваться как широкомасштабный компьютерный эксперимент по проверке основных положений и следствий этой концепции и является примером прямого воздействия математических методов на формирование естественно-научных представлений в области экологии.

Для описания лесных массивов на больших пространственных и временных масштабах используются структурные модели метапопуляций (см. **Популяций динамика**), т.е. модели, в которых элемент (индивидуум) является субпопуляцией, состоящей из более простых объектов.

Структурные модели популяции деревьев, в которых индивидуальным объектом является отдельное дерево, неоднократно предлагались. Наиболее сложной частью этих моделей является описание взаимодействия между деревьями, которое может носить сложный нелинейный характер. При переходе к ярусно-мозаичной концепции, взаимодействие между деревьями оказывается "внутри" субпопуляции, модель которой при относительной независимости субпопуляций (локусов, гэпов) может рассматриваться автономно. Следующий этап моделирования связан с рассмотрением лесной экосистемы как метапопуляции, состоящей из большого числа гэпов. Для этого необходимо опи-

сать интенсивность гибели гэпов, как целостных образований. Такие фундаментальные характеристики, как вероятность гибели и продолжительность жизни гэпа и метапопуляции в целом, зависят от начальной численности и других характеристик начального распределения деревьев внутри гэпа. В результате моделирования получается единственное устойчивое состояние "динамического равновесия", представляющего собой мозаику находящихся в различных состояниях и возрастах гэпов, каждый из которых возникает, развивается и гибнет по внутренним законам, однако распределение всей совокупности гэпов является стационарным.

Если исходное состояние растительности было относительно однородным, (например, после быстрого заселения территории, освободившейся в результате катастрофического внешнего воздействия - пожаров, нападения насекомых, рубок и др.), то образование мелкоячеистой мозаичной структуры возможно лишь в процессе смены нескольких поколений. Поэтому на территориях, подверженных сильным внешним воздействиям на временах порядка жизни одного поколения, динамику лесной растительности моделируют в более крупных пространственных масштабах. (Карев Г.П., 1994). При этом получают оценки времени и видовые характеристики сукцессионного ряда (процесса смены видов после начала заселения территории) и пространственно-временную структуру климаксного (стационарного) сообщества.

#### **4.Оценка загрязнения атмосферы и поверхности земли.**

Важную практическую задачу математической экологии представляет расчет распространения загрязнений от уже существующих предприятий и планирование возможного размещения промышленных предприятий с соблюдением санитарных норм.

Процесс распространения промышленных выбросов происходит за счет их переноса воздушными массами и диффузии, обусловленной турбулентными пульсациями воздуха. Если наблюдать за дымовым факелом из заводской трубы, то можно заметить увлечение этого факела потоком воздуха и постепенное его разбухание по мере удаления от источника вследствие мелкомасштабной турбулентности. Факел имеет форму конуса, вытянутого в сторону движения воздушных масс. Затем факел распадается на изолированные вихревые образования, увлекаемые на большие расстояния от источника.

Почти все примеси в конечном счете рано или поздно осаждаются на поверхность Земли, тяжелые - под действием гравитационного поля, легкие - в результате диффузионного процесса. Примеси, состоящие из крупных частиц, под действием силы тяжести вскоре начинают опускаться в соответствии с за-

коном Стокса. Примеси газообразного вида типа окислов представляют легкую фракцию и особенно опасны для окружающей среды.

Большое значение в теории распространения загрязнения имеют флуктуации в направлении ветра за большой период времени - около года. За такой период воздушные массы, увлекающие примеси от источника, многократно меняют направление и скорость. Статистически такие многолетние изменения описываются специальной диаграммой, называемой розой ветров, в которой величина вектора пропорциональна числу повторяющихся событий, связанных с движениями воздушных масс в данном направлении. Максимумы диаграммы розы ветров соответствуют господствующим в данном районе ветрам. Эта информация является исходной при планировании новых промышленных объектов. При оценке допустимых загрязнений предприятий, расположенных среди большого числа экологически значимых зон (населенных пунктов, зон отдыха, сельскохозяйственных, лесных угодий и т.д.) следует учитывать также загрязнения от уже существующих предприятий региона.

Оценка загрязнения атмосферы и подстилающей поверхности пассивными и активными примесями осуществляется с помощью математических моделей, построенных на основе уравнений аэродинамики в частных производных, и также их конечно-разностных аппроксимаций.

В России большой вклад в это направление внесли работы школы академика Г.И.Марчука. Модели такого типа широко используются в Европе и США при разрешении судебных исков, предъявляемых населением или местными властями промышленным предприятиям в связи с нанесением определенного ущерба. Для оценки принесенного ущерба с использованием математического моделирования производится экспертиза, в результате которой количественно оценивается сумма штрафа, которую загрязняющее среду предприятие обязано выплатить государственным или местным органам. Такие меры оказались весьма действенными и привели в развитых странах практически к повсеместному внедрению очистительных технологий.

Модели переноса загрязняющих веществ в такого типа моделях сопрягаются с процедурой вычисления основного функционала задачи, который может представлять собой полное число выпавших примесей, санитарную опасность примесей, включать в себя ущерб, наносимый здоровью населения, сельскохозяйственным угодьям, лесным массивам, почве, затраты на восстановление окружающей среды и другие показатели. В упрощенных вариантах широко используется метод функций отклика (см. выше).