Известия ТИНРО

2010 Том 161

УДК 574.5:573.22.087.1

А.И. Михайлов*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

НЕКОТОРЫЕ ТОЧНЫЕ РЕШЕНИЯ УРАВНЕНИЙ ДИНАМИКИ ЭКОСИСТЕМ

Рассматривается математическое описание динамики экосистем большого числа видов на основе моделей трофических взаимодействий вольтерровского типа. Специальный вид системы уравнений Лотка-Вольтерра позволил свести систему к матричному дифференциальному уравнению. Будучи матричным обобщением уравнений типа Рикатти, это уравнение интегрируется в квадратурах. Таким образом, было найдено точное аналитическое описание динамики экосистем вольтерровского типа. В заключении обсуждены перспективы использования данного результата для исследования динамических моделей экосистем более общего вида.

Ключевые слова: динамика экосистем, трофическая сеть, уравнения Лотка-Вольтерра.

Mikhailov A.I. Some exact solutions of the equations of ecosystem dynamics // Izv. TINRO. — 2010. — Vol. 161. — P. 172–176.

General principles of ecosystem dynamics are investigated for the purpose of modeling the reaction of a species stock to fishery. The simplest model of trophic net — the system of Lotka-Volterra equations is considered. It is presented in a special form that allows reducing the system to the matrix differential equation. Being a matrix generalization of Ricatti equation, this equation is integrated in quadratures. Thus, the exact analytical description is found for dynamics of Lotka-Volterra type ecosystems. Possibilities to apply the obtained result for other models of dynamic ecosystems are discussed.

Key words: ecosystem dynamics, trophic net, Lotka-Volterra equation.

Введение

Одной из основных задач оценки состояния запаса и регулирования промысла является предсказание реакции популяции на промысел. Но популяция существует не изолированно, а во взаимодействии с экосистемой. Следовательно, реакция популяции в конечном счете определяется экосистемой, а значит необходимо исследование задачи прогнозирования экосистемной динамики. Разумеется, такая задача не может быть решена в общем виде — исследовать можно лишь конкретную модель. Тем не менее для специального класса моделей задача Коши для соответствующей системы дифференциальных уравнений может быть решена точно, причем метод решения не зависит от размерности пространства состояний, т.е. числа компонент системы. Задача такого рода с необходимостью предполагает аналитическое исследование. Действительно, опоры на один только эмпирический материал недостаточно: наблюдения никогда не

* *Михайлов Андрей Игоревич, аспирант, e-mail: mihailov1984@gmail.com.*

охватывают всех компонент системы и не позволяют судить о её потенциально возможной динамике, а только лишь о реализовавшихся событиях, и то с определенной степенью достоверности, обусловленной как раз потенциально возможной динамикой неучтенных компонент системы. Использование программных пакетов экологического и биопромыслового моделирования также не дает исчерпывающего ответа на вопрос "что если?"* — невозможно моделировать систему со сколь угодно большим и заранее неизвестным количеством элементов, но для систем неопределенного состава возникает именно подобная задача. Построение точных решений систем уравнений Лотка-Вольтерра произвольной размерности, рассматриваемое в данной работе, возможно, позволит отчасти прояснить, как сказывается влияние экосистемного окружения на динамике какой-либо из подсистем, обычно выступающих предметом эмпирического исследования и численного моделирования.

Метод и основной результат

Трофическая сеть общего типа

Математическая формализация объекта исследований осуществляется следующим образом. Будем считать, что экосистема описывается системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{d}{dt}\mathbf{b} = \mathbf{\Phi}(\mathbf{b}). \tag{1}$$

Экологическая специфика системы уравнений выражается двумя условиями. Первым условием является неотрицательность компонент вектора, т.е. областью определения отображения является положительный ортант. При этом область значений — всё пространство R^n, где n — число видов экосистемы. Экологический смысл этого условия достаточно прост и состоит в том, что численность или биомасса вида не может стать отрицательной, в то время как на скорость изменения биомассы такого ограничения не наложено. Вторым условием является условие знакопостоянства (3) матрицы Якоби (2) отображения (1) в его области определения:

$$\mathbf{J}(\mathbf{b}) = \frac{\partial \mathbf{\Phi}(\mathbf{b})}{\partial \mathbf{b}}; \tag{2}$$

$$S = sign\mathrm{J}(\mathrm{b}) = const. \tag{3}$$

Матрица S описывает структуру экосистемы на основе стандартной (см. Одум, 1975) классификации влияния одного вида на другой. Заметим, что условие (3) означает неизменность типа попарного взаимодействия видов при изменении их численности, т.е. рассматриваемый класс моделей не предполагает качественной структурной перестройки сообщества. В частности, пока еще недостаточно формализованные задачи эволюционной экологии были бы заведомо несовместны с предпосылками модели, поскольку эволюция экосистемы подразумевает освоение видом новых экологических ниш. Тем не менее границы применимости моделей данного класса экосистемных связей достаточно широки.

Уравнения Лотка-Вольтерра

Наиболее распространенными и применяемыми в практике экологического регулирования (Бородин и др., 2001) моделями экосистем являются уравнения

* Следует упомянуть ряд современных программных средств, ориентированных именно на решение этого вопроса (Kell et al., 2007), однако проблема в том, что сама программная процедура должна быть математически обоснована.

типа Лотка-Вольтерра. В частности, именно вольтерровский формализм описания трофических связей лежит в основе многовидовых когортных моделей, активно разрабатываемых в последнее десятилетие (Васильев, 2001; Vasilev, 2005). Каждое из уравнений системы имеет вид

$$\frac{1}{r_i}\frac{d}{dt}N_i = N_i(1 - \sum_j a_{ij}N_i), \tag{4}$$

где N_i — численности видов, а коэффициенты $\{a_{ij}\}$ описывают взаимодействие между видами следующим образом:

$a_{ij} > 0$, $a_{ij} > 0$ — i и j конкуренты;
$a_{ij} < 0$, $a_{ij} > 0$ — вид i хищник по отношению к виду j;
$a_{ij} < 0$, $a_{ij} < 0$ — i и j находятся в симбиозе.

Вольтерровская модель является частным случаем модели общего вида. Несмотря на весьма специальный вид уравнений, который, как мы далее увидим, позволит нам получить точное аналитическое решение, вольтерровская модель основывается на достаточно обоснованной гипотезе встреч и эквивалентов (Логофет, Свирежев, 1978).

Гипотеза "встреч и эквивалентов" полагает, что изменение численности i-го вида (жертвы) в результате поедания его j-м видом (хищником) определяется количеством встреч между особями данных видов, откуда и возникает произведение N_iN_j, а прирост численности хищника таков, как если бы осуществлялось немедленное преобразование съеденных особей жертвы в особи хищника с некоторым коэффициентом пропорциональности — "эквивалентом" (Логофет, Свирежев, 1978).

Построение аналитического решения

Систему (4) удобно переписать в ковариантной форме:

$$\frac{d}{dt}\mathbf{b} = \mathbf{BA}(\mathbf{b}_\infty - \mathbf{b}). \tag{5}$$

Здесь b — вектор состояния экосистемы, т.е. биомассы или численности видов. В дальнейшем мы не будем уточнять, идет ли речь о численности или биомассе, поскольку при вышеизложенных экологических предположениях вид уравнений от этого не изменится, изменится лишь интерпретация коэффициентов. Матрица $\mathrm{A} = \| r_i a_{ij} \|$ называется матрицей сообщества (Логофет, Свирежев, 1978). Вектор b_∞ — единственное нетривиальное положение равновесия. Найти положение равновесия и дать его экологическую интерпретацию можно следующим образом.

Пусть приток биогенных компонент в систему задан вектором $\mathrm{k} = \| r_i k_i \|$. Тогда, если матрица A не вырождена, можно разрешить уравнение $\mathrm{k} = \mathrm{Ab}_\infty$ и найти положение равновесия $\mathrm{b}_\infty = \mathrm{A}^{-1}\mathrm{k}$. Следует отметить, что, вообще говоря, положение равновесия может не принадлежать положительному ортанту. Тем не менее уравнение (5) не утрачивает экологического и математического смысла. Правая часть уравнения (5) определена на всем R^n, поэтому при решении уравнения (5) можно не ограничиваться положительным ортантом. Если траектория найденного решения начинается или заканчивается за пределами положительного ортанта, это лишь возникновение вакантной экологической ниши или, наоборот, неизбежное исчезновение тех видов, биомассы которых принимают отрицательные значения. Матрица B — это диагональная матрица из компонент вектора b. Поскольку условие диагональности матрицы в некотором базисе не является ковариантным, сформулируем это условие в виде

$$\mathrm{b} = \mathrm{Be}. \tag{6}$$

Это уравнение связей уже является ковариантным. Вектор состояния интерпретируется как результат действия линейного оператора B на фиксированный вектор e (сумму всех орт), и исходное уравнение (5) трактуется как проекция матричного уравнения на тот же вектор e:

$$\frac{d}{dt}\mathbf{B} = \mathbf{BA}(\mathbf{B}_\infty - \mathbf{B}). \tag{7}$$

Для матричных дифференциальных уравнений с квадратичной правой частью существует метод решения, обобщающий известные свойства уравнений типа Рикатти.

Сделаем следующую замену переменных, неявно заданную условием

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X} = \mathbf{XAB}. \tag{8}$$

Такая замена корректно определена, поскольку если интерпретировать соотношение (8) как дифференциальное уравнение, то для этого уравнения разрешима задача Коши при любом заранее заданном гладком $B(t)$. Теперь продифференцируем соотношение (8):

$$\frac{d^2}{dt^2}\mathbf{X} = \frac{d}{dt}(\mathbf{X})\mathbf{AB} + \mathbf{XA}\frac{d}{dt}\mathbf{B} = \mathbf{XA}\frac{d}{dt}\mathbf{B} + \mathbf{XABAB} \text{ —} \tag{9}$$

и домножим уравнение (7) слева на XA:

$$\mathbf{XA}\frac{d}{dt}\mathbf{B} + \mathbf{XABAB} = \mathbf{XABAB}_\infty. \tag{10}$$

Заметим, что теперь мы можем избавиться от нелинейности

$$\frac{d^2}{dt^2}\mathbf{X} = \frac{d}{dt}\mathbf{XAB}_\infty. \tag{11}$$

Линейное уравнение легко решается посредством матричной экспоненты

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X}(t) = \mathbf{X_0AB_0}\exp(\mathbf{AB}_\infty t). \tag{12}$$

Интегрируя выражение (12) и используя замену (8), вычисляем

$$B(t) = A^{-1}(X_0 + X_0AB_0\exp(AB_\infty t)(AB_\infty)^{-1})^{-1}X_0AB_0\exp(AB_\infty t). \tag{13}$$

Затем, применяя правило обращения произведения матриц $(YZ)^{-1} = Z^{-1}Y^{-1}$, упрощаем выражение (13):

$$B(t) = (B_0^{-1} + \exp(AB_\infty t)(B_\infty)^{-1})^{-1}\exp(AB_\infty t). \tag{14}$$

Используя уравнение связи (6), получаем точное выражение для вектора состояния:

$$b(t) = (B_0^{-1} + \exp(AB_\infty t)(B_\infty)^{-1})^{-1}\exp(AB_\infty t)e. \tag{15}$$

Теперь, задавшись начальными данными и параметрами системы, мы можем построить диагональную матрицу из компонент вектора начальных данных и, подставив её в выражение для точного решения, вычислить состояние системы в любой последующий момент времени.

Заключение

Знание явного вида точного решения ценно не только само по себе. В конце концов, при наличии неопределенности в начальных данных и неустойчивости движения, предсказанные состояния будут содержать всё большую и большую ошибку. Однако сам вопрос об устойчивости движения может быть решен с использованием точного решения. Есть также ряд других актуальных теоретических вопросов, где информация о точном решении была бы полезной. Это следующие задачи:

• классификация аттракторов* системы и построение глобального фазового портрета;

• исследование параметрической устойчивости;

• использование точного решения системы уравнений Лотка-Вольтерра как нулевого приближения пертурбативного решения систем вида с непостоянной матрицей сообщества;

• построение решений системы стохастических дифференциальных уравнений, обобщающих систему Лотка-Вольтерра на стохастические процессы.

Таким образом, мы получили полезный инструмент для полного анализа широкого класса моделей экосистемной динамики.

Список литературы

Бородин Р.Г., Булгакова Т.И., Васильев Д.А., Коржев В.А. Многовидовой анализ промыслового сообщества : методическое пособие / под ред. Т.И. Булгаковой. — М. : ВНИРО, 2001. — 113 с.

Васильев Д.А. Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения : монография. — М. : ВНИРО, 2001. — 111 с.

Логофет Д.О., Свирежев Ю.М. Устойчивость биологических сообществ : монография. — М. : Наука, 1978. — 352 с.

Одум Ю. Основы экологии : монография. — М. : Мир, 1975. — 740 с. (Пер. с англ.)

Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии : монография. — М. : Наука, 1987. — 368 с.

Kell L.T., Mosqueira I., Grosjean P. et al. FLR: an open-source framework for the evaluation and development of management strategies // ICES J. Mar. Sci. — 2007. — Vol. 64(4). — P. 640–646.

Vasilev D.A. Key aspect of robust fish stock assessment. — M. : VNIRO, 2005. — 103 p.

Поступила в редакцию 20.08.09 г.

* Существование нетривиальных аттракторов, отличных от устойчивого равновесия, в вольтерровских цепях показано Ю.М. Свирежевым (1987).