

## Matematické modelování v ekologii

JAN LEŘS

\* Katedra botaniky vyšších rostlin, PFFUK, Benátská 2, 128 01 Praha 2

Přijato do tisku 3. 4. 1981

1. Úvod . . . . .	184
2. Model . . . . .	184
3. Aplikace v ekologii . . . . .	190
3.1. Modely teoretické ekologie . . . . .	191
3.2. Modely experimentální a aplikované ekologie . . . . .	199

### 1. ÚVOD

V této stati bych chtěl ukázat možnosti, které poskytuje používání modelů a systémový přístup v ekologické práci. Modelování jako metodický přístup není ničím novým, není vynálezem tohoto století. Avšak teprve vznik a vývoj výkonných počítačích strojů umožnil širokou aplikaci této metody v oborech pracujících s velmi složitými systémy, jejichž mechanické modely prakticky sestavit nelze a jejichž matematické modely nejsou řešitelné analyticky.

Systémový přístup a aplikace systémové teorie se v poslední době stávají jednodušším činitelem nejen ekologie a biologie (cf. Gayer 1969, 1972, 1976, Bertalanffy 1950), ale i mnoha dalších přírodních a společenských věd. Umožňují mimo jiné na základě analogie užít metody, vypracované v jednom odvětví vědy pro řešení otázek jiného odvětví; jsou např. vypracovány modely vodního provozu rostliny na základě analogie s Ohmovým zákonem (Robins a Ripley 1973), chemické modely byly aplikovány na ekologické problémy (King 1978). Také rozvoj kybernetiky a teorie řízení systémů se významnou měrou podílí na úspěších systémové ekologie. Autotiky a teorie řízení systémů je jedním z nejpříliš živějších (ale také nejožehavějších) problémů současné ekologie (cf. Stránská 1979, 1980, Engelberg a Boyarsky 1979). Systémový přístup umožňuje chápat ekosystémy jako celky, jako složité hierarchické a strukturované systémy — umožňuje „ekologický holismus“.

V tomto článku se nezabývám obecnou teorií systémů, otázkami systémové analýzy a vztahem těchto disciplín k biologii; zde odkazuji na práce, které publikoval v Biologických listech Gayer (1969, 1972) a na některé další práce teoretické (Stooba 1979, Habr a Vepřek 1973, Bertalanffy 1950), i práce se vztahem k biologii (Mesarović 1968, Korál a Valenta 1978, Kotva 1978) a zvláště k ekologii (Halton 1978a, Caswell et al. 1972). V tomto článku se chci zabývat výrazným metodickým rysem systémového přístupu — výstavbou matematických modelů a zvláště uplatněním této metody v ekologii.

### 2. MODEL

Při výzkumu reálného systému dojde velmi často k situaci, kdy pokus, který chceme provést, je časově neúměrně náročný (např. zásah do sukcese lesa), vede ke zničení unikátního systému, naráží na velkou variabilitu materiálu, je finančně či jinak nad naše možnosti, nebo se jedná o výběr nejlepšího způsobu řízení systému v případě, kdy nechceme nebo již nemůžeme spoléhat na metodu „pokus a omyl“. Potřebujeme

\* Nová adresa: Matematické středisko, Entomologický ústav ČSAV, Na sádkách 702, 370 05 České Budějovice

tedy systém, který by chováním anebo i strukturou odpovídal systému původnímu (případně abstrahoval společné rysy souboru systémů), s nímž by bylo možno bez potíží experimentovat. Takovýto systém nazveme model a metodický přístup modelování. Tento přístup dále využíváme, máme-li hypotézu o struktuře modelovaného systému a chceme-li ji ověřit pomocí shody jeho chování s chováním systému předpokládané struktury, nebo chceme-li zjistit některé, na modelovaném systému těžko zjištěitelné složky chování. Využití tohoto metodického přístupu je ještě širší, jak vyplývá z pojednání o jeho využití v ekologii v následující kapitole.

Modelující systém (model) může být buď reálný, nebo abstraktní. Při procesu abstrakce většinou nejprve vytváříme verbální modely. Ty můžeme převést do grafické formy (diagramy, kompartmentová schémata), která nám velmi pomůže při formulaci matematického modelu. Za model ekosystému můžeme považovat i soubor vzájemně interagujících organismů ve zkušebnici (tzv. mikrosvět); ten můžeme naopak dále modelovat matematicky (Kawabata a Kurihara 1978).

Pro grafické znázornění modelů bylo vyvinuto několik symbolických schémat; velmi obecné a často užívané jsou tzv. Forresterovy diagramy (Forrester 1961). Zde je uvádím s přehledem základních stavebních prvků matematických modelů podle ekologicky zaměřených prací, které napsali Innis (1979) a de Wit a Arnold (1976).

Stav soustavy je charakterizován stavovými proměnnými; ty jsou vyznačeny obdélníky s názvem proměnné a jednotkami, v nichž je udávána (např. g, kusy, ale i bezrozměrné číslo). Většinou označují měřitelná množství hmoty nebo energie. Toky hmoty (nebo energie) jsou znázorněny plnými šipkami; musí spojitovat proměnné (nebo proměnnou se zdrojem či propadem) stejných rozměrů a jejich rozměr jim musí odpovídat (např. tok živin z půdního horizontu —  $gm^{-2}$  — do biomasy rostlin —  $gm^{-2}$  — musí mít rozměr  $gm^{-2}den^{-1}$ ). Toky mohou být jednosměrné ( $\rightarrow$ ) nebo obousměrné ( $\leftrightarrow$ ). Zdroje a propady jsou v diagramech uváděny pro úplnost — každý tok musí mít začátek a konec; jsou znázorněny „obláčky“ nepravidelného tvaru. Užíváme je, vychází-li (nebo končí-li) tok mimo modelovaný systém (např. matečná hormona jakožto primární zdroj živin) nebo je-li začátek (konec) toku pouze hypotetický (např. zdroj individuů v populačních modelech). Zavedením zdrojů a propadů se tyto systémy stávají konzervativními (tzn. nemění se celkový součet hmoty, energie). Toho je možno využít ke kontrole správnosti matematických modelů, sestavených podle těchto diagramů.

Řízení toků (hradla) jsou naznačena „mašičkou“ na šípce, znázorňující tok. Na každém toku je právě jedno hradlo (jeho umístění je libovolné). Ke každému hradlu může vést několik toků informace. (Termín tok informace zde vyjadřuje pouze, že daná proměnná ovlivňuje daný tok, její hodnota ovlivní „nastavení hradla“). Nejedná se tedy o změny informace jako kybernetické veličiny.) Toky informace jsou vyznačeny čárkovanými šipkami ( $\dashrightarrow$ ). Na rozdíl od toků hmoty neovlivňují stavové proměnné přímo, ale prostřednictvím hradel na tocích; nemohou tedy končit v stavových proměnných.

Výpočty se značí pětiúhelníkem, mohou být zdrojem pro toky informace, nikoliv však pro toky hmoty. Částo se užívají ve spojení se symbolem hradla.

Pomocné proměnné charakterizují systém, nejsou však stavovými proměnnými a nemají znamenat měřitelná množství hmoty nebo energie. Jejich hodnotu lze vypočítat na základě hodnot stavových proměnných (s parametry, fúdicích proměnných atd.) aritmetickou kalkulací. Značí se kroužky s textem uvnitř. Mohou být zdrojem informace, nemohou z nich však vycházet ani v nich končit toky hmoty (energie).

Parametry se znázorňují malým kroužkem přeskřítnutým vodorovnou čarou s názvem parametru v blízkosti. Jsou zdrojem informace, samy neovlivnitelné; jejich hodnota může být různá v různých bázích modelu.



Rídicí proměnné jsou proměnné mimo systém, systémem neovlivnitelné, které jsou zdrojem hmoty, energie nebo informace pro systém. Značí se buď stojatým koso-  
délníkem, nebo šestiúhelníkem s nápisem uvnitř.

Existují však i jiné způsoby grafického znázornění systému; pro modely toku energie se nej-  
častěji užívá symbolů vymyšlených H. T. Odumem. Takového diagramy obsahují např. symboly  
pro zdroj energie, hraadlo, konzumenty, primární producenty, tepelný spotřebitel atd. Popisuje  
je např. Walters (1977) v Odumově učebnici ekologie.

Dalším naším úkolem je převedení grafického diagramu do matematického zápisu.  
Existují však i simulační počítačové jazyky, např. SIMCOMP (Gustafson 1978), po-  
mocí nichž je možno tyto diagramy přímo implantovat na počítač. Při převodu  
diagramu do matematického modelu obvykle uspořádáme stavové proměnné do sta-  
vového vektoru soustavy. Toto uspořádání nám umožní užít maticové algebry a velmi  
zjednoduší matematickou notaci; např. celou soustavu diferenciálních rovnic nahra-  
díme jedinou rovnicí vektorovou.

Velmi obecně lze vyjádřit dynamiku systému soustavou diferenciálních (nebo dife-  
renciálních) rovnic:

$$\text{Pro všechny proměnné } (i = 1, 2, \dots, n)$$

$$\Delta v_i / \Delta t = f_i(v_1, v_2, \dots, v_n, F_1, F_2, \dots, F_k)$$

(diferenční rovnice)

nebo v limitním případě  $\text{pro } \Delta t \rightarrow 0$ :

$$dv_i/dt = f_i(v_1, v_2, \dots, v_n, F_1, F_2, \dots, F_k)$$

(diferenciální rovnice)

kde  $v_i$  jsou stavové proměnné soustavy a  $F_i$  jsou řídicí proměnné,  $f_i$  značí funkci.

Díky maticovému zápisu lze uvedené soustavy zapsat:

$$\Delta V / \Delta t = f(V, F)$$

nebo

$$dV/dt = f(V, F)$$

kde  $V$  je stavový vektor soustavy,  $F$  je vektor řídicích proměnných. Vyřešit takovýto  
model obvykle znamená nalézt hodnoty  $v_i$  v závislosti na čase. Pro to ovšem potře-  
bujeme konkrétní podoby obecně vyjádřených funkčních vztahů. Ty můžeme získat  
použitím již popsaných grafických modelů. (V následujícím textu budu uvádět dife-  
renční rovnice, diferenciální můžeme považovat za jejich zvláštní případ  $\text{pro } \Delta t \rightarrow 0$ .)  
Změna velikosti  $i$ -té stavové proměnné za jednotku času bude rovna rozdílu součtu  
toků, které přicházejí do dané proměnné (označme je  $e_{i,1}, e_{i,2}, \dots$ ) a toků, které danou  
proměnnou opouštějí ( $o_{i,1}, o_{i,2}, \dots$ ). Tedy

$$\Delta v_i / \Delta t = \sum_j e_{i,j} - \sum_j o_{i,j}$$

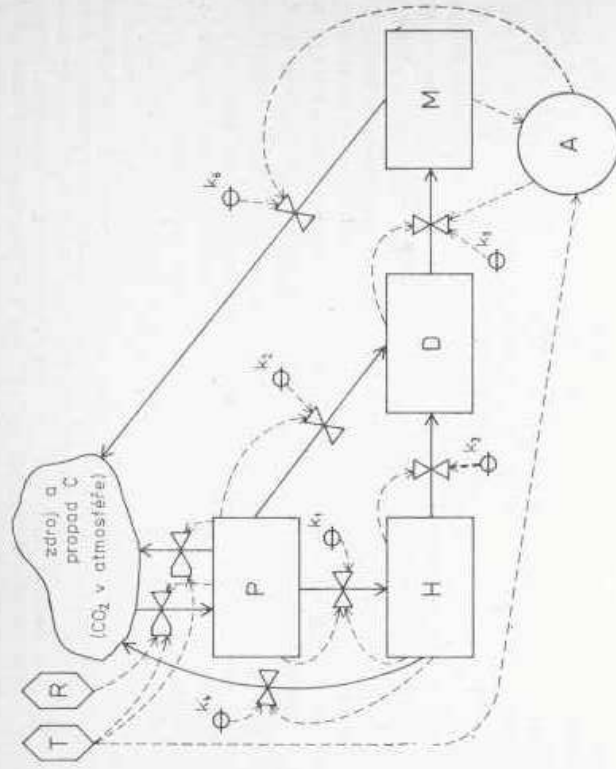
Zde je zdánlivý rozpor; toky mohou být i funkcí vedlejších proměnných, zatímco  
v obecném zápisu výše je  $\Delta v_i / \Delta t$  pouze funkcí stavových a řídicích proměnných.  
Vedlejší proměnné však lze vyjádřit jako funkce stavových a řídicích proměnných;  
 $\Delta v_i / \Delta t$  je potom složenou funkcí stavových a řídicích proměnných.

Příklad:

Předpokládejme, že chceme modelovat chování uhlíku v ekosystému (s tím i tok energie eko-  
systémem). Na následujícím příkladě si ukážeme možný postup při výstavbě takového modelu.  
(Náš model bude velmi zjednodušený, jeho účelem je pouze ilustrovat postup při sestavování  
takového modelu.)

Nejprve formulujeme verbální model:

Rostliny asimilují  $\text{CO}_2$  ze vzduchu ( $\text{CO}_2$  ve vzduchu pokládáme pro účely modelu za zdroj  
a propad). Velikost asimilace je přímo úměrná velikosti biomasy rostlin a závisí na teplotě  
prostoru a světelném záření. Rostliny zároveň dýchají. Množství vyprodukovaného  $\text{CO}_2$  je  
přímo úměrné biomase rostlin a závisí na teplotě prostředí. Dále rostliny produkují detritus  
v množství úměrném svojí velikosti.



Obr. 1. Forresterův diagram pro model ekosystému, popisovaný v textu.

Herbivoři konzumují zelenou biomasu rostlin v množství úměrném vlastní velikosti a množ-  
ství zelené biomasy. Zároveň dýchají a produkují detritus, obojí v množství úměrném svojí  
velikosti. Detritus je spotřebováván detritofágy. Množství spotřebovaného detritu je přímo  
úměrné celkovému množství detritu a aktivitě detritofág. Té je také úměrné množství  $\text{CO}_2$   
detritofágy vyprodukované. Aktivita detritofágů je empirickou funkcí teploty a množství  
detritofágů.

Stav systému tedy bude charakterizován čtyřmi stavovými proměnnými, které budou vyjadřo-  
vat obsah organického uhlíku (na  $\text{m}^2$ ) ve složkách ekosystému:

$P$  — obsah organického uhlíku v primárních producentech [ $\text{g}/\text{m}^2$ ]

$H$  — obsah organického uhlíku v herbivorech [ $\text{g}/\text{m}^2$ ]

$D$  — obsah organického uhlíku v detritu [ $\text{g}/\text{m}^2$ ]

$M$  — obsah organického uhlíku v detritofágech [ $\text{g}/\text{m}^2$ ]

Pomocnou proměnnou bude aktivita detritofágů ( $A$ ). Řídicími proměnnými budou teplota ( $T$ )  
a intenzita světelného záření ( $R$ ).

Nyní můžeme verbální model převést do grafického diagramu (obr. 1). Na základě diagramu  
sestavíme matematický model. Nejprve zapíšeme rovnice pro stavové proměnné:

$$\Delta P / \Delta t = P \cdot f_1(R, T) - f_2(T) \cdot P - k_1 \cdot P \cdot H - k_2 \cdot P$$

$$\Delta H / \Delta t = k_3 \cdot P \cdot H - k_4 \cdot H$$

$$\Delta D / \Delta t = k_5 \cdot P + k_6 \cdot H - D \cdot A \cdot k_7$$

$$\Delta M / \Delta t = D \cdot A \cdot k_8 - A \cdot k_9$$



Dále zapíšeme rovnici pro pomocnou proměnnou:

$$A = f_1(M, T),$$

kde  $k_1$  jsou koeficienty, které ovlivňují nastavení hranolů na tocích,  $f_1$  je empirická funkce, vyjadřující závislost intenzity fotosyntézy na intenzitě světelného záření a na teplotě,  $f_2$  je empirická funkce, vyjadřující závislost intenzity respirace na teplotě a  $f_3$  je empirická funkce, vyjadřující závislost aktivity detritofágů na jejich množství a na teplotě. Je důležité si všimnout, že chování stavových proměnných je popsáno diferenciálními rovnicemi, zatímco pomocnou proměnnou je charakterizována algebraickou rovnicí. Řešením modelu bude průběh řídicích funkcí, vých (popř. pomocné) proměnných v čase. Přitom můžeme měnit jak průběh řídicích funkcí, tak počáteční podmínky a tak sledovat různé charakteristiky chování modelu a srovnávat je s chováním modelovaného ekosystému. V našem případě by zejména rozdílly v chování ukázaly na některá nepřipustná zjednodušení, jichž jsme se dopustili (např. zanedbání vlivu vlhkosti na růstové a rozkladné procesy).

Právě popsaný způsob není jediným přístupem k výstavbě modelu. Chceme-li modelovat stavý soustavu a změny stavů soustavy, je výhodné využít teorii množin a transformační maticovou algebru. Takový model se může skládat ze seznamu stavů, ve kterých se soustava může nacházet a z transformačního pravidla, které určí, do jakého stavu přejde soustava za předpokladu, že nyní je v určitém stavu. Částé jsou modely, kde jednotlivé části soustavy se mohou vyskytovat v různých stavech a transformační pravidlo udává, s jakou pravděpodobností přejde kterákoliv část soustavy do jiného stavu za předpokladu, že nyní je v určitém stavu (např. je-li část porostu obsazena v jednom roce druhem  $A$ , určí pravidlo pravděpodobnost, že v roce následujícím bude tato část obsazena druhem  $B$ ; být obsazen určitým druhem považujeme zde za stav části soustavy). Složení soustavy je vyjádřeno vektorem, který udává zastoupení jednotlivých stavů, transformační pravidlo je vyjádřeno maticí pravděpodobnosti přechodu. Dynamiku takového soustav lze potom popsat např. soustavou lineárních diferenciálních rovnic; tu lze vyjádřit jedinou diferenciální rovnicí vektorovou; předpokládáme složení soustavy získáme násobením matice stavovým vektorem (Kauppi et al. 1978, Anderson 1966, Horn 1975, Stephens a Waggoner 1970, Williams 1969, Redetzke a Van Dyne 1976, 1979). Podobný přístup užívají i Leslieho matice (Leslie 1945, 1948) při studiu věkové struktury populace. Takovéto modely je jednak možno použít pro prognózování, další jejich význam tkívá v uspořádání poznatků o studované soustavě. (I pro takovýto model je možné sestavit Forresterův diagram, není to však ani příliš praktické, ani názorné.)

Až doposud jsme se nezabývali metodami, kterými budeme model řešit. Ne všechny modely jsme totiž schopni řešit metodami matematické analýzy, pro mnohé musíme užít metod numerické nebo analogové simulace na počítačích.

Tento na první pohled pouze formální rozdíl v technice řešení se však nemalou měrou odráží ve struktuře modelu, v úplnosti řešení a zcela záměrně i v požadavcích na modely kladených. Možnosti analytického řešení soustav diferenciálních rovnic jsou velmi omezené, zvláště užijeme-li nelineární diferenciální rovnice; složitější diferenciální rovnice musíme řešit numericky téměř vždy. Proto jsou modely, které mají být řešeny analyticky, konstruovány již se zřetelím na možnosti budoucího řešení. Jarmo-li schopni systém dokonalé vyřešit analyticky, získáme obecné řešení pro všechny možné hodnoty parametrů (tedy i oblasti stability řešení, diskontinuitu, limitní cykly apod.). Analytické modely se často snaží charakterizovat některé obecné vlastnosti chování skupiny systémů (např. obecné vyjádřit podmínky stability ekologických systémů) nebo abstrahovat některé společné rysy systémů dané skupiny.

Naproti tomu simulační metody nám výše chování modelu pro libovolné určení soustavu vztahů (rozšířené systémy diferenciálních a diferenciálních rovnic pracujících s časovým zpožděním, bez ohledu na linearitu zadaných rovnic), ale vždy pouze pro zadané hodnoty parametrů, pro zadané hodnoty (sekvenční hodnoty) vstupů atd. Užijí se nejvíce při modelování konkrétních systémů (např. modely toku živin konkrétním ekosystémem), kde nás zajímá jen užší obor hodnot, kde však neschůdně být omezením ve složitosti rovnic, urečňujících vztahy mezi prvky a ve všech případech, kdy nejste model schopni řešit analyticky.

Simulační řešení může probíhat buď na analogovém nebo číslicovém počítači. Na analogovém počítači vlastně sestavujeme reálný elektronický systém izomorfní (definice izomorfního systému viz Korál a Valenta 1972) s abstraktním formalizovaným systémem — matematickým modelem. Při práci s číslicovými počítači mnohem rychlejší než číslicové a mohou v téměř okamžiku simulovat několik v původním systému souasně probíhajících dějů. Jejich použití je však omezené, některé typy výpočtů se na těchto počítačích provádějí velmi špatně, takže programování je mnohem obtížnější než na číslicových počítačích. Naproti tomu číslicový počítač řeší systém pomocí řady diskrétních kroků za použití metod numerické matematiky — pro systém diferenciálních rovnic se nyní nejvíce užívá metoda Rungeova-Kuttova (viz Nekvinda et al. 1976). Tato metoda není vhodná používat vzhledem k tomu, že řešení některých soustav (např. soustavy „stiff“ diferenciálních rovnic) existují vhodnější metody (cf. Votruba 1979).

Použití číslicového počítače je zvláště výhodné při řešení systému diferenciálních rovnic. (Popis pomocí diferenciálních rovnic je zvláště výhodný pro děje s určitou periodicitou — je např. přesnější a skutečností lépe odpovídá, počítáme-li při popisu růstu, stromů s vegetační sezónou jako s diskrétní jednotkou, než když považujeme růst za rovnoměrný, kontinuální.) Výhody obou počítačů se snaží spojit hybridní počítače, tj. počítače s částí číslicovou a analogovou. Byly s úspěchem použity např. při různých optimalizačních výpočtech; podle zadaného algoritmu jsou integrační kroky prováděny na analogové části v mnohonásobných cyklech.

Chování některých systémů nelze deterministicky popsat; také průběh některých řídicích proměnných nelze přesně předpovědět a nelze jej ovlivnit (např. lze říci, že průměrná denní teplota vzdůchu 21. června bude vyšší než 24. prosince, nelze však říci ani jaká bude teplota 21. června, ani jaká bude 24. prosince; lze však říci, s jakou pravděpodobností se bude nalézat v daném rozmezí; přitom teplota bude řídicí proměnnou pro mnoho procesů v ekosystému). Systémy, obsahující takovéto jevy mají stochastické chování; pro jejich zobrazení můžeme použít stochastických modelů (doposud popisované modely, nemající náhodnou složku, nazýváme deterministické). Stochastické modely se tedy snaží odrazet i účinky náhodné proměnlivosti.

Podle „stupně náhodnosti“ můžeme rozdělit stochastické modely do dvou skupin:

1. Modely s náhodnými řídicími funkcemi. Jedná se v podstatě o deterministické modely, jejichž řídicími funkcemi jsou náhodné proměnné. Užíváme je velmi často v modelech ekosystémů, kde jsou řídicími funkcemi některé charakteristiky počasí (Ondok 1975). Může být udána střední hodnota a rozptyl, oboj jako funkce času, s úspěchem lze použít pro tyto účely Markovových řetězců (jako např. Parton 1978). V případě, že bychom pro takovýto model užili jako řídicí deterministickou proměnnou, získali bychom zcela deterministický model.
2. Modely s náhodným chováním prvků. Zde máme několik možností vyjádření náhodné proměnlivosti. V nejjednodušším případě považujeme některé parametry za náhodné proměnné (určové stíbné hodnoty a rozptyly). Složitější je způsob, který je často užíván při modelování dynamiky populace a vztahů individuů v populaci (např. Diggle 1976). Každý jedinec, popsaný samostatnou stavovou proměnnou, má určitou pravděpodobnost, že pomrte, že dá vznik dalšímu jedinci nebo že zanikne. Tyto pravděpodobnosti mohou být funkcí stavu jedince a stavu populace. Možnosti popisu náhodných jevů je však mnohem více.

Řešením stochastických modelů není průběh hodnot proměnných, ale rozložení pravděpodobnosti jejich průběhů (popř. u simulačních metod je výsledkem jednoho běhu možný průběh hodnot, proměnných, běhy je však třeba opakovat). Protože se stochastickými závěry se matematicky dosti obtížně pracuje, musíme většinou použít simulačních metod. Jednou z nejrozšířenějších je metoda Monte Carlo (viz Poole 1974, str. 53).

Je třeba upozornit na to, že stochastičnost procesu se může měnit s hierarchickou úrovní našeho nazírání (cf. O'Neil 1979). Zatímco chování jednodince v populaci se nám může jevit jako vysoce náhodné, chování populace jako celku můžeme považovat za deterministické (je-li populace dostatečně velká; srovnaj se zákonem velkých čísel). Tak i výstup stochastického modelu může být téměř deterministický.

O tom, zda užít deterministického nebo stochastického modelu, je nutno rozhodnout případ od případu, podle povahy modelovaného systému a podle účelu studia. Z hlediska ekologických modelů tato otázka diskutují např. Maynard Smith (1974) a Poole (1974).



Snahy o matematický popis ekologických dějů a vztahů jsou poměrně starého data (cf. May 1977). Některé z prací (např. Lotka 1925, Volterra 1926), které vyjadřovaly tyto vztahy pomocí soustav diferenciálních rovnic, měly dokonce značný vliv na Bertalanffyho při koncipování obecné teorie systémů (cf. Bertalanffy 1950). Velký rozvoj této vědní disciplíny nastal se zavedením výkonné výpočetní techniky, která dovoluje v reálném čase řešit (byť pouze numericky) poměrně složité soustavy diferenciálních a diferenčních rovnic.

Co vede ekologů k používání matematických modelů, co může tato metoda, tento přístup, ekologii přinést? Téměř všechny důvody vyjmenované v předešlé kapitole, které nás vedou k použití modelů, můžeme najít v ekologii, při studiu ekologických systémů. Změny ekosystémů jsou dlouhodobé, často svým rozsahem přesahující lidský věk, mnohé ekosystémy jsou unikátní (např. globální zemský ekosystém, na jehož stavu závisí osud celého lidstva, a nelze tedy při jeho řízení nebo ovlivňování spoléhat na metodu „pokus a omyl“). Experimentování s rozsáhlými ekosystémy je značně náročné, často na — nebo i za hranicí — lidských možností, některé stavy a vstupy člověk není schopen ovlivnit vůbec, některé charakteristický chování jsou velmi těžko měřitelné. V teoretické ekologii jsou nejčastěji užívány modely, které abstrahují společné vlastnosti velkého počtu často i dosti rozdílných systémů (např. systémy dravec — kořist); a právě na této abstrakci je možné pokusit se vybudovat obecnou ekologickou teorii (cf. May 1973a, Pielou 1969, Huston 1979). Velmi kriticky se možnostmi aplikace systémového přístupu v ekologii (a nejen v ekologii) zabývá Braabeč (1977).

Sestavování matematického modelu ekosystému má již samo o sobě další metodické přínosy; ukáže na nedostatky v našich znalostech o zkoumaném systému (nebo i na oblasti, ze kterých je již další získávání dat bezpředmětné) a vede k uspořádání našich znalostí o zkoumaném systému.

Po sestavení a analýze modelu mohou ukázat diskrepance mezi chováním reálného systému a modelu na chyby v našich představách o struktuře systému nebo v použitých datech. Analýza citlivosti (senzitivita), tj. zjišťování vlivu změn parametrů, řídicích funkcí atd. na chování modelu, může přispět ke stanovení důležitosti některých faktorů, ukázat, kde je třeba provést více přesných měření, také ukázat na chyby ve struktuře modelu (cf. Innis 1979). Shodná chování modelového systému s modelem, postaveným podle naší hypotézy o struktuře modelového systému, není ještě důkazem správnosti naší hypotézy (totéž chování mohou mít systémy s různou strukturou), zvýší však podstatně její věrohodnost a umožní nám navržením nových experimentů k jejímu ověření.

Vzhledem k obrovské složitosti biologických systémů zahrnujeme do zkoumání vždy jen prvky, které považujeme z hlediska zkoumané problematiky za rozhodující pro chování systému. Odměnou za ztrátu informace, ke které musí při tomto zjednodušení dojít, je nám jasnost a přehlednost modelu — přitom optimální míra zjednodušení se případ od případu různí, záleží vždy především na účelu studia. Model může vysvětlit, objasnit principy chování, které nám vzhledem ke složitosti studovaného systému zůstaly utajeny. Není tedy cílem ekologa postavit co nejobsažnější model, ale „vyhmátnout“ prvky a vztahy, které jsou pro jeho chování rozhodující.

Jak jsme poznali, existuje velmi široká škála typů matematických modelů ekologických systémů. To nás vede ke snaze charakterizovat modely podle určitých hledisek; mezi nejpožívanější patří věrnost, přesnost a obecnost. Věrnost vyjadřuje stupeň souladu mezi biologickými předpoklady, jež má model vyjadřovat, a mezi slovním a matematickým vyjádřením modelu. Přesnost se týká schopnosti modelu předvídat kvantitativní změny a zobrazovat údaje, o něž se opírá. Obecnost je šíře

použitelnosti modelu (cf. Walters 1977). Vzhledem k obrovské složitosti biologických soustav se zdá, že nelze sestavit modely zároveň přesné, věrné a obecné. Tuto skutečnost most odráží i pohled, který publikoval Maynard Smith (1974), který dělí modely na strategické a na taktické.

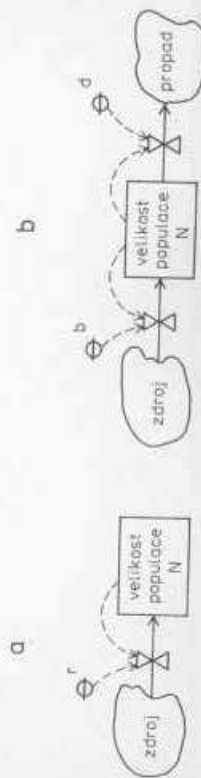
Podle současného trendu ve světové literatuře, týkající se modelování ekosystémů, můžeme rozlišit dva základní směry, kterými se tento obor ubírá a zřejmě i v budoucnu bude ubírat — směr teoretických modelů a směr modelů experimentálních a aplikované ekologie. (Jako každá klasifikace je i tato do značné míry umělá a jistě lze nalézt modely, které nelze jednoznačně zařadit ani do jedné ze zmíněných skupin. Kromě toho mnohé z modelů teoretických byly později použity pro praktické účely.)

### 3.1. Modely teoretické ekologie

Modely teoretické ekologie se snaží být obecné (díky vysokému stupni abstrakce mohou zobrazovat podstatné vlastnosti velkého množství ekosystémů nebo složek ekosystému) a věrné. Vždy je u těchto modelů zájem o obecné, nejlépe analytické řešení; proto je numerickým hodnotám parametrů věnována minimální pozornost — přesnost tedy ustupuje do pozadí zájmu. Systém zde není zobrazován a předpovídat konkrétní hodnoty proměnných, ale trendy v chování ekologických systémů. (Přesto byly mnohé z těchto modelů využity následně pro stanovení hodnot parametrů i pro aplikace, např. modely růstu populace.) Jsou často sestavovány bez ohledu na stanovitelnost parametrů, kterých používají (celom je obecné řešení pro všechny možné hodnoty parametrů). Vzhledem k tomu, že nejsou zcela závislé na výpočetní technice, jsou poměrně starého data; první pokusy lze nalézt již v minulém století (cf. May 1977). Vzhledem k poměrně jednoduchosti těchto modelů je velmi důležitá jejich funkce explikativní. Díky své obecnosti jsou mnohé z nich užívány jako součást mnohem složitějších modelů aplikovaných. Některé rysy chování, které můžeme sledovat na těchto poměrně jednoduchých modelech se vykytnou i ve složitějších modelech (např. primární závislost velikosti oscilací na velikosti zpoždění). Dále uvádím velmi stručný přehled nejužívanějších obecných ekologických modelů.

Jednou ze základních jednotek ekosystémů, kterou můžeme studovat a jejíž chování můžeme matematicky popsat, je populace; dynamika populací je již po dlouhou dobu jedním z vědeckých témat matematické ekologie a její studium má i dalekosáhlý praktický význam (např. při studiu populací organismů pro člověka užitečných nebo naopak populací škůdců). Na jednoduchých modelech si nyní ukážeme některé možnosti popisu jedné populace a potom i vzájemných interakcí více populací.

Prevažná většina populací má v přírodních podmínkách (dostatek zdrojů, prostoru) tendenci se zvětšovat, růst. V některých případech můžeme považovat přírůstek velikosti populace pouze za funkci velikosti populace samé; v nejjednodušším případě se bude jednat o lineární závislost. Forresterův diagram pro tento jednoduchý model je na obrázku 2a. Velikost populace můžeme uvažovat v libovolných jednotkách (biomasa, g uhliku apod.). Pokud bychom chtěli užít počtu individuí, měla by být populace dostatečně velká, abychom se nedopouštěli velké chyby, když pova-



Obr. 2. Forresterův diagram pro model exponenciálního růstu, popsaný rovnicí (1) — obr. 2a a rovnicí (1') — obr. 2b.

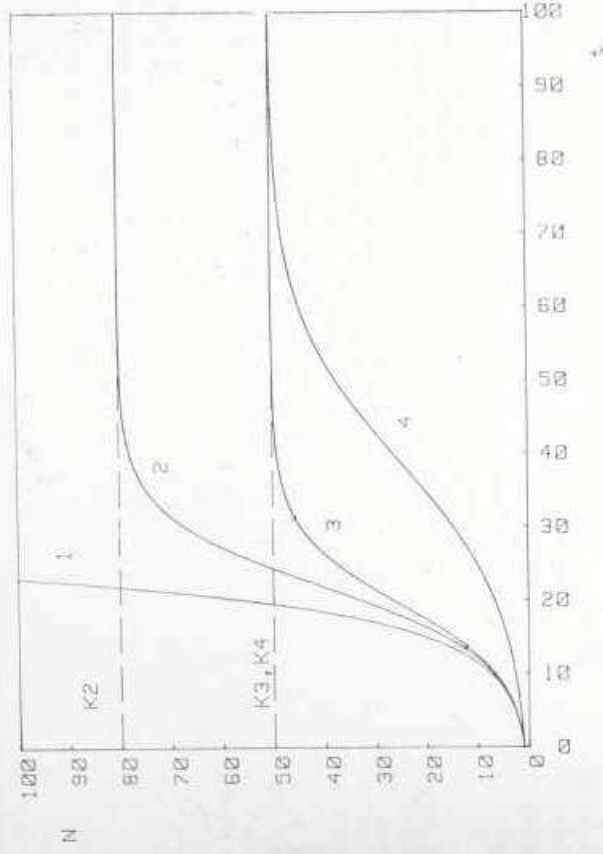


žijeme závislost velikosti populace za spojitou funkci. Dynamiku populace totiž popíšeme diferenciální rovnicí

$$dN/dt = r \cdot N, \tag{1}$$

kde  $N$  je velikost populace a  $r$  je růstová konstanta. Tu můžeme považovat za rozdíl  $b - d$ , kde  $b$  je konstanta hrubého přírůstku (nebo porodnosti) a  $d$  je konstanta úmrtnosti. Forresterův diagram pro takovýto model je na obr. 2b, rovnice bude

$$dN/dt = b \cdot N - d \cdot N. \tag{1'}$$



Obr. 3. Srovnání řešení exponenciálního modelu růstu (křivka 1) a logistického modelu růstu (křivky 2, 3, 4). Parametry jednotlivých modelů:  $r_1 = r_2 = r_3 = 0,2$ ;  $r_4 = 0,1$ ;  $K_2 = 80$ ;  $K_3 = K_4 = 50$ .

Dosudíme-li za  $b - d = r$ , přejde na rovnici (1). Řešením rovnice (1) dostáváme

$$N = N_0 \cdot e^{rt}, \tag{2}$$

tedy rovnici exponenciálního růstu (graf závislosti je na obr. 3). (Všechny grafické výstupy modelů jsou kresleny plotrem počítače Howlett Packard - 45.) Obdobný výsledek bychom dostali i při vyjádření pomocí diferenciální rovnice

$$\Delta N/\Delta t = r \cdot N \tag{3}$$

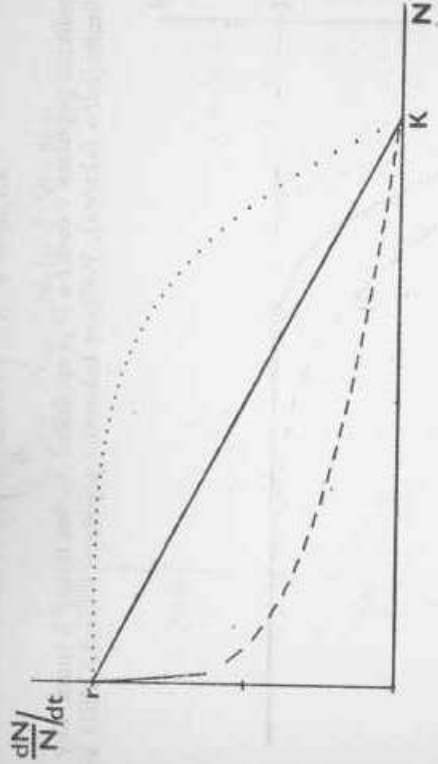
nebo

$$N_{t+\Delta t} = N_t \cdot (1 + r \cdot \Delta t) \tag{3'}$$

(obě rovnice jsou ekvivalentní).

V případě popisu diferenciální rovnicí je však velikost populace definována pouze v okamžicích  $t_0 + k \cdot \Delta t$ , kde  $k$  je nezáporné celé číslo. Řešení přitom závisí i na zvolené velikosti  $\Delta t$ .

Populace roste exponenciálně jen za optimálních podmínek, tzn. není-li limitována zdroji ani prostorem. Takovýto případ je v přírodě velmi vzácný. Většinou populace roste pouze do určité, prostředním dané velikosti. Těto velikosti říkáme nosná kapacita prostředí pro daný druh (většinou značíme  $K$ ). V nejjednodušším případě



Obr. 4. Závislost relativní rychlosti růstu na velikosti populace pro různé hodnoty  $q$  podle rovnice (5): - - - -  $q = 0,25$ ; ————  $q = 1$ ; .....  $q = 4$ .

předpokládáme, že relativní rychlost růstu  $\left(\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}\right)$  klesá lineárně se vzrůstající velikostí populace a v případě, že  $N = K$ , růst ustane ( $dN/dt = 0$ ). Tuto závislost vyjádříme rovnicí

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \cdot (1 - N/K)$$

neboli

$$dN/dt = r \cdot N(1 - N/K). \tag{4}$$

Těto rovnici říkáme rovnice logistického růstu. Příklady řešení této rovnice pro různé hodnoty parametrů  $r$  a  $K$  a srovnání s grafem exponenciálního růstu jsou na obr. 3. Rovnici můžeme zobecnit pro případ nelineárního poklesu relativní rychlosti růstu se vzrůstem populace na

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \cdot \left(1 - \left(\frac{N}{K}\right)^q\right)$$

neboli

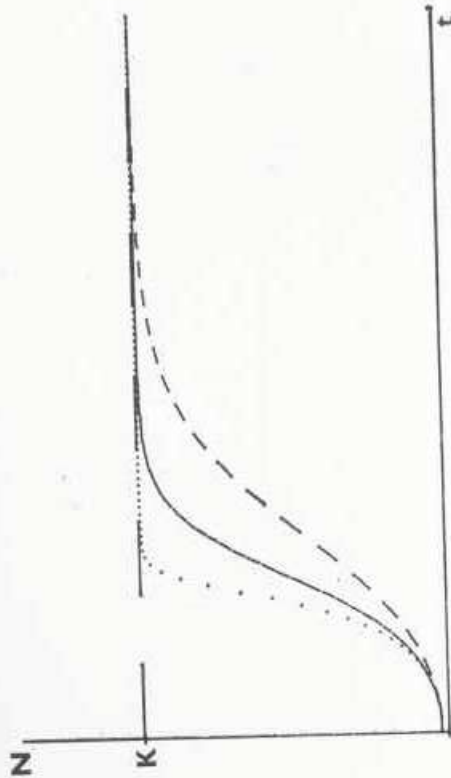
$$dN/dt = r \cdot N \left(1 - \left(\frac{N}{K}\right)^q\right), \tag{5}$$

kde  $q$  je kladná konstanta (cf. Aikman a Watkinson 1980, Muří 1979). Logistická rovnice je zvláštním případem této rovnice pro  $q = 1$ . Závislost relativní růstové rychlosti (pro různé hodnoty  $q$ ) na velikosti populace je na obr. 4. Graf řešení rovnice pro různé hodnoty  $q$  je na obr. 5. Pro  $N \ll K$  se logistický růst blíží exponenciálnímu, neboť  $(1 - N/K) \approx 1$  a s postupujícím časem se velikost populace limitně blíží k nosné kapacitě prostředí  $K$  bez oscilací.

Často se může stát, že velikost změny populace je závislá nejen na jejím okamžitém stavu, ale i na stavu před určitým časem; např. nedostatek živin se nemusí projevit okamžitě, ale s určitým zpožděním. Dynamiku populace lze potom popsat rovnici

$$dN/dt = r \cdot N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t - D}{K}\right), \quad (6)$$

kde  $N_t$  je velikost populace v čase  $t$  a  $D$  je zpoždění (tj. čas nutný k tomu, aby se projevily vliv limitujícího faktoru). Velikost takovéto populace se bude blížit ke  $K$  za



Obr. 5. Řešení růstového modelu (podle rovnice 5) pro různé hodnoty  $q$ : ---  $q = 0,5$   
 —  $q = 1$ ; .....  $q = 4$ .

oscilací, které budou tím větší, čím větší bude součin  $r \cdot D$  (pro  $r \cdot D < 0,7$  se oscilace neprojeví, pro  $0,7 < r \cdot D < 1,8$  budou tlumené a pro  $r \cdot D > 1,8$  netlumené, cf. Poole 1974, str. 67). Příklady jsou na obr. 6, 7 a 8.

Až doposud jsme mlčky předpokládali, že sledovaná populace je homogenní, všechna individua mají stejnou možnost růst, rozmnožovat se i umírat, zanedbávali jsme věkovou strukturu populace. V následujícím odstavci si ukážeme možnost, jak věkovou strukturu populace v modelu zachytít a odvodíme, kdy je možno ji zanedbat.

Mějme populaci stromů a uvažujme následující věkové kategorie: (1) semenáček, (2) mladý stromek, (3) podúrovňový strom, (4) dospělý úrovňový strom. Potom stav populace v roce  $t$  můžeme vyjádřit vektorem

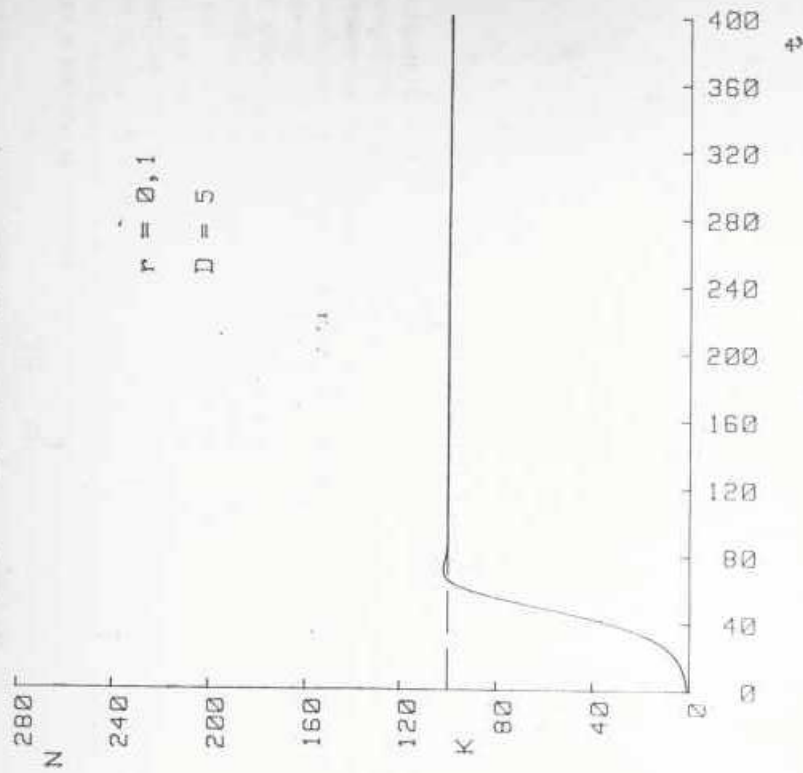
$$n_t = \begin{pmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \\ n_{4,t} \end{pmatrix},$$

kde  $n_{i,t}$  je počet individuí  $i$ -té kategorie (v roce  $t$ ). Potom např. předpokládaný počet podúrovňových stromů v roce  $t + 1$  můžeme vyjádřit

$$n_{3,t+1} = P_{2,3} \cdot n_{2,t} + Q_3 \cdot n_{3,t}$$

kde  $P_{2,3}$  je pravděpodobnost, že libovolné individuum z kategorie (2) (tj. mladý stromek) dospěje za rok do kategorie (3) (tj. podúrovňový strom) a  $Q_3$  je pravděpodobnost, že libovolný podúrovňový strom přežije v této kategorii do následujícího roku (tzn. ani nezemře, ani nedospěje do kategorie 4). Obdobně lze vyjádřit pro všechny kategorie s výjimkou první:

$$n_{i,t+1} = P_{i-1,i} \cdot n_{i-1,t} + Q_i \cdot n_{i,t}$$



Obr. 6. Řešení modelu růstu se zpožděním (rovnice 6);  $r \cdot D = 0,3$ , oscilace se neprojevují.

Pro první kategorii potom platí

$$n_{1,t+1} = Q_1 \cdot n_{1,t} + \sum_{i=1}^4 F_i \cdot n_{i,t}$$

kde  $F_i$  je fertilita  $i$ -té kategorie, zde chápaná jako počet semenáčků, kterým dá za rok vznik jedno individuum  $i$ -té kategorie,  $r$  je počet kategorií. (V našem případě bude zřejmě  $F_1 = 0$  a  $F_2 = 0$ .) Celou soustavu těchto rovnic můžeme zapsat jak o jednu rovnici pomocí maticového zápisu:

$$\begin{pmatrix} F_1 + Q_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_{1,2} & Q_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_{2,3} & Q_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_{3,4} & Q_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \\ n_{4,t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ n_{3,t+1} \\ n_{4,t+1} \end{pmatrix}$$



neboli

$$Mn_t = n_{t+1}$$

nebo zcela obecně

$$M^r \cdot n_t = n_{t+r} \quad (7)$$

kde  $M$  je shora uvedená matice a  $r$  je libovolné přirozené číslo. V případě, že vektor  $n_t$  je charakteristickým vektorem matice  $M$ , můžeme v rovnici (7) matici  $M$  nahradit příslušným charakteristickým číslem matice ( $\alpha$ ) a psát

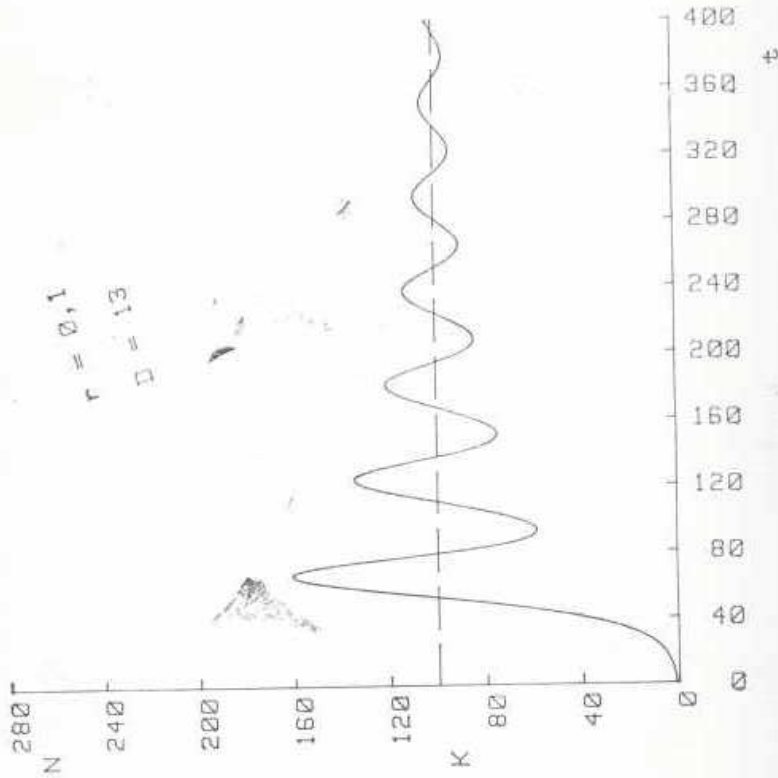
$$\alpha n_t = n_{t+1} \quad (8)$$

(vyplyvá z maticového počtu).

Věková struktura, která je dána charakteristickým vektorem, příslušejícím k největšímu charakteristickému číslu, říkáme stabilní věková struktura. Pro celkový počet individuí ( $N_t = \sum_i n_{i,t}$ ) populace se stabilní věkovou strukturou potom platí

$$\alpha N_t = N_{t+1}$$

a rovnice přejde na (3), kde  $\alpha = r + 1$ . Z toho vyplývá, že pokud bychom v tomto případě zanedbali věkovou strukturu, neovlivní toto zjednodušení podstatně chování modelu. Na základě maticového počtu lze ukázat, že většina populací, chovájících se podle právě popsaného modelu, dosáhne po dostatečném počtu generací stabilní věkovou strukturu bez ohledu na počáteční věkovou strukturu. Do populační ekologie zavedl tyto modely Leslie (1945, 1948), proto se užitým maticím říká Leslieho matice.



Obr. 7. Řešení modelu růstu se zpožděním (rovnice 6);  $r \cdot D = 1,3$ , dochází k tlumeným oscilacím.

V přírodě se jednotlivé populace vyskytují velmi zřídka, většinou nacházíme větší počet populací ve vzájemných interakcích. Zde si ukážeme pouze model dvou konkurujících si populací, založený na logistických růstových rovnicích se členy, vyjadřujícími konkurenci. Použijeme následující soustavu diferenciálních rovnic, vycházející z klasických prací Lotky (1925) a Volterra (1926):

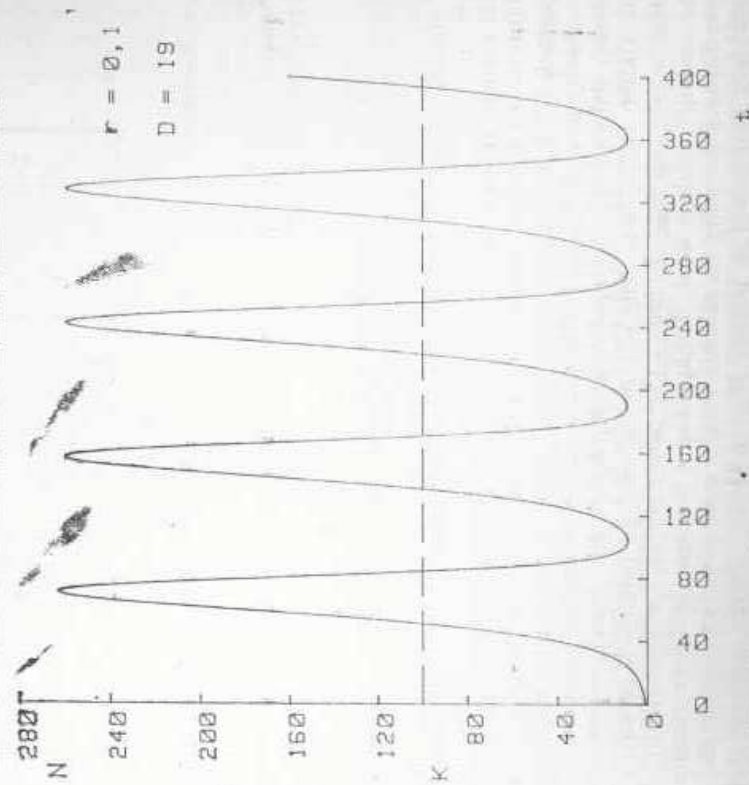
$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 r_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - a_{1,2} \cdot N_2}{K_1} \right) \quad (9)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 r_2 \left( \frac{K_2 - a_{2,1} \cdot N_1 - N_2}{K_2} \right),$$

kde konkurenční koeficient  $a_{1,2}$  vyjadřuje míru konkurenčního působení druhu 2 na druh 1 a  $a_{2,1}$  míru konkurenčního působení druhu 1 na druh 2, ostatní symboly mají tentýž význam jako v rovnici (4) (rovnice logistického růstu), indexy vyznačují příslušný druh. Pro ilustraci je na obr. 9 Forresterův diagram pro tento model. Obsažený přehled těchto modelů s bohatou literaturou podává Wangersky (1978).

Základní otázkou nyní je, zda mohou uvedené druhy koexistovat, tzn. zda existuje stabilní rovnovážný bod (equilibrium) shora popsané soustavy, nebo zda převládne jeden z druhů (a v tom případě který převládne). Poměrně jednoduchým rozložením soustavy (cf. Maynard Smith 1974, str. 59) dojdeme k následujícím závěrům:

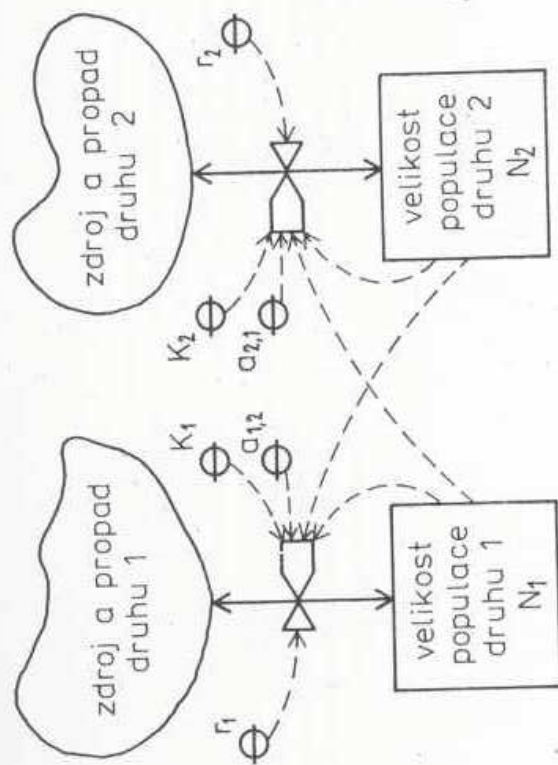
jestliže  $a_{1,2}/K_1 > 1/K_2$  a zároveň  $a_{2,1}/K_2 < 1/K_1$ , převládne druh 2,  
 jestliže  $a_{1,2}/K_1 < 1/K_2$  a zároveň  $a_{2,1}/K_2 > 1/K_1$ , převládne druh 1,



Obr. 8. Řešení modelu růstu se zpožděním (rovnice 6);  $r \cdot D = 1,9$ , dochází k netlumeným oscilacím.

jestliže  $a_{1,2}/K_1 < 1/K_2$  a zároveň  $a_{2,1}/K_2 < 1/K_1$ , má soustava stabilní rovnovážný bod, druhý mohou koexistovat.

jestliže  $a_{1,2}/K_1 > 1/K_2$  a zároveň  $a_{2,1}/K_2 > 1/K_1$ , má soustava nestabilní rovnovážný bod; o tom, který druh převládne, rozhodnou počáteční podmínky. Chování systému při různých hodnotách parametrů za různých počátečních podmínek a grafické určení rovnovážného bodu soustavy ilustrují obr. 10, 11 a 12.



Obr. 9. Forresterův diagram pro model konkurujících si druhů (odpovídá soustavě rovnic 9)

Popsaný model můžeme rozšířit na  $n$  konkurujících si druhů. Soustava rovnic bude mít tvar (pro všechna  $i$ )

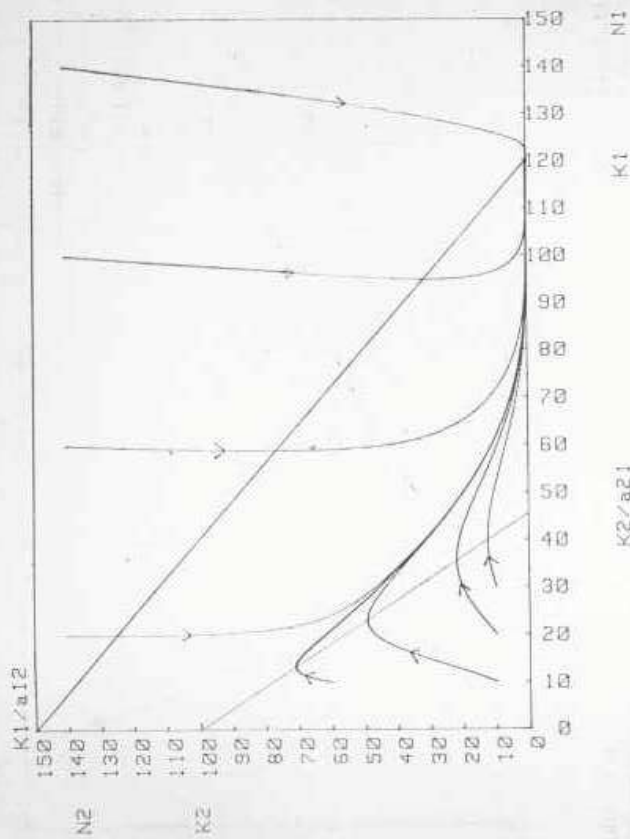
$$dN_i/dt = r_i N_i \left( 1 - \sum_{j=1}^n \frac{a_{i,j} \cdot N_j}{K_i} \right),$$

kde  $a_{i,j}$  vyjadřuje konkurenční působení  $j$ -tého druhu na  $i$ -tý druh, pro  $i = j$  je rovno jedné.

Při rozboru takového soustav se do popředí dostávají otázky stability, vztahu stability a složitosti (cf. Coste et al. 1979, May 1973a, b, Svirěžev a Logofet 1978, Rejmánek 1979, Rejmánek a Starý 1979 a další). Nový a velmi realistický pohled na tyto otázky přinesl Yodzis (1978) pro sesilní společenstva zavedením prostorového hlediska, obdobné otázky u společenstev pohyblivých organismů probírá ve své knize např. Okubo (1980, kap. 10). Vlivem měnitelnosti se podmínky prostředí na popsaný systém se zabývají např. Kobrov a Čerepanov (1979), Vasilevič (1979), vliv periodického „ničení“ studuje např. Tuljapurkar a Semura (1977). O vybudování obecné teorie druhové diverzity na základě vztahu mezi růstovými rychlostmi a intenzitou a frekvencí narušování se pokusil Huston (1979). Jiným možným rozšířením jsou modely populací a společného zdroje (Wiegert 1979) nebo modely uvažující více trofických úrovní (cf. Tansky 1976). Pro modelování sukcese využili konkurenčních

modelů Lepš a Praha (1981). Množství nových modelů a nové literatury na toto téma stále vzrůstá.

Diskutované modely měly pouze ilustrovat možnosti matematického modelování v teoretické ekologii; nejedná se tedy o vyčerpávající přehled ani nezákladnějších typů modelů (ten by se svým rozsahem vymýkal posílání této práce). Byly např. zcela vynesčány modely typu dravec-kořist (na toto téma připravují pro Biologické



Obr. 10. Chování modelu, popsaného soustavou rovnic (9), pro různé počáteční podmínky. Na vodorovné ose je velikost populace prvního druhu, na svislé ose velikost populace druhého druhu. Hodnoty parametrů jsou:  $r_1 = 0,2$ ;  $r_2 = 0,8$ ;  $K_1 = 120$ ;  $K_2 = 100$ ;  $a_{1,2} = 0,8$ ;  $a_{2,1} = 2,2$ . Příkladně druh 1 bez ohledu na počáteční podmínky. Příznaky ukazují grafické hledání rovnovážného bodu.

listy samostatný úlánek Kindman a Rejmánek). Také stochastické modely nebyly použity, neboť jsou méně ilustrativní a vyžadují složitější matematický aparát (to však nikterak nesnižuje jejich význam z čistě vědeckého hlediska).

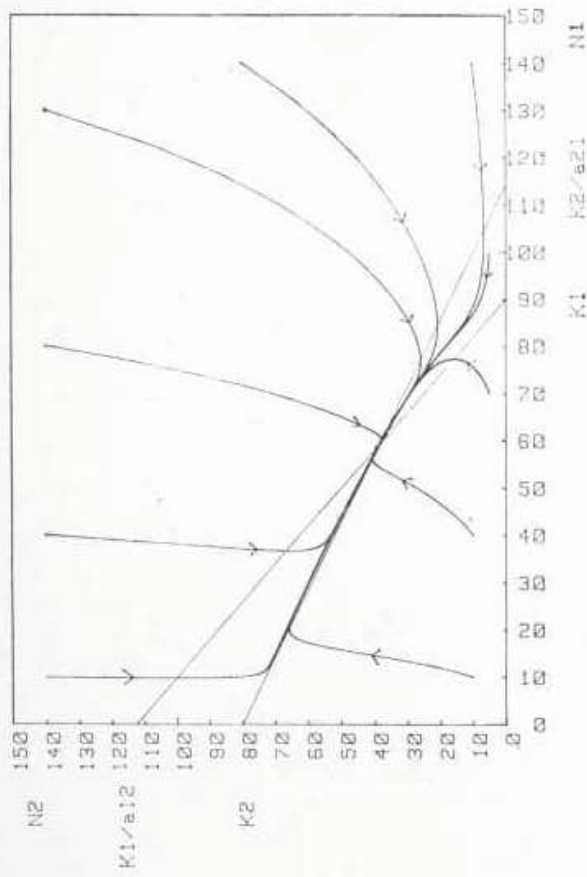
### 3.2. Modely experimentální a aplikované ekologie

Na rozdíl od právě popsaných modelů teoretické ekologie, modely aplikované ekologie se snaží být přinejmenším přesné a věrné. Jejich účelem je co nejlépe zobrazit jeden nebo poměrně úzkou skupinu podobných ekosystémů (nebo jejich částí). Bývají velmi služební, téměř vždy je nutno užít numerického řešení na počítači. Numerická hodnota všech parametrů musí být stanovena; zajímavá nás více přesná predikce chování systému než obecné řešení.

V následující části se budeme zabývat výstavbou komplexních modelů ekosystémů, které jsou typickými představiteli této skupiny. Poměrně rychlý rozvoj výpočetní techniky, umožňující uchování velkého množství dat v paměti a práci s velkým počtem proměnných, na straně jedné a růst našich znalostí o procesech v ekosystémů (především díky studium IBP) na straně druhé umožnily zejména v posledních dvaceti letech konstruovat komplexních simulacích modelů ekosystémů. Tyto modely mají pro velké ekosystémové projekty (jako byly v oblasti travních ekosystémů např. Matador, Pávnose) mnoho-



...vohm pěkne vyjádří Innis (1978) v úvodu ke knize o modelu ELM: "The objectives of the modelling efforts in the US/IBP Grassland Biome were to stimulate the precise formulation of ideas about the behavior of the system, help direct the research effort through the identification of critical areas for study, and produce a tool for investigating the consequences of management alternatives. The objectives of the model were to simulate biomass dynamics in a variety of grassland types and the response of the system to irrigation, fertilization, and cattle grazing."



**Obr. 11.** Chování modelu, popsaného soustavou rovnic (9), pro různé počáteční podmínky. Na vodorovné ose je velikost populace prvního druhu, na svislé ose velikost populace druhého druhu. Hodnoty parametrů jsou:  $r_1 = 0,2$ ;  $r_2 = 0,8$ ;  $K_1 = 80$ ;  $K_2 = 80$ ;  $a_{1,2} = 0,8$ ;  $a_{2,1} = 0,7$ . Soustava má stabilní rovnovážný bod. Přímký ukazují grafické hledání rovnovážného bodu.

Výbudování takového modelu bývá dlouhodobou záležitostí, na takovéto programy spolupracuje v optimálním případě tým odborníků (cf. Van Dyne 1978, Van Dyne a Anway 1976). Velkou pozornost je zde třeba věnovat i sestavení týmu, i když zde lze vycházet většinou jen z osobní zkušenosti a z intuíce. Někteří doporučení v tomto směru podává Woodmansee (1978). Konstrukce těchto modelů s sebou přináší specifické problémy, často i metodologické až filozofické povahy (cf. Halfon 1979b, Wiegert 1975), které mohou být řešeny částečně na podkladě obecné teorie systémů (cf. Mosarović 1968, Caswell et al. 1972) a částečně vedly k vypracování samostatné teorie ekosystémové analýzy (cf. Halfon 1979a, Swartzman 1979). V následujících odstavcích proběhne některé aspekty výstavby těchto modelů.

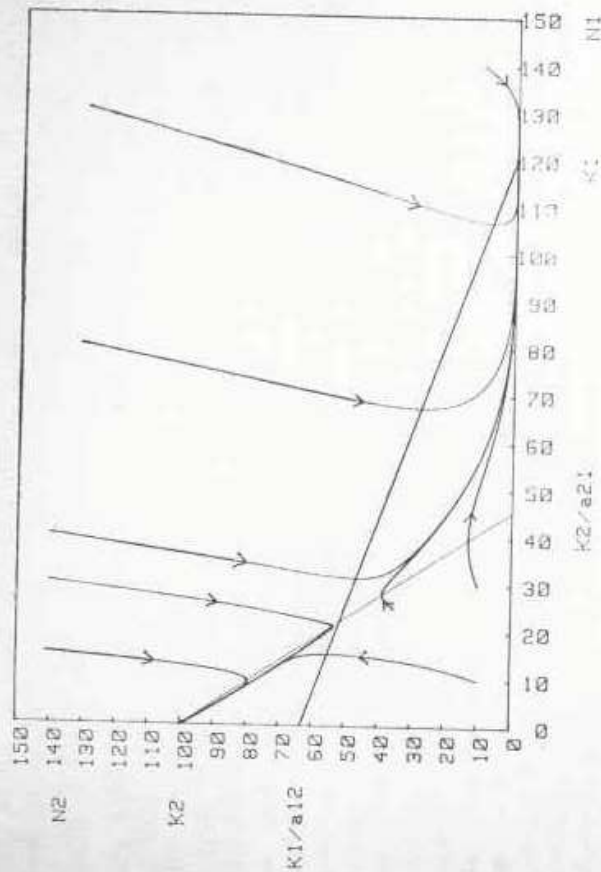
De Wit a Arnold (1976) doporučují pro výstavbu ekologických modelů postup, vycházející ze starší a obecnější práce Wiganovy (1972). (Zde je nutno znovu připomenout terminologickou neustálenost tohoto oboru; náplň pojmu není jednotná, a naopak tytéž postupy jsou různými autory různě nazývány.) Přebíráme tento postup, poněkud jej modifikují a přidáváme bod 0.

**0. Definování cílů.** Je vždy nutné stanovit účel výstavby modelu a specifikovat okruh (případně okruhy) otázek, na které bude model schopen odpovídat — jako tomu bylo např. při výstavbě ELM modelu v US/IBP programu výzkumu travních ekosystémů.

• Cílem modelovacího úsilí v programu studia travního biomu v rámci US/IBP bylo stimlovat přesnou formulaci myšlenek o chování systému, pomoci přímo výzkumu nalezením kritických oblastí studia a vytvořit prostředek pro výzkum důsledků různých způsobů obhospodářování. Cílem modelu bylo simulovat dynamiku biomasy v různých typech travních společenstev a jejich odpověď na zavlažování, hnojení a pastvu.

...zde bylo pravděpodobně stanoveno, je však potom nutné počítat si s největší opatrností. Je tedy nesprávná představa, že lze postavit model ekosystému, se kterým bude možné provádět libovolné experimenty.

**1. Stanovení postulků.** Je výběrem základních domněnek o struktuře a funkci modelovaného ekosystému, tedy v podstatě konstrukcí verbálního modelu. Je třeba si uvědomit, že biologické systémy, ekologické systémy, musíme považovat za



**Obr. 12.** Chování modelu, popsaného soustavou rovnic (9), pro různé počáteční podmínky. Na vodorovné ose je velikost populace prvního druhu, na svislé ose velikost populace druhého druhu. Hodnoty parametrů jsou:  $r_1 = 0,2$ ;  $r_2 = 0,8$ ;  $K_1 = 120$ ;  $K_2 = 100$ ;  $a_{1,2} = 1,9$ ;  $a_{2,1} = 2,2$ . Soustava má nestabilní rovnovážný bod. O tom, který druh převládne, rozhodují počáteční podmínky. Přímký ukazují grafické hledání rovnovážného bodu, poloha přímků je opačná než u obr. 11.

nedokonale známé a že jejich modely odrážejí pouze úroveň našich znalostí, a jsou tudíž subjektivním vyjádřením našeho názoru na jejich funkci a strukturu (van Keulen 1976).

**2. Překlad verbálně vyjádřených ekologických vztahů do matematického vyjádření.** Může probíhat buď přímo, nebo za použití grafických diagramů. Tento bod je jedním z nejozřejavějších problémů celého procesu vytváření modelu. Obsahuje dva základní okruhy problémů.

a) Výběr vhodného typu funkce pro popis ekologických závislostí. Při výběru typu funkce vycházíme jednak ze znalostí o povaze procesu a také z charakteru budovaného modelu. Je výhodné, známe-li princip nebo podstatu popisovaného děje (např. počet nově narozelených jedinců v populaci bude přímo úměrný počtu samic produktivního věku — zde lze s výhodou využít mnohé ze známých modelů teoretické ekologie), nebo je-li znám matematický zákon popisující daný jev (např. pro vedení tepla půdou použijeme Fourierovu rovnici pro vedení tepla). V opačném případě je výhodné užití polynomů nebo algebraických sérií. Literatura uvádí (cf. Mobley 1973),



že v případě ekosystémů je většinou možné členy vyšší než kvadratické vypustit nebo dokonce zredukovat závislosti na lineární (Ulanowicz et al. 1978). Užítí lineárních závislostí je často výhodné z hlediska další analýzy modelu. Různými aspekty užítí lineárních závislostí v ekologických modelech se podrobně zabývá O'Neil (1979b).

b) Určení numerické hodnoty parametrů funkce. Je mnohem méně problematičtější než předěšlý bod. Problém na základě dostupných dat o jednotlivém jevu; užívají se statistické metody pro hledání parametru (popř. kombinace parametrů), vyhovující zvolenému kritériu „nejlepší shody“.

3. Identifikace. Je studium schopnosti modelu generovat data, na jejichž základě byl odvozen. Sem patří i předběžná analýza senzitivity, na jejímž základě lze opravit hrubé odhady některých parametrů, popř. některé závislosti zcela vypustit jako nepodstatné pro chování modelu.

4. Verifikace a validace (někteří autoři tyto dvě procedury spojují do jedné, kterou nazývají buď verifikace, nebo validace). V rozlišování vycházím z práce Halfonovy (Halfon 1979b). Verifikace je zde nazýváno testování modelu bez použití dat, kdy je zjišťováno, zda se model chová „rozumně“, zda neobsahuje logické chyby apod. (zda se nevyškytují „divoké oscilace“, zda biomasa bylin roste v jarních měsících a klesá před zimou, zda nedochází k extinkci komponent, zda biomasa nedosahuje záporných hodnot atd.). Validaci nazývám chování verifikovaného modelu s nezávislými daty (tj. daty dosud při výstavbě modelu nepoužitými); např. srovnáváme odpověď modelu na zvýšení živin s odpovědí ekosystému na hnojení (Woodmansee 1978). Tyto dvě procedury jsou ve skutečnosti často prováděny současně — každý pokus prováděný na modelu je posouzen jak z hlediska logické správnosti, tak porovnán s daty (především s vzhledem k ceně počítačového času), i když z metodologického hlediska je lépe provádět je odděleně. Zde je třeba poznamenat, že ani shoda výsledků modelu s nezávislými daty neznamená ještě matematický důkaz správnosti postulátů, na nichž je model postaven a nezaručuje jistý úspěch při opakování této procedury s jinými nezávislými daty; proto je model tím spolehlivější, čím vícekrát byla tato procedura opakována (nebo ji lépe můžeme považovat za proces, který stále pokračuje). Při práci s ekologickými systémy však často pocítujeme nedostatek vhodných dat a pro některé modely nemáme možnost získat data pro validaci vůbec; sem patří např. takzvané světové modely (Forrester 1971, Meadows et al. 1972, Mesarović et Pestel 1974). Jejich výsledky je tedy nutno chápat podmíněně — tj. za předpokladu pravdivosti postulátů, na nichž jsou postaveny.

Při těchto procesech hraje významnou roli i analýza senzitivity. Zkoumáme při ní změny v chování systému v závislosti na změnách parametrů. Tato procedura je však značně náročná a komplexních modelů s velkým počtem parametrů, kde nelze (z důvodů náročnosti na počítačový čas) zkoušet všechny parametry a jejich kombinace. V těchto případech je nutno testovat ne jednotlivé, ale skupiny parametrů (cf. Steinhorst et al. 1978).

Zatímco shodu výsledků modelu s nezávislými daty nelze chápat jako důkaz správnosti postulátů, výrazné diskrepance mezi daty a modelem ukazují buď na chybu v postulátech (tj. i na zanedbání některého významného aspektu chování modelovaného systému), nebo na chybu ve výstavbě modelu (nejčastěji při překládku postulátů do matematické řeči nebo při implementaci na počítač). Z tohoto hlediska můžeme považovat postuláty za systém axiomů teorie; k vyvrácení teorie stačí dokázat nepravdivost některého z jejích důsledků (za předpokladu, že dedukce důsledků byla legitímní).

Právě popsany přístup je v různých obměnách doporučován většinou předních odborníků tohoto oboru (Innis 1979, Halfon 1979b). Vyznívá obou strategií uváděných Waltersem (Walters 1977) v Odůmové učebnici ekologie — tj. oddělového nebo kompartmentového přístupu a postupu opírajícího se o jednoduché či dokonce stanovené složky. Výběr strategie výstavby

modelu je ovlivněn účelem modelu, typem modelovaného systému, ale i úrovní našich znalostí o modelovaném systému, (např. postup, opírající se o pokusné stanovené složky se mnohem lépe hodí k ověřování hypotéz, nelze ho však důsledně aplikovat při sestavování rozsáhlých komplexních modelů ekosystémů). Proto také neexistuje jediný nejlepší správný postup, který by bylo možno pro výstavbu modelů obecně doporučit.

Kompartimentový přístup je doveden do extrému školou, která prosazuje aposteriorní aspekt ekologického modelování (proto se tyto modely také nazývají aposteriorní modely — Ulanowicz et al. 1978). Tato škola nevychází z apriorních představ o struktuře a funkci modelového systému (tj. z postulátů); vychází pouze z dat (tj. časových řad dat o systému) a primárně předpokládá vazby mezi všemi prvky systému. Tyto vazby jsou potom „kvantifikovány“ pomocí iteračních optimalizačních algoritmů, které jsou zároveň regresním schématem a analýzou senzitivity; tak jsou také vybrány pouze vazby, k nimž je chování modelu citlivé; tím je vlastně určena struktura modelu a ta může být porovnána s (apriorně předpokládanou) strukturou modelovaného systému.

Aby bylo možno přistoupit k numerické optimalizaci, je třeba specifikovat funkci  $f_i$  v původně obecné rovnici

$$dN_i/dt = f_i(N_1, N_2, \dots, N_k),$$

kde  $N_i$  jsou stavové proměnné (1 až  $k$ ) a  $f_i$  je nespécifikovaná funkce;  $f_i$  je možno specifikovat velmi obecně jako mocinnou řadu více proměnných. Z praktických důvodů jsme však nuceni vypustit členy vyšší než kvadratické (čímž zůstávají uchovány rudimenty nelineárního chování) nebo zachovat pouze lineární členy (což umožní aplikovat aparát lineární analýzy a lineárního programování).

Výhody tohoto aposteriorního přístupu jsou diskutabilní. Na jedné straně je pravda, že algoritmováním postupu se zvyšuje jeho „objektivita“, na druhé straně se domnívám, že selepší matematický postup nemůže nahradit zkušeného ekologů při „vyhmatnutí“ podstatných rysů modelovaného ekosystému. Také verifikace je zde poněkud problematičtější. Tento přístup může být výhodný tam, kde máme dlouhé časové řady dat (tzn. že je dostatek dat k uschování pro validaci) a přitom pouze velmi nepřesné informace o struktuře systému.

Cílem tohoto referátu nebylo podat úplný výčet matematických modelů užívaných v ekologii, ani podat návod na sestrojení matematického modelu ekosystému; cílem bylo ukázat možnosti, které tento poměrně mladý obor v ekologii má a částečně nastínit problematiku jeho aplikace — a konečně i vzbudit ve čtenáři zájem o tento obor.

Poděkování

Děkuji RNDr. M. Rejmančkové, CSc. za všestrannou pomoc, kterou mi věnoval při vypracování tohoto referátu.

## LITERATURA

- ALKMAN, D. P., WATKINSON, A. R., Ann. Bot., 45 : 419, 1980.
- ANDERSON, M. C., Nature, 212 : 54, 1966.
- BRABEC, E., Sdělení MSBÚ ČSAV, A-22 : 140, 1977.
- BENTLANDFF, L. VON, British J. Philos. Sci., 1 : 139, 1950.
- CASWELL, H., KOENIG, H. E., Resh, J. A., Ross, Q. E., in Patten, B. C. (edit.), Systems analysis and simulation in ecology, Vol. II, Academic press, New York, London, 1972.
- COSTE, J., PEYRAUD, J., COULLET, P., Siam J. Appl. Math., 36 : 516, 1979.
- DE WIT, C. T., ARSOLD, G. W., in Arnold, G. W., de Wit, C. T. (edit.), Critical evaluation of systems analysis in ecosystem research and management, Pudoc, Wageningen, 1976.
- DROZD, P. J., J. Appl. Prob., 13 : 662, 1976.
- ESGELBERG, J., BOYARSKY, L. L., Amer. Nat., 114 : 317, 1979.
- FORRESTER, J. W., World dynamics. Wright-



- Allen Press, Cambridge, 1971.
- GAYER, J., *Biol. listy*, 34 : 233, 1969.
- GAYER, J., *Biol. listy*, 37 : 178, 1972.
- GAYER, J., *Lékařské zprávy (Hradec Králové)*, 20 : 173, 1975.
- GUSTAFSSON, J. D., in Innis, G. S. (edit.), *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978.
- HABE, J., *Vězeňák, J., Systémová analýza a syntéza*. SNTL, Praha, 1973.
- HALFON, E., in Halfon, E. (edit.), *Theoretical systems ecology*. Academic Press, London, New York, 1979a.
- HALFON, E., in Innis, G. S., O'Neil, R. V. (edits.), *Systems analysis of ecosystems*. Intern. Co-op. Publ. House, Burtonsville, 1979b.
- HORN, H. S., *Scientific American*, 232 : 90, 1975.
- HUSTON, H., *Amer. Nat.*, 113 : 81, 1979.
- INNIS, G. S., in Innis, G. S. (edit.), *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978.
- INNIS, G. S., in Innis, G. S., O'Neil, R. V. (edits.), *Systems analysis of ecosystems*. Intern. Co-op. Publ. House, Burtonsville, 1979.
- KAUFPI, P., HABL, P., KELLOMÄKI, S., *Oikos*, 30 : 100, 1978.
- KAWABATA, Z., KURIHARA, Y., *Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. IV (Biol.)*, 37 : 205, 1978.
- KING, G. A. M., *Ecol. Modelling*, 5 : 259, 1978.
- KORÁL, V., VALENTA, J., *Analogové modely v biologii a medicíně*. Academia, Praha, 1972.
- KOTVA, M., in Kotva, M., Hauser, F. (edits.), *Simulace systému v biologii a medicíně*. Oborová hybridní výpočetní laborator, Praha, 1978.
- KOVROV, B. G., ČEREPANOV, O. A., *Žur. obšč. biol.*, 40 : 246, 1979.
- Leš, J., PRACH, K., *Folia geobot. phytotax.* 16 : 61, 1981.
- LESLE, P. H., *Biometrika*, 33 : 183, 1945.
- LESLE, P. H., *Biometrika*, 35 : 213, 1948.
- LOTKA, A. J., *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- MAY, R. M., *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton, 1973a.
- MAY, R. M., *Ecology*, 54 : 634, 1973b.
- MAY, R. M., *Ecology*, 54 : 634, 1973b.
- MAY, R. M., in *The changing scenes in natural sciences, 1770-1976*. S. 189. Academy of Natural Sciences, Special Publication 12, 1977. (Separatum sine loco.)
- MAXNARD SMITH, J., *Models in ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1974.
- MEADOWS, D. H., MEADOWS, D. L., RANDERS, J., BEHRENS, W. W., *The limits to growth*. University Books, New York, 1972.
- MEŠAROVIC, M. D., in Mešarovic, M. D. (edit.), *Systems theory and biology*. Springer Verlag, New York, 1968.
- MEŠAROVIC, M., PASEK, E., MANKIND, at the turning point. E. P. Dutton, New York, 1974.
- MORLEY, C. D., *J. Theor. Biol.*, 41 : 119, 1973.
- MURFI, I. H., *Int. J. Systems Sci.*, 10 : 1149, 1979.
- NEKVIDA, M., ŠRUBAČ, J., VILP, J., Úvod do numerické matematiky. SNTL, Praha, 1976.
- ODUM, P. O., *Základy ekologie*. Academia, Praha, 1977.
- OKUBO, A., *Diffusion and ecological problems: mathematical models*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1978.
- ONDOK, J. P., *Photosynthetic*, 9 : 201, 1975.
- O'NEIL, R. V., in Innis, G. S., O'Neil, R. V. (edits.), *Systems analysis of ecosystems*. Intern. Co-op. Publ. House, Burtonsville, 1979a.
- O'NEIL, R. V., in Matis, J. H. (edit.), *Comparmental analysis of ecosystem models*. Intern. Co-op. Publ. House, Burtonsville, 1979b.
- PARRON, W. J., in Innis, G. S. (edit.), *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978.
- PIELOU, E. C., *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley, New York, 1969.
- POOLER, R. W., *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill, New York, 1974.
- REDEZKE, K. A., VAN DYNE, G. M., J. Range Mgmt., 29 : 425, 1976.
- REDEZKE, K. A., VAN DYNE, G. M., in Fretschel, N. R. (edit.), *Perspectives in grassland ecology*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1979.
- REJMÁNEK, M., in *Biomatematika '79*. Sborník přednášek z konference, MSBÚ, FGÚ ČSAV et MÚ ČSAV, Praha, 1979.
- REJMÁNEK, M., STARY, P., *Nature*, 289 : 311, 1979.
- ROBIN, P. C., RIPLEY, E. A., *Modelling III. A simple plant water model*. Technical report 43. Matarador project, Saskatchewan, 1973.
- SYRNEŽEV, J. M., LOCOFF, D. O., *Ustojivost biogéocénických společenstev*. Nauka, Moskva, 1978.
- SWARTZMAN, G., in Patil, G. P., Rozenzweig, M. L. (edits.), *Contemporary quantitative ecology and related econometrics*. Intern. Co-op. Publ. House, Burtonsville, 1979.
- STEINHORST, R. K., HUNT, H. W., INNIS, G. S., HAYDOCK, K. P., in Innis, G. S. (edit.), *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978.
- STEPHENS, G. R., WAGGONER, P. E., *Bull. Com. Agric. Exp. Station*, 707 : 1, 1970.
- STRAŠKRABA, M., *Wiad. ekol.*, 25 : 9, 1979.
- STRAŠKRABA, M., *ISEM Journal*, 2 : 81, 1980.
- ŠTECHA, J., *Obecná teorie systémů*. ČVUT, Praha, 1979. (Skriptum.)
- TANSKY, M., in *Progress in theoretical biology*. Vol. 4. Academic Press, New York, San

- San Francisco, London, 1976.
- TILJAPURKAR, S. D., SEMURA, J. S., *J. Theor. Biol.*, 66 : 327, 1977.
- ULANOWICZ, R. E., ELEMER, D. A., HEINZLE, D. R., HUFF, R. T., *Ecol. Modelling*, 4 : 29, 1977.
- VAN DYNE, G. M., in Innis, G. S. (edit.), *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978.
- VAN DYNE, G. M., ANWAY, J. C., J. Range Mgmt., 29 : 114, 1976.
- VAN KUBLEN, H., in Arnold, G. W., de Wit, C. T. (edits.), *Critical evaluation of systems analysis in ecosystems research and management*. Pudoc, Wageningen, 1976.
- VASILEVIC, V. J., *Bot. Žur.*, 64 : 341, 1979.
- VOLTERRA, V., *Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6)*, 2 : 31, 1926.
- VOTRUBA, J., *Sdělení MSBÚ ČSAV*, B-17 : 19 (8), 1979.

J. Lepš (Department of Botany, Charles University, Praha): **Mathematical modelling in ecology**

This is a brief review of the possibilities of mathematical modelling in ecology. At the start, construction of mathematical models is discussed from a general point of view. The use of Foster's diagrams is demonstrated on a simple example. Two types of ecological models are distinguished for the purposes of this review: theoretical ecology, and experimental or applied ecology. In the former, models of single population dynamics (populations with and without age structure, including effects of time delay) and of competing species are presented. In the latter, problems of large complex ecosystem model building are discussed. The paper is an introduction to the possibilities of this relatively new method but it is not an exhaustive discussion of ecological models.

... A ŽAPAHATUJ SI, SYNU : NEJVHODNĚJŠÍ FENOTYP JE TEN, KTERÝ DAVÁ NEJVĚTŠÍ MOŽNOSTI KOMPENSACE MĚNLIVÝCH VLIVŮ ŽEVNÍHO PROSTŘEDÍ.

