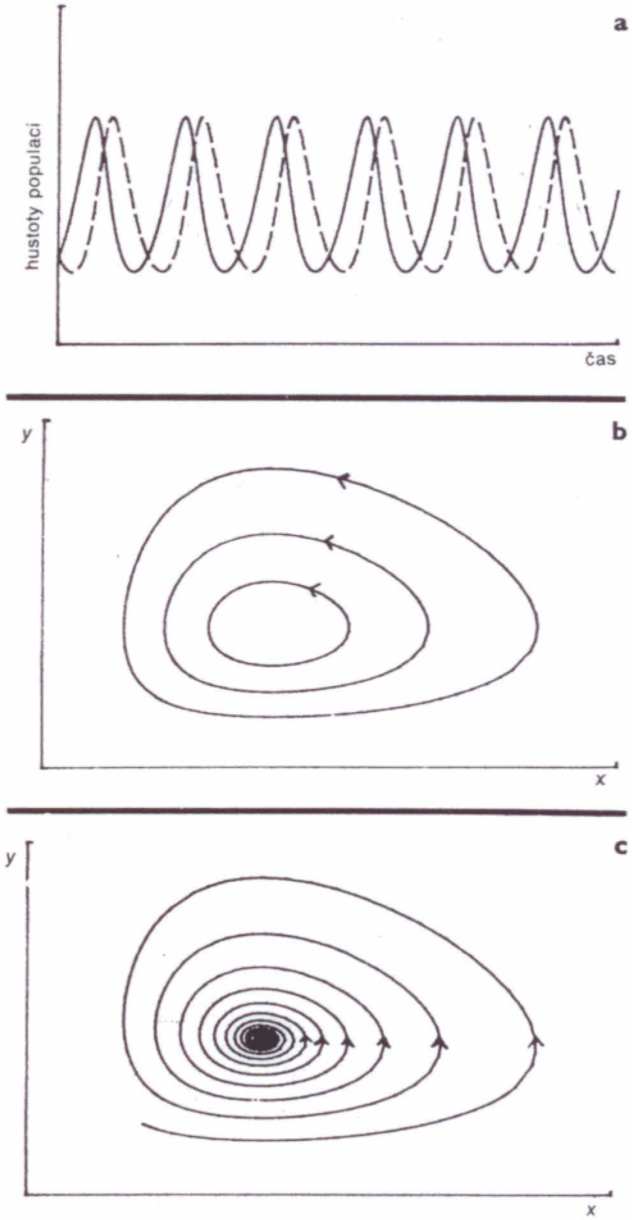
Matematické modely v ekologii

VLASTIMIL KŘIVAN, LADISLAV LHOTKA

Aplikace matematiky již zasáhly celou řadu oborů vědy a techniky. Jistě mezi ně patří i vědy o živé přírodě. Na rozdíl od tradičních domén užité matematiky (fyziky, chemie, ekonomie aj.) je historie tzv. biomatematiky poměrně krátká a matematické metody šité na míru ekologickým problémům jsou zatím velice řídké. Mnohem častěji se přejímají postupy používané v jiných souvislostech, někdy i za cenu určité deformace původního problému.

Ponecháme stranou matematickou statistiku, která nám pomáhá při vyhodnocování biologických pozorování a experimentů. Její pomocí můžeme souhrnně charakterizovat vnější projevy studovaného ekosystému, které jsou výslednicí řady komplikovaných procesů. K tomu, abychom poznali vnitřní mechanismy systémů a dokázali se orientovat ve spleti všech vlivů, potřebujeme matematický model vnitřní dynamiky ekosystémů. Každý, kdo zkoušel takový model sestavit, musel asi řešit obvyklé dilema: jak zachytit všechny podstatné rysy systémů a přitom nepřekročit mez únosné složitosti.

V odborné ekologické literatuře můžeme zaznamenat úplnou záplavu matematických modelů, které jsou vlastně různými více či méně originálními variacemi na téma, u jehož zrodu stáli zhruba před půlstoletím A. J. Lotka a V. Volterra. Původní Lotkovy-Volterrovy rovnice popisují tzv. systém kořist-dravec, v populární verzi prezentovaný jako model soužití králíků (kořisti) a lišek (dravce). Nasadíme-li na určité lokalitě jisté počáteční množství králíků a lišek, budou se jejich počty měnit přibližně tak, jak je znázorněno na obr. 1a. Uvedený model, tvořený soustavou dvou diferenciálních rovnic, ovšem vychází ze značně idealizované situace (předpokládáme, že králíci mají dostatečný zdroj potravy, nedochází k migraci obou druhů, lišky nemají možnost jiné obživy atd.). Modernější varianty zahrnují větší počet druhů kořisti i dravce, případně i ve více stupních potravní pyramidy. Matematikům se podařilo ukázat některé obecné vlastnosti těchto modelů, které znamenají určitý přínos i pro matematickou teorii dynamických systémů. Z tábora biologů se však mezitím začaly zvedat stále sílící hlasy oprávněně poukazující na některé rozpory těchto modelů s realitou přírodních společenstev. V matematickém popisu totiž chybí například sezónní závislost parametrů vnějšího prostředí (např. teploty, slunečního záření aj.), zpětnovazební dynamika živin a další důležité faktory. A tak se objevily ekologické modely, které se snaží skutečnosti co nejvíce



1. Klasické Lotkovy-Volterrovy rovnice popisující systém dravec-kořist:

$$dx/dt = a.x - b.x.y,$$
$$dy/dt = -c.y + d.x.y,$$

s parametry $a=b=c=d=1$.

Obr. a znázorňuje časový průběh populační hustoty kořisti (plná čára) a dravce (čárkovaná čára). Vývoj populace dravce v podstatě sleduje vývoj kořisti, pouze je v čase zpožděn. Na obr. b jsou nakreslena tři řešení (pro různé počáteční podmínky) ve stavovém prostoru. Proti sobě jsou vynášeny hustoty populací kořisti $x(t)$ a dravce $y(t)$. Směr časového vývoje vyznačují šipky.
Tento typ modelu není vhodný, neboť není strukturálně stabilní (viz obr. c). Velmi malou změnou rovnic modelu (pravá strana první rovnice byla pozměněna na tvar $a.x - b.x.y + 0{,}1$, což v ekologické interpretaci může odpovídat např. malé imigraci kořisti) dostáváme kvalitativně odlišný obrázek – systém se ustálí ve stacionárním stavu. Podstatný je ovšem ten fakt, že ke kvalitativní změně v chování trajektorií (přechod od uzavřených křivek ke spirálám) dochází při „libovolně malé imigraci"

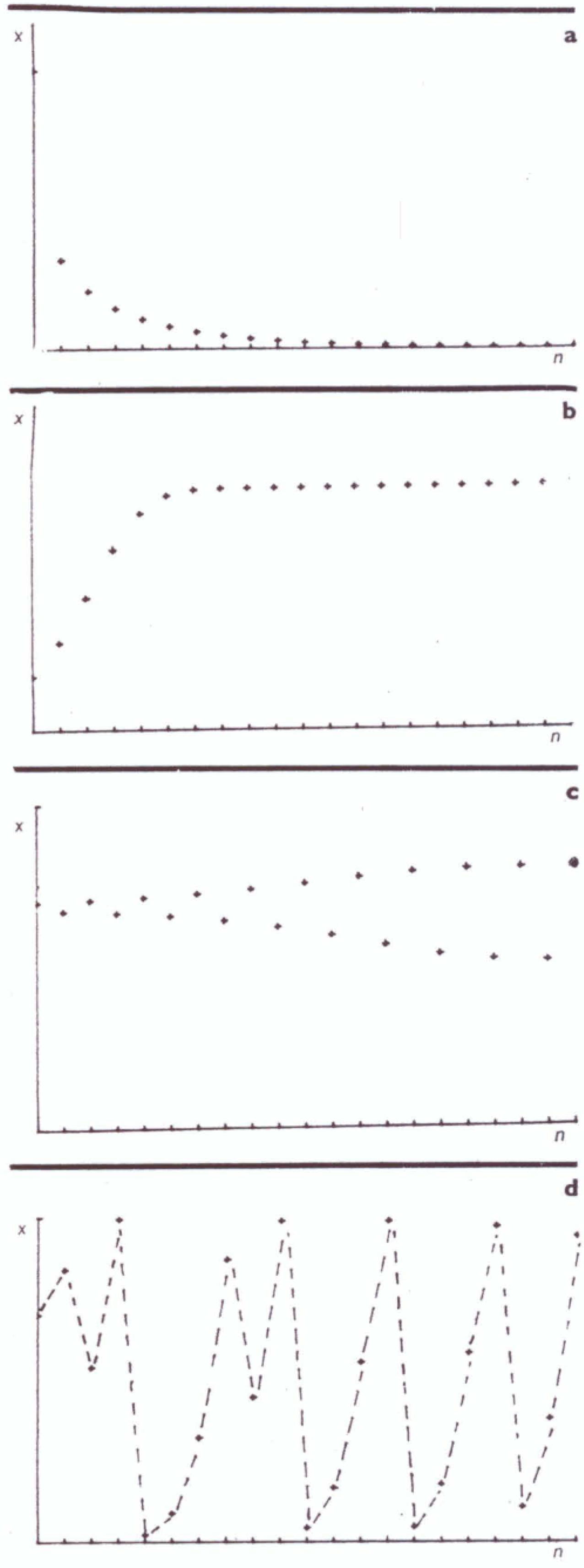
RNDr. Vlastimil Křivan (*1958) Vystudoval matematicko-fyzikální fakultu UK v Praze. Je odborným pracovníkem Laboratoře biomatematických metod Jihočeského biologického centra ČSAV v Českých Budějovicích. Zabývá se aplikacemi teorie dynamických systémů v biologii.

Ing. Ladislav Lhotka (*1959). Vystudoval fakultu jadernou a fyzikálně inženýrskou ČVUT. Je odborným pracovníkem Laboratoře biomatematických metod Jihočeského biologického centra ČSAV v Českých Budějovicích. Zabývá se především matematickým modelováním vodních ekosystémů.

2. Dynamiku jedné izolované populace s diskrétnimi generacemi je možno popsat diferenční rovnici

$$x_{n+1} = A.x_n.(1-x_n),$$

kde x_n je hustota populace (tj. počet jedinců na jednotku plochy) v čase n. Časový krok může být např. den, týden apod. Parametr A udává vitalitu populace a nazývá se parametr růstu. Řešení této rovnice mají pro různé hodnoty A odlišný charakter.
Na obr. a je hodnota růstového parametru A nízká (A= 0,8). Populace není dostatečně životaschopná, a proto z počátečního stavu daného prvním bodem rychle vymírá.
Na obr. b je hodnota parametru A vyšší (A=1,8). Populace je při této hodnotě již dostatečně vitální a rychle dosahuje ustálené hodnoty K = 1–1/A. Jestliže dále zvýšíme hodnotu parametru A nad 3, začne se chování značně komplikovat. Napřed vznikne uzavřená orbita s periodou 2 (obr. c). Při dalším zvyšování hodnoty A se objevuji postupně trajektorie s periodami 4, 8, 16 atd. Po překročení hodnoty A= 3,57 má chování systému chaotický ráz – viz obr. d (pro názornost jsou jednotlivé body spojeny přerušovanou čarou)



přiblížit, svou složitostí se však vymykají možnostem matematické analýzy. Rozvoj výpočetní techniky umožnil alespoň numerické simulace a další počítačové experimenty, na jejichž základě si můžeme vytvořit představu o chování modelu. Vždy bychom se však měli pokusit o matematický důkaz takto vzniklých hypotéz. Za určitých okolností (z nichž některé popíšeme dále) mohou být totiž počítačové simulace artefaktem, který svádí k falešným závěrům.

Při sestavování modelu musíme v prvé řadě určit jeho zaměření a účel. S tím souvisí vhodná volba tzv. stavových proměnných, které na dané úrovni popisu systém plně charakterizují. Např. v neurofyziologických modelech mohou být stavovými proměnnými různé elektrické potenciály nebo koncentrace iontů, ekologické modely pracují s hustotami populací, biomasou apod. Stav systému v daném okamžiku je popsán hodnotami všech stavových proměnných. Můžeme si ho tedy představit jako bod tzv. stavového prostoru, v němž každé stavové proměnné přísluší jedna souřadná osa. Tak, jak se v čase mění stav systému, přesouvá se i bod ve stavovém prostoru. Stopa, kterou pohybující se bod zanechává, se nazývá (v souhlase s mechanickou analogií pohybujícího se tělesa) trajektorie systému. Směr pohybu vyznačujeme šipkou. Pro praktického lékaře, kupříkladu, jsou základními stavovými veličinami tělesná teplota a krevní tlak (systolická a diastolická hodnota). Na této úrovni popisu je stav pacienta reprezentován trojicí hodnot, tedy bodem v trojrozměrném stavovém prostoru. Obecně, je-li počet stavových proměnných n, je stav systému v každém okamžiku určen bodem v n-rozměrném prostoru.

Matematický model popisuje vývoj stavových proměnných. Je velice důležité vybrat takovou formu modelu, která nejlépe odpovídá povaze problému. Zatím nejpoužívanějšími typy matematických modelů v biologii jsou diferenční a diferenciální rovnice. První z nich popisují vývoj systému v diskrétních časových okamžicích. Diferenční rovnice jsou vlastně předpisem, podle něhož z okamžitých hodnot stavových proměnných vypočítáme hodnoty nové. Trajektorie systému jsou posloupnosti izolovaných bodů stavového prostoru. Takovýto přístup je vhodný například pro modelování populací s diskrétními generacemi (obr. 2). Rovnice diferenciální pracují se spojitým časem (trajektorie jsou tedy spojité křivky). Vedle vlastních stavových proměnných se v nich vyskytují i jejich derivace podle času (tj. okamžité rychlosti změny). Trajektorie obou typů rovnic jsou zadány počáteční podmínkou, což je bod stavového prostoru, ze kterého vycházejí. Další vývoj trajektorie je již určen rovnicemi. Klasickým příkladem použití diferenciálních rovnic jsou již zmíněné Lotkovy-Volterrovy rovnice (obr. 1).

Bohužel, v naprosté většině případů neumíme najít analytické řešení diferenciálních ani diferenčních rovnic, tj. předpis funkcí, které splňují dané rovnice. Přesto matematika disponuje mnoha obecnými metodami, které mohou poskytnout alespoň některé důležité informace o povaze řešení. Z hlediska pochopení vlastností reálného systému nás totiž většinou zajímá jeho asymptotické chování v dlouhodobé časové perspektivě, po odeznění přechodných vlivů, daných volbou počátečních podmínek. „Slušně vychované“ systémy se po určité době buďto ustálí v tzv. stacionárním stavu a dále se nevyvíjejí, anebo se postupně přibližují k uzavřené orbitě s periodicky se měnícím stavem. Je však známá celá řada systémů, u kterých k žádnému ustálení nedochází. Trajektorie potom mají chaotický charakter. Jde o tzv. deterministický chaos, který není vyvolán působením náhodných vlivů (viz Vesmír *60*, 269, 1981). Podobné chování bylo pozorováno v různých fyziologických modelech, některé novější studie však naznačují jeho přítomnost i v dynamice populací. Je jedním z možných vysvětlení velmi nepravidelných fluktuací v hustotě populace kanadského rysa (obr. 3).

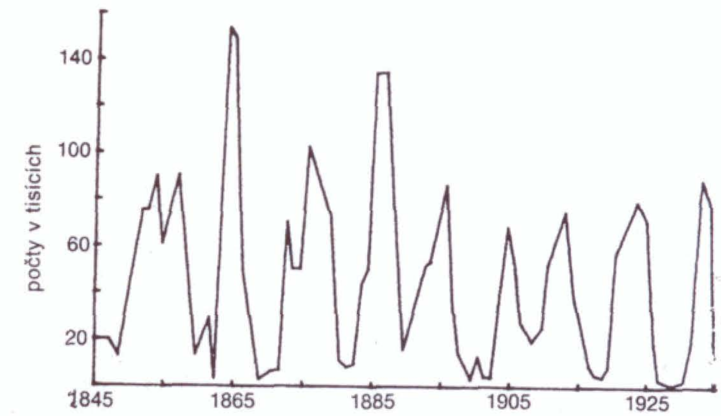
Jedním z nejtěžších problémů při formulaci matematického modelu je zachycení ohromné pružnosti a variability živých systémů. V modelových rovnicích tyto vlastnosti odráží velké množství parametrů, jejichž hodnota je značně proměnlivá a nejistá. Jde například o některé parametry vnějšího prostředí, ale zejména o různé druhově specifické charakteristiky organismů.

Podstatná část moderní teorie dynamických systémů zkoumá právě povahu trajektorií v závislosti na parametrech. Cílem takového rozboru je vymezit oblasti hodnot parametrů, v nichž mají trajektorie stejné kvalitativní vlastnosti (speciálně jde o charakter asymptotického chování). V ohnisku pozornosti jsou přirozeně takové hodnoty parametrů, které tvoří hranici mezi oblastmi s různým chováním systému. Náhlá změna při průchodu touto hranicí se nazývá bifurkace (viz obr. 4). Kritická hodnota parametrů (tzv. bod bifurkace) má tu nebezpečnou vlastnost, že v jejím okolí i velmi malou změnou parametrů dostaneme zcela odlišné výsledky. Exaktní matematický rozbor má proto mimo jiné i ten význam, že tato citlivá místa odhalí. Pro počítačovou simulaci modelu musíme mít zaručeno, že hodnoty parametrů jsou dostatečně daleko od těchto kritických míst a že získané výsledky jsou odolné vůči zaokrouhlovacím chybám při výpočtu. Modely, které si uchovávají své kvalitativní vlastnosti při dostatečně malých změnách rovnic, se nazývají strukturálně stabilní.

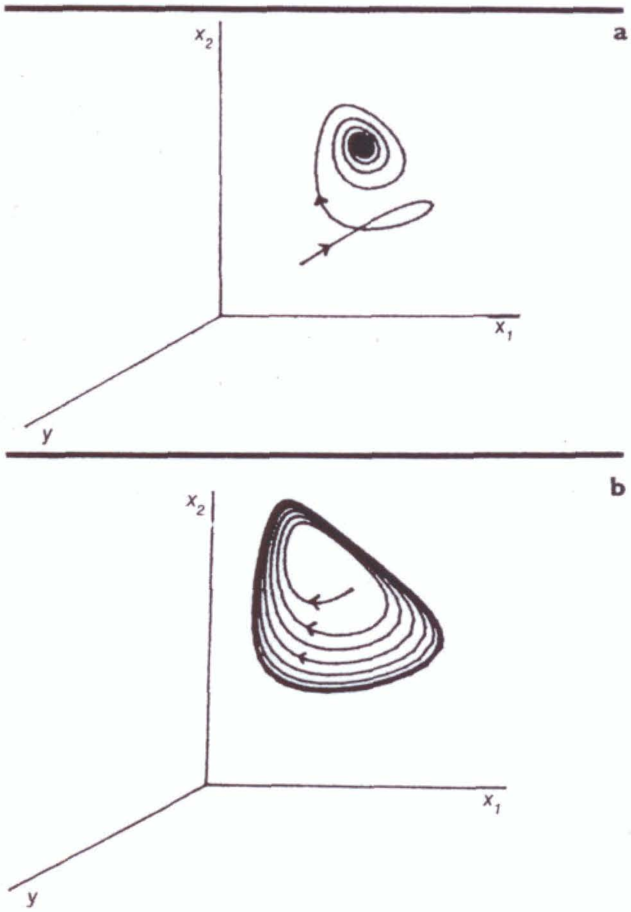
Obrázek 4 je konkrétním příkladem, který je zajímavý tím, že vykazuje pro různé hodnoty parametrů vlastně všechny typy chování, o nichž jsme se zde zmiňovali. Vidíme, jak překvapivě složité trajektorie mohou vznikat i z relativně jednoduchých rovnic.

Matematické modely živých systémů zatím nacházejí uplatnění spíše v oblastech genetiky, fyziologie, imunologie ap. V ekologii není dosud přínos matematického modelování příliš významný. Úroveň obecných znalostí o přírodních ekosystémech je totiž většinou dosti nízká. Je ovšem také možné, že budeme potřebovat nové matematické prostředky. V každém případě je sestavení relevantního matematického modelu, který by se svou složitostí nevymykal možnostem matematického rozboru, velmi náročný úkol. Je potřeba hledat zobecňující principy a zkoumat možnosti dekompozice různých problémů. Vynaložené úsilí se však bohatě vyplatí. Již sama matematická formulace může napomoci nalezení a odstranění některých nejasností, vyplývajících z mlhavosti slovního popisu. Matematický model je možno simulovat i za takových podmínek, které jsou v přírodě nemožné nebo těžko realizovatelné. Počítačové experimentování s modelem může klidně obsáhnout časový horizont desítek či stovek let.

V tomto článku jsme však chtěli rovněž upozornit na potřebu seriózní matematické analýzy modelu, která jednak poskytuje spolehlivá vodítka pro interpretaci simulací, dokáže však také vhodně usměrnit experimentování s reálným systémem. Tak např. chaotické chování, které může



3. V grafu jsou vyneseny počty ulovených jedinců rysa kanadského (Lynx canadensis) v jednotlivých letech (podle knihy Odum: Základy ekologie, Academia, Praha 1977). V odborné literatuře se v poslední době objevily práce vysvětlující tyto nepravidelné oscilace pomocí deterministického chaosu

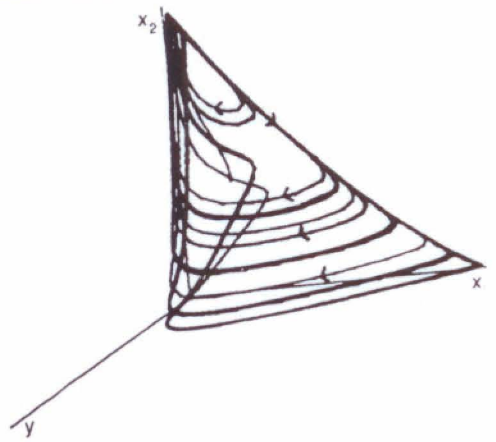


4. Obdobou Lotkových-Volterrových rovnic je následující soustava diferenciálních rovnic, která modeluje systém skládající se ze dvou různých typů kořisti x_1 a x_2 a dravce y:

$$dx_1/dt = x_1.(1 - x_1 - a.x_2 - e.y),$$
$$dx_2/dt = x_2.(1 - b.x_1 - x_2 - m.y),$$
$$dy/dt = y.(-1 + d.e.x_1 + d.m.x_2).$$

Parametr a, resp. b představuje míru konkurenčního působení druhého typu kořisti na první, resp. opačně. Parametry e a m vyjadřují působení dravce na kořist a parametr d je transformační koeficient. V závislosti na hodnotách těchto parametrů dostáváme různé typy chování systému. Pro simulace byly použity následující hodnoty parametrů: $a=1$, $b=1{,}5$, $d=0$, $m=1$.
Obr. a: Pro hodnotu $e=5$ dostáváme stacionární stav.
Obr. b: Hodnotě $e=6$ již odpovídá uzavřená orbita. Přechod od stacionárního stavu k uzavřené orbitě nastává pro $e=5{,}6$ (bod bifurkace). Tento typ kvalitativní změny chování modelu se nazývá Hopfova bifurkace.

c



Obr. c: Pro dosti velké hodnoty parametru e (zde e=10) dostáváme chaotické chování (tzv. spirální chaos)

vznikat při dostatečně velké růstové rychlosti (obr. 2), vedlo biology k pokusům, které měly prověřit možnosti vzniku takovýchto chaotických fluktuací v dynamice izolované populace. Byly provedeny např. experimenty s populacemi rodu octomilek (*Drosophila*), které mají relativně vysokou růstovou rychlost. Přesto se v žádném z těchto pokusů nepodařilo prokázat vznik chaotického chování, neboť se ani přes optimální podmínky nepodařilo překročit kritickou hodnotu růstového parametru A. To vedlo k některým závěrům o existenci biologických mechanismů, které právě takové chaotické chování znemožňují. Na druhé straně by některé typy chování mohly být uspokojivě vysvětleny právě přítomností deterministického chaosu v dynamice ekosystému. Základním problémem je ta skutečnost, že obvykle chybí dlouhodobá pozorování dynamiky jednotlivých populací ve volné přírodě, a proto ve většině případů nelze zatím jednoznačně odpovědět na otázku, zda fluktuace u některých populací jsou důsledkem deterministického chaosu. Spolehlivé závěry mohou vzniknout jen v intenzívní spolupráci matematiků s biology, ve vzájemném působení matematického modelu a cílevědomých přírodních pozorování.