

ОБ ОДНОМ ПОДХОДЕ К РЕШЕНИЮ ЗАДАЧ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

© В.Д. Перминов*, Д.А. Саранча**

* Центральный аэрогидродинамический институт им. проф. Н. Е. Жуковского

** Вычислительный центр РАН им. А. А. Дородницына

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 01-01-00965)

В количественной экологии начинают активно использовать модели, основанные на свойствах отдельных особей.

В данной работе предложена и изучена такая модель популяции леммингов. Модель рассчитана на применение метода прямого статистического моделирования, который уже давно и успешно используются для решения задач динамики разреженных газов. При построении модели учитываются: 1) перемещение животных в пределах заданного ареала, 2) охрана индивидуального участка вокруг норы, 3) стычки с другими особями, 4) беременность и рождение потомства, 5) процессы кормления и голода в различные сезоны и некоторые другие процессы.

Проведенные расчеты позволили подтвердить работоспособность модели. Получены колебания численности леммингов с чередованием пиков численности в среднем через три года, что соответствует этому показателю для некоторых регионов обитания леммингов, например, на полуострове Таймыр.

ON SOME APPROACH TO SOLVING POPULATION ECOLOGY PROBLEMS

V. D. Perminov*, D. A. Sarancha**

* Central Aerohydrodynamic Institute, Russia

** Computer center of Russian Academy of Science, Russia

Modeling based on properties and processes of individuals (individual-based modeling) began to use in the quantitative ecology.

In this paper such a model has been proposed for study of a lemming (tundra mammal of the field-vole subfamily) population. The model was oriented to using the direct simulation Monte Carlo method that has been developed and successfully applied to solving numerous rarefied gas dynamics problems. The model takes into account the following processes: 1) displacement of person inside of natural living habitat, 2) guarding an individual region around a hole, 3) encounters with other persons, 4) pregnancy and birth of posterity, 5) nourishment and hungry during different seasons and some others.

Numerous calculations confirmed a model efficiency. For example, for some set of the model parameters an average period of a population cycling was equal to 3 years. The same value was fixed in field experiments at Taimir peninsula.

1. Введение. При решении задач динамики популяции исследователи чаще всего используют два различных подхода. Первый следует идеям модели Лотки-Вольтерра [1,2], описывающей взаимодействие типа «хищник-жертва» с помощью систем обыкновенных дифференциальных уравнений, для построения которых используются некоторые средние характеристики популяции. При этом, как правило, не учитываются возрастные, половые, генетические и другие характеристики особей, их распределение в пространстве, миграции и социальные аспекты поведения. Из-за этих особенностей модели результаты, полученные с ее помощью, очень трудно сравнивать с экспериментальными данными. Существенной модификацией этого подхода являются различные модели трофических взаимодействий, в которых популяция структурируется по одному или нескольким параметрам [3].

Второй подход опирается на моделирование поведения отдельных особей и получения на этой основе динамики популяции. При таком подходе все особенности отдельных особей учитываются при построении моделей жизненных процессов, в которых они участвуют. Количество параметров модели при таком подходе резко возрастает, позволяя при построении математической модели учитывать имеющиеся экспериментальные данные практически в полном объеме. Наиболее естественными численными методами, используемыми при таком подходе, являются статистические методы.

В настоящей работе построена статистическая модель поведения тундровых животных – леммингов (*Dicrostonyx torquatus chionopyges*), а для численного моделирования использован метод прямого статистического моделирования Монте Карло. Этот метод был предложен австралийским профессором Бёрдом в начале 60-х для решения задач динамики разреженного газа [4] и с тех пор стал общепризнанным инструментом исследования в этой области. Основная идея метода состоит в предположении, что на малом временном шаге можно разделить два взаимосвязанных процесса – движение молекул и их столкновение друг с другом. В начальный момент времени в расчетной области течения газа «поселяется» большое количество молекул, для которых заданы текущие координаты и векторы скорости. В течение малого шага по времени молекулы сначала перемещаются в соответствии с их скоростями и сталкиваются с поверхностью обтекаемого тела. На границах расчетной области за шаг по времени молекулы влетают внутрь области и/или вылетают за её пределы в соответствии с заданными условиями на этих границах. Затем моделируются их столкновения между собой. Законы, описывающие эти столкновения, считаются заданными. Столкновения с поверхностью обтекаемого тела сопровождаются передачами импульса, суммируя которые можно рассчитать силы и моменты, действующие на тело. Вводя в расчетной области расчетную сетку и суммируя соответствующую информацию о молекулах, находящихся в каждой ячейке этой сетки, можно получить распределение всех параметров течения около тела.

На наш взгляд этот метод может быть успешно использован и для моделирования динамики популяции.

2. Описание модели. В качестве объекта моделирования выбрана популяция копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus chionopyges*) Западного Таймыра, для которых характерны достаточно регулярные колебания численности с периодом в три года. Хотя лемминги и служат пищей песцов и некоторых других тундровых животных, и экспериментальные данные [5], и результаты моделирования по модели трофических взаимодействий [3] говорят о том, что роль последних в регулировании численности леммингов, по-видимому, незначительна (заметим, что численность песцов и ее динамика определяются динамикой популяции леммингов). Этот факт позволяет вычленив цепочку «растительность - лемминги» из более полной системы «растительность - лемминги - песцы».

Было построено несколько моделей жизни и поведения леммингов. В настоящей работе рассказывается о результатах моделирования по простейшей из них. При построении этой модели предполагалось, что лемминги описываются возрастом, полом, стадией развития и потенциалом жизнестойкости. Первые два свойства комментариев, по-видимому, не требуют. Вводятся три стадии развития для женских особей – неполовозрелые, половозрелые и половозрелые беременные и две – для мужских особей – неполовозрелые и половозрелые. Потенциал жизнестойкости представляет собой некоторую переменную с областью изменения от нуля до единицы, которая изменяется при различных процессах (см. ниже).

В течение жизни лемминги участвуют в следующих процессах: движение, питание, переваривание пищи, поиск норы, столкновения с другими особями, беременность, рождение и выкармливание потомства, рост и смерть. Рассмотрим эти процессы и их моделирование более подробно.

В поисках корма животные двигаются с фиксированной по величине скоростью. Направление движения на каждом временном шаге выбирается случайно. Если на временном шаге траектория движения пересекает границу области, происходит отражение от границы с той же скоростью, а направление движения внутрь области выбирается равновероятно. После окончания времени питания особи, имеющие нору, возвращаются в нее по кратчайшему пути, а особи, не имеющие норы, останавливаются в той точке, где их застало окончание кормления. После

возвращения в нору (или после остановки для особей, не имеющих норы) особи переваривают пищу в течение заданного времени.

Двигаясь во время питания, особь сталкивается с другими особями популяции. Такая встреча имеет место всякий раз, когда две или более особей оказываются на территории одного и того же индивидуального участка женской особи (вся расчетная область поделена на такие участки). Если количество особей на рассматриваемом участке больше двух, из них случайным образом выбираются две; остальные разбегаются. Каждая такая встреча порождает уменьшение потенциала жизнестойкости участников; величина этого уменьшения зависит от стадий столкнувшихся особей. Иными словами, задается матрица взаимодействий размерностью 5×5 . После столкновения потенциал столкнувшихся особей постепенно и частично восстанавливается, и это восстановление прерывается только новой стычкой или родами. Если встреча происходит весной или летом и встречаются разнополые половозрелые особи, самка с некоторой вероятностью беременеет. Через положенное время появляется на свет потомство, которое еще некоторое время не покидает нору. После родов потенциал жизнестойкости матери уменьшается на некоторую заданную величину.

Новорожденной особи присваивается некоторое начальное значение потенциала жизнестойкости. В течение заданного промежутка времени взросления потенциал монотонно возрастает, если не происходит столкновений с другими особями.

Начиная с первого самостоятельного выхода на кормление, особь ищет свободную нору и, найдя, занимает ее. Наличие своей норы и достижение определенного возраста – это два условия перехода из неполовозрелой стадии в половозрелую.

Смерть особи происходит в двух случаях: 1) если особь достигла предельного возраста и 2) если значение потенциала жизнестойкости стало нулевым или отрицательным. Кроме того, в течение шага по времени существует конечная вероятность гибели особи от совокупности других причин. Во всех этих случаях нора, занимавшаяся погибшей особью, становится свободной.

В соответствии с условиями жизни леммингов на полуострове Таймыр год в модели делится на два сезона. Первый период размножения с 1 февраля по 31 августа. В остальную часть года особи, сталкиваясь друг с другом, постепенно уменьшают свой потенциал жизнестойкости и слабые отмирают в соответствии с модельными представлениями, описанными выше.

Детального моделирования распределения растительности, ее потребления и воспроизводства в рамках простейшей модели не производилось. Считалось, что кормового ресурса достаточно до тех пор, пока численность популяции не превышает заданного максимального значения, которое зависит от сезона. Если популяция «входит» в зиму с численностью, превышающей зимнее максимальное значение, возникает «бескормица», во время которой потенциал жизнестойкости каждой особи равномерно уменьшается в конце каждого шага по времени. Зимнее уменьшение потенциала прекращается, когда численность популяции снизится до величины «нижнего порога».

Ясно, что значения некоторых параметров модели являются определяющими, и они должны быть выбраны соответствующим образом. К числу таких параметров следует отнести скорость передвижения v , шаг по времени Δt , матрицу влияния и предельные значения численности в различные сезоны. Для того чтобы не пропускать возможные столкновения животных произведение $v\Delta t$ должно быть порядка линейного размера индивидуального участка женской особи Δx . Параметр vT_f , где T_f – время кормления, определяет максимальный размер области, на которой кормится каждая особь. Этот параметр становится существенным при решении задач с неравномерно распределенным кормовым ресурсом, а в случае равномерного распределения последнего его влияние проявляется только через возможное увеличение числа стычек с другими особями и, следовательно, может быть скомпенсировано соответствующим выбором матрицы влияния. Уменьшение потенциала жизнестойкости во время столкновений, задаваемое матрицей влияния, определяет продолжительность жизни особей и, в конечном счете, величину периода изменения численности всей популяции. На величину периода оказывают сильное влияние и предельные значения численности популяции. Задача настоящего исследования состояла прежде всего в том, чтобы показать, что существуют такие наборы параметров модели, которые обеспечивают регулярные колебания численности популяции с трехлетним периодом.

Опишем теперь процедуру прямого статистического эксперимента. Передвигаться животные могут по всей расчетной области, но заводить норы только в некоторой полосе расселения - части расчетной области. В начальный момент полоса расселения заполняется норами в соответствии с некоторой случайной процедурой. Некоторым произвольным образом в начальный момент задаются и положения особей, и другие параметры, характеризующие их свойства и состояние. Как показывают результаты расчетов, эти начальные данные существенным образом влияют на динамику далекой от вырождения популяции только до первой депрессии.

3. Результаты. В результате проведения вычислительных экспериментов удалось воспроизвести характерные для Западного Таймыра колебания численности, с чередованием пиков численности через три года. Типичная зависимость численности популяции от времени показана на рис.1. Там же горизонтальными прямыми показаны предполагавшиеся при расчете предельные значения численностей. Рост численности популяции между точками 1 и 2, 3 и 4, 5 и 6 является следствием рождения новых членов популяции в летние сезоны, а падение численности между точками 2 и 3, 4 и 5 – следствием уменьшения потенциала жизнестойкости и смертности в зимние сезоны. Резкое падение численности до точки 1 и после точки 6 – результат гибели животных во время бескормицы.



Рис.1. Зависимость численности популяции от времени.

Конечно, при других наборах параметров модели колебания численности не столь регулярны, а при некоторых наборах их значений возможно и вырождение популяции. Рис.2 иллюстрирует влияние выбора одного из параметров модели на динамику численности популяции. В расчетах, результаты которых представлены на рис.1, предполагалось, что зимний минимум численности $N_{\min}$ равен 900. При уменьшении этого значения до 600 после одной из голодовок численность популяции достигает своего максимального значения за четыре года, а при дальнейшем уменьшении до 500 четырехлетний цикл становится регулярным. Последующее уменьшение этого нижнего порога приводит к вырождению популяции после одной из голодовок.

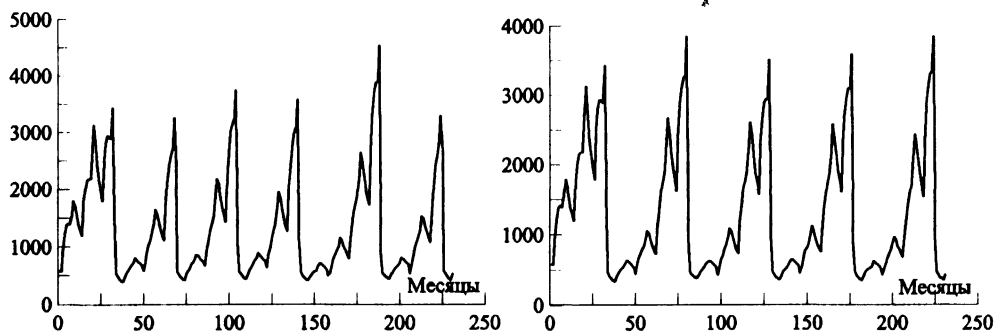


Рис. 2. Зависимость численности популяции от времени для различных значений зимнего минимума (левый рисунок – $N_{\min}=600$, правый – 500).

Одной из самых привлекательных особенностей «индивидуального» подхода к построению моделей является возможность посмотреть и проанализировать различные распределения. Особый интерес представляют, конечно, функции распределения особей популяции по возрасту и потенциалу жизнестойкости. Эти распределения в моменты времени, обозначенные на рис.1 цифрами 1, 2, 3 и 4, 5, 6, приведены на рис.3а и 3б соответственно. Графики верхних рядов иллюстрируют распределения особей по возрасту (вдоль оси абсцисс отложен возраст в месяцах), а нижних – распределения особей по потенциалу. В первый, третий и пятый моменты времени отсутствие особей в возрасте от 0 до 5 месяцев объясняется предшествовавшим сезоном отсутствия размножения.

Второй пробел в распределении по возрасту в моменты 3 и 5 соответствует предыдущему сезону отсутствия размножения.

Ясно также, что в моменты минимальной численности (моменты 1, 3 и 5), по крайней мере, один из максимумов потенциала следует ожидать в районе нулевого значения, а в моменты максимальной численности (моменты 2, 4 и 6) – в районе единицы за счет большого числа недавно родившихся особей. Эти особенности функций распределения видны на рисунках.

Интересно отметить также высокий уровень стабильности этих распределений, который можно трактовать и как повторяемость «жизненного цикла леммингов», описываемого принятой моделью. На рис.4 в качестве примера представлены перестроенные в виде кусочно-линейных кривых функции распределения особей по возрасту и по потенциалу в момент времени 4 для нескольких жизненных циклов.

Весьма важной характеристикой популяции является отношение полов. Динамику этого отношения иллюстрирует рис.5. К сожалению, сезон возможных полевых экспериментов на Таймыре продолжается всего лишь 3-4 месяца в году, когда отсутствует снежный покров. По результатам таких экспериментов и был в ряде работ [5] сделан вывод, что отношение числа женских особей к числу мужских особей колеблется в это время от 0,5 до 1,5. Параметры процессов модели, которые влияют на величину этого отношения, были подобраны так, чтобы приблизительно выполнить это условие. Заметное превышение верхней границы во время нулевого цикла объясняется некоторой «неестественностью» принятых «начальных условий».

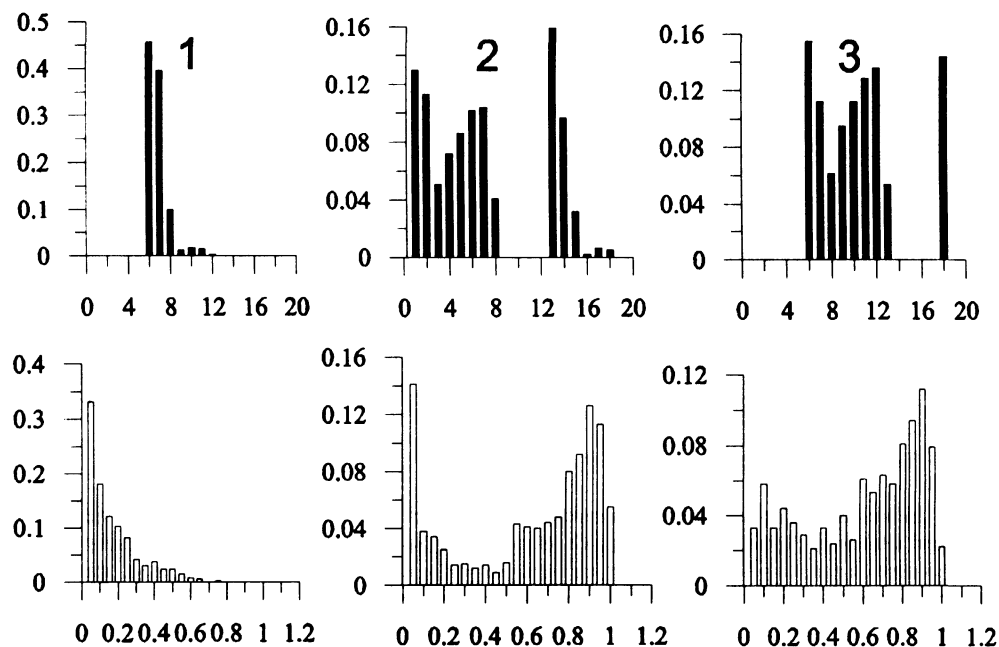


Рис. 3а. Распределение особей по возрасту и по потенциалу жизнестойкости.

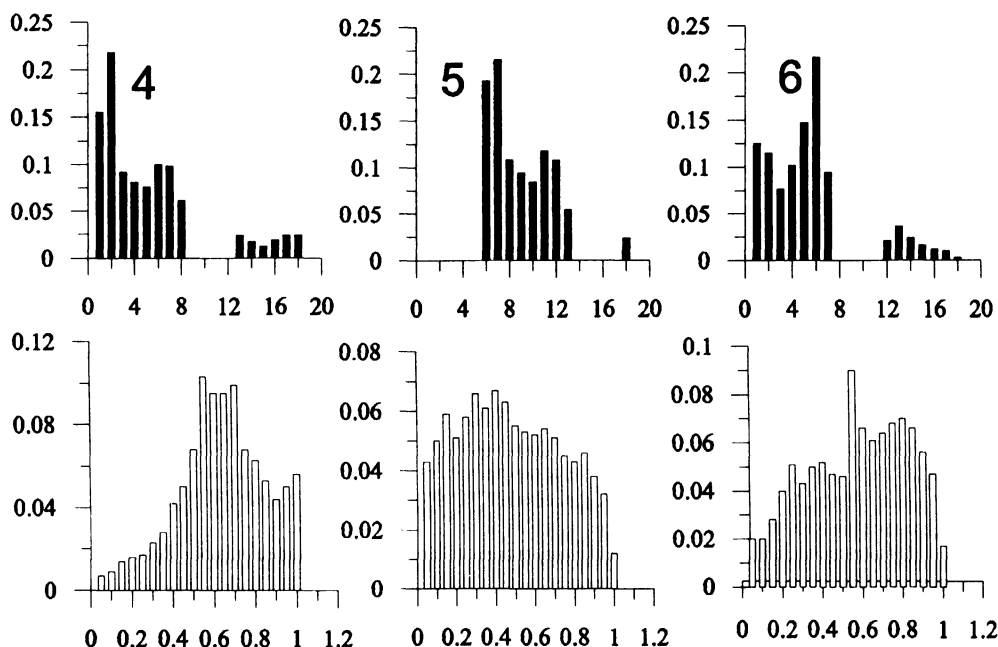


Рис. 36. Распределение особей по возрасту и по потенциалу жизнестойкости.

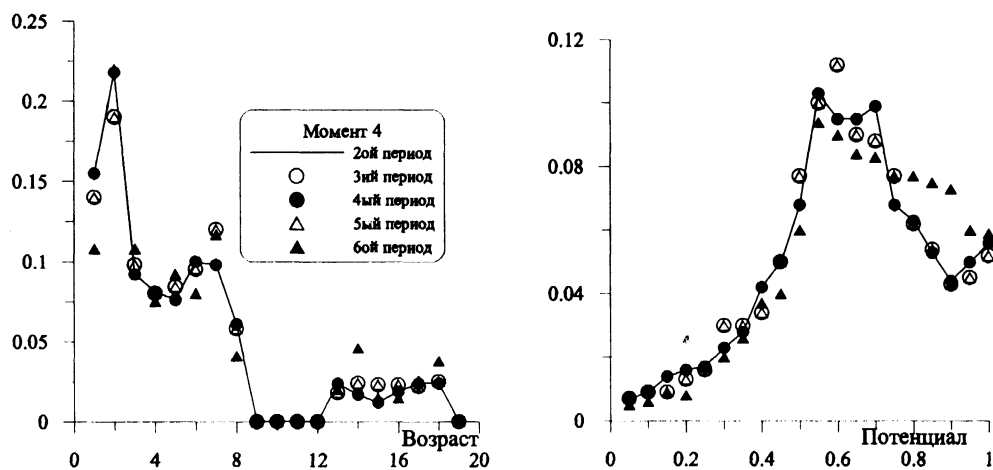


Рис. 4. Распределения по возрасту и потенциалу для нескольких периодов.

Динамика распределения леммингов по пространству показана на рис.6 и 7 для первого и шестого моментов времени. При всех расчетах настоящей работы считалось, что индивидуальный участок мужской особи состоит из четырех смежных женских участков, т. е. линейный размер индивидуального мужского участка вдвое больше женского. На рис.6 показана динамика расселения для случая, когда число мужских и женских нор вдоль оси X одинаково. В этом случае по мере роста популяции (момент 6) мужские и женские особи постепенно обживают отведенные им пространства.

При этом молодые особи с высоким значением потенциала жизнестойкости в поисках нор оказываются вблизи внешних границ их проживания. Поэтому естественно, что после голодовки они выживают вблизи этих границ в заметном количестве (момент времени 1 на рис.6).

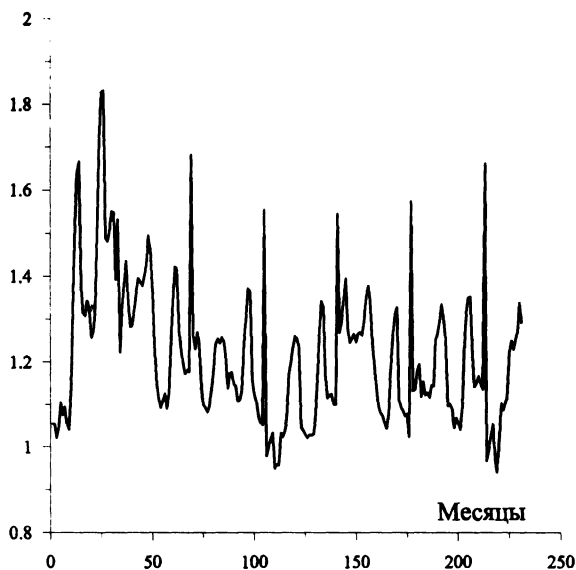


Рис.5. Отношение численностей мужских и женских особей.

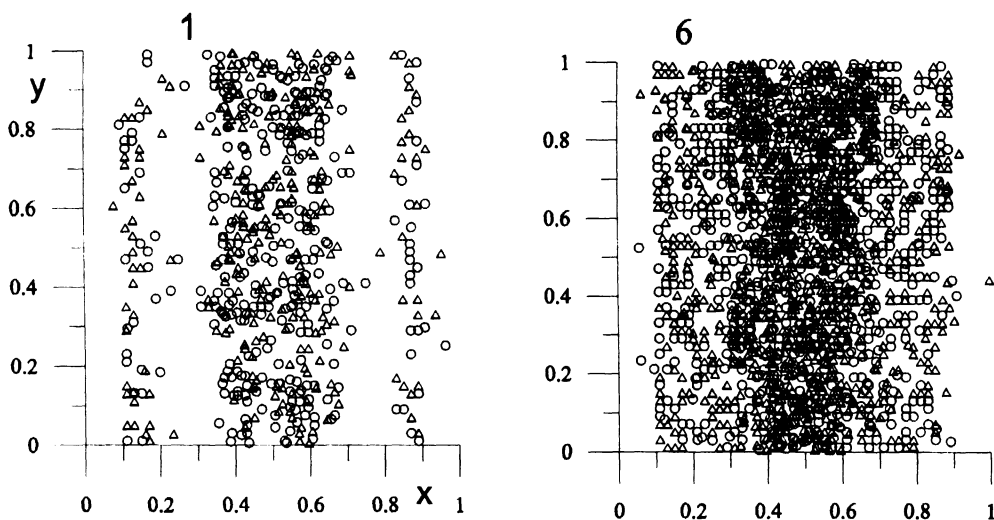


Рис.6. Заселение территории в моменты времени 1 и 6 (случай 1).

На рис.7 показана динамика расселения для другого случая, когда мужские и женские особи могут селиться только в одной и той же области. Максимальное число нор мужских особей в этом случае равно четвертой части максимального числа нор женских особей. В некоторый момент все возможные норы для мужских особей оказываются занятыми, и молодые муж-

ские особи вынуждены искать несуществующие норы вне допустимой области проживания, где они, будучи неполовозрелыми, в большинстве своем обречены на смерть без воспроизводства.

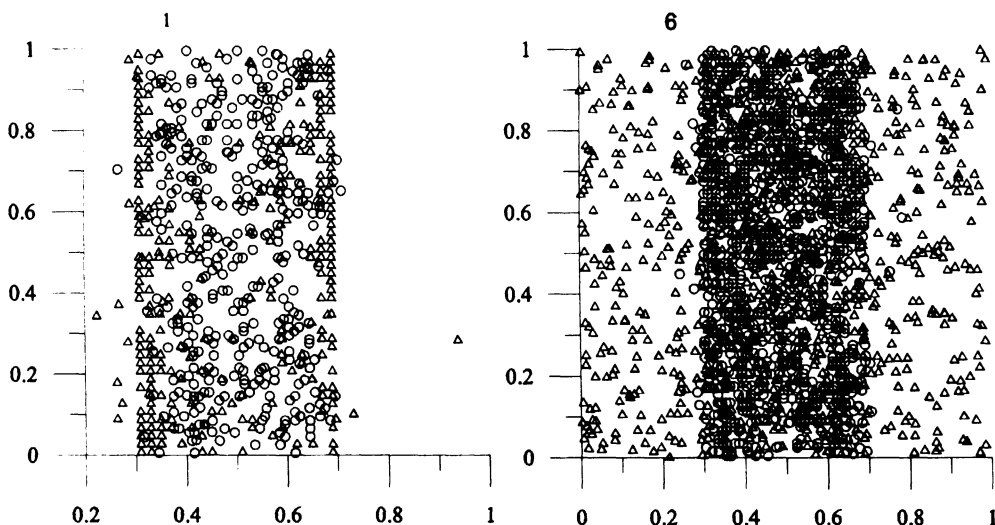


Рис.7. Заселение территории в моменты времени 1 и 6 (случай 2)

4. Выводы

1. Метод прямого статистического моделирования может с успехом использоваться для решения задач динамики популяции.
2. Метод можно использовать для любых подвижных животных, чье поведение в природе достаточно хорошо изучено для построения моделей жизненных процессов.
3. Обобщение метода на случаи наличия межвидовой борьбы, в пространстве и/или во времени распределенных параметров (например, кормового ресурса, погоды) не представляет принципиальных трудностей.
4. Метод, по крайней мере, в принципе, может быть использован для изучения влияния на динамику популяции различных «патологических» факторов (эпидемий, природных или антропогенных катастроф).
5. Метод может быть использован для разработки предложений по постановке новых полевых экспериментов.
6. Метод хорошо приспособлен для применения массово-параллельных компьютеров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lotka, A. J., Elements of Physical Biology. Baltimore, Williams and Wilkins, 1925
2. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976, 286 с.
3. Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А. Математическая модель динамики численности популяции леммингов (Lemmus, Dicrostonyx) и ее использование для описания популяций Восточного Таймыра.- Экология. 1986, №2, с 43-51.
4. Bird, G. A., Molecular gas dynamics, Clarendon Press, Oxford, 1976
5. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). – М.: Наука, 1982, 164 с.

Поступила в редакцию 13.01.2003.