

П.А.Сорокин, Д.А.Саранча

ОБОСНОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ УРАВНЕНИЙ ПОСРЕДСТВОМ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ.

(Московский Физико-Технический Институт)

Аннотация

В данной работе предложен подход к решению одной из центральных задач биомоделирования – обоснованию популяционных уравнений. Обоснование строится на основе вычислительных экспериментов с математической моделью, построенной с использованием клеточных автоматов. В отличие от моделей, предлагавшихся ранее, учитываются не свойства популяции в целом, а свойства отдельной особи, что придает математическому описанию большую прозрачность и позволяет более эффективно строить совместную работу математиков и специалистов в предметной области. Произведены исследования модели на реальных данных, полученные результаты хорошо соотносятся с результатами модели растительность-лемминги-песцы, разработанной в Вычислительном Центре РАН.

Annotation

THE REASONING OF POPULATIONAL EQUATIONS USING MATHEMATICAL MODELLING.

In this work we suggest a new approach to one of the main tasks of biological modelling – the reasoning of populational equations. The reasoning is based on experiments with cellula automata mathematical model. The difference from earlier models is in the fact that here we take into account the characteristics of single specie, but not population in whole. This makes mathematical model more transparent and allows more effective collaboration of mathematicians and biologists. We carried out a number of experiments with the model using the real data. The results are in good consistence with ones resulted from the model plants-lemmings-polar foxes, developed in Calculational Center of RAS.

Эколого-биологическая область – одна из наиболее перспективных, прогресс в этой области зависит от применения методов математического моделирования, использования вычислительных технологий.

Одной из центральных задач количественной экологии и биомоделирования является обоснование уравнений.

Обычно используют уравнения феноменологического типа как связи между макропоказателями (например, численностью популяции) и обобщенными экологическими характеристиками. Характерным примером такого подхода является хорошо известная модель "хищник-жертва" Лотки-Вольтерра, где численность популяции хищни-

ков и жертв описывается системой двух обыкновенных дифференциальных уравнений, в которых наряду с численностью используются такие обобщенные показатели, как коэффициент размножения жертв, смертности хищников, обобщенный показатель их взаимодействия. В то же время еще Лотка формулировал, что постулат, что экологические уравнения должны получаться в результате некоторой статистической процедуры. Например, популяционное уравнение – из характеристик, описывающих взаимодействие отдельных особей.

В данной работе решается такая задача: популяционное уравнение обосновывается в результате вычислительных экспериментов с моделью, построенной на основе клеточных автоматов.

В отличие от традиционных подходов в данной работе в обобщенном виде учитываются эколого-физиологические и социально-территориальные аспекты поведения популяции. При этом в модели описываются свойства отдельной особи, а не свойства популяции в целом, как это делалось в предыдущих работах.

Такой подход к моделированию позволяет сделать процесс настройки и использования модели более наглядным, что дает возможность строить системы моделирования, которыми смогут пользоваться биологи и экологи, не являющиеся специалистами в области математики и моделирования.

Постановка задачи

Основная потребность современного этапа развития биолого-экологического моделирования – возврат доверия биологов к исследованиям математиков. Поэтому рассматривалась задача построить модель, позволяющую наладить диалог с биологами, при обсуждении которой можно было оперировать терминами, понятными им ("разговаривать" на языке биологии, а не математики.)

Одна из центральных задач количественной экологии – обоснование уравнений. Экологические системы очень сложны, содержат большое число взаимосвязей. Исследования механизмов, действующих внутри даже самых простых экосистем, далеки от завершения. Поэтому на данном этапе очень важно разработать аппарат, который позволил бы обосновывать используемые уравнения (и получать новые), опираясь на известную информацию об устройстве экосистем.

Один из существенных недостатков аналитических моделей – сложность их приближения к биологическим реалиям, отсутствие прозрачности в установлении отношения между моделью и реальной экосистемой. В связи с этим в последнее время приобретает все большую популярность имитационное моделирование, которое стимулируется бурным развитием вычислительной техники. В то же время, как и во всякой новой области, традиции имитационного моделирования еще не устоялись, существует потребность в новых подходах.

Полученный опыт при моделировании тундровых популяций и сообществ, направленный на анализ конкретных эколого-биологических процессов в взаимодействии с биологами привел к формализованной постановке задачи, которая позволяет учитывать специфику полевых исследований, дает возможность учесть экспертные оценки на стадии постановки задачи и обсудить результаты в привычной для специалистов-биологов терминологии.

Основной целью исследования ставилось построить модель, которая позволила бы анализировать биофизические механизмы, лежащие в основе формирования динамики численности популяции, была бы открыта для модификаций и формулировалась бы в терминах, позволяющих экспертам-биологам участвовать в обсуждении и формировании модели. Ставилась задача преодолеть ограниченность аналитических моделей, не позволяющих эффективно учитывать данные о популяциях, полученные в результате биолого-экологических исследований. Возможность анализа ведущих механизмов явления дает ключ к обоснованию аналитических подходов, сложившихся в популяционном моделировании. Построенная модель должна была показать возможность такого обоснования и таким образом установить связь конкретных биофизических механизмов, действующих внутри популяций, с параметрами популяционных уравнений.

Данная работа являлась продолжением комплекса исследований по созданию набора математических моделей для описания эколого-биологических процессов. Схематически эволюция моделей показана на рис. 1. Развитие моделей шло по пути все большей детализации. От моделей, описывающих биосферные процессы, осуществлялся переход к моделям экосистем и популяций.

Логичным завершением процесса детализации описание является построение модели, учитывающей свойство отдельной особи.

Схематически комплекс факторов, существенных для анализа биофизических механизмов, формирующих динамику численности, показан на рис. 2.

В модели необходимо было учитывать:

- эколого-физиологические свойства особей
- особенности взаимодействия особей
- влияние на их поведение окружающей среды (в том числе пространственных особенностей ареала)
- сезонные факторы

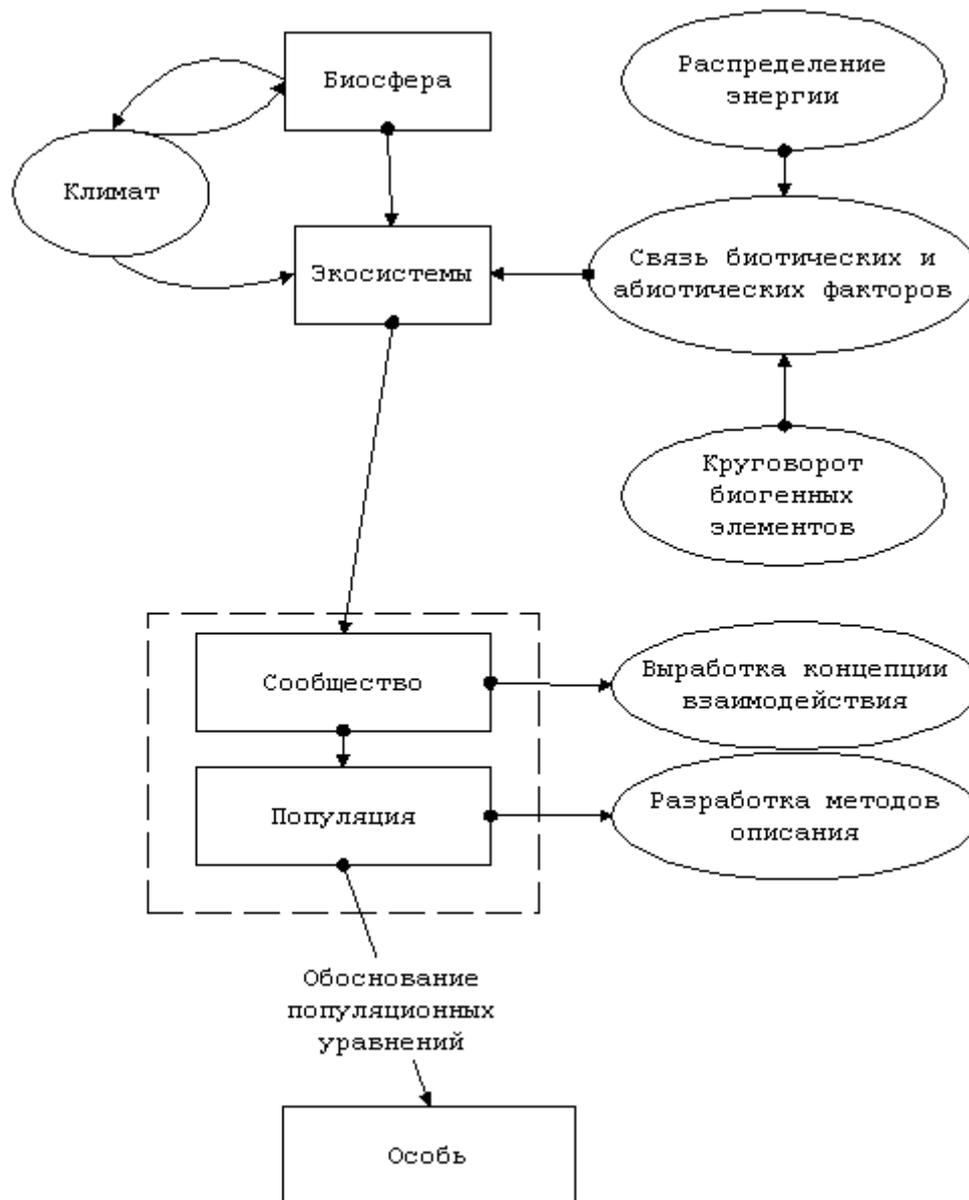


Рисунок 1. Эволюция моделей.

В процессе решения поставленной задачи важно было придерживаться технологии моделирования, сложившейся в результате многолетнего опыта построения и анализа математических моделей. Опыт моделирования тундровых объектов показал эффективность комплексных исследований и создания наборов моделей: детальных и упрощенных.

Основные этапы исследования, производимого с использованием этой технологии, отражены на рис. 3. Изначально выбирается объект моделирования и задача, для решения которой будет использована модель, а также способы проверки адекватности модельного описания реального объекта. В данной работе для этого были использованы данные о численности популяции леммингов, зарегистрированной на острове Врангеля. Соответственно, объектом является экосистема лемминги – растительность, а задачей – изучение колебаний численности и механизмов их формирования.

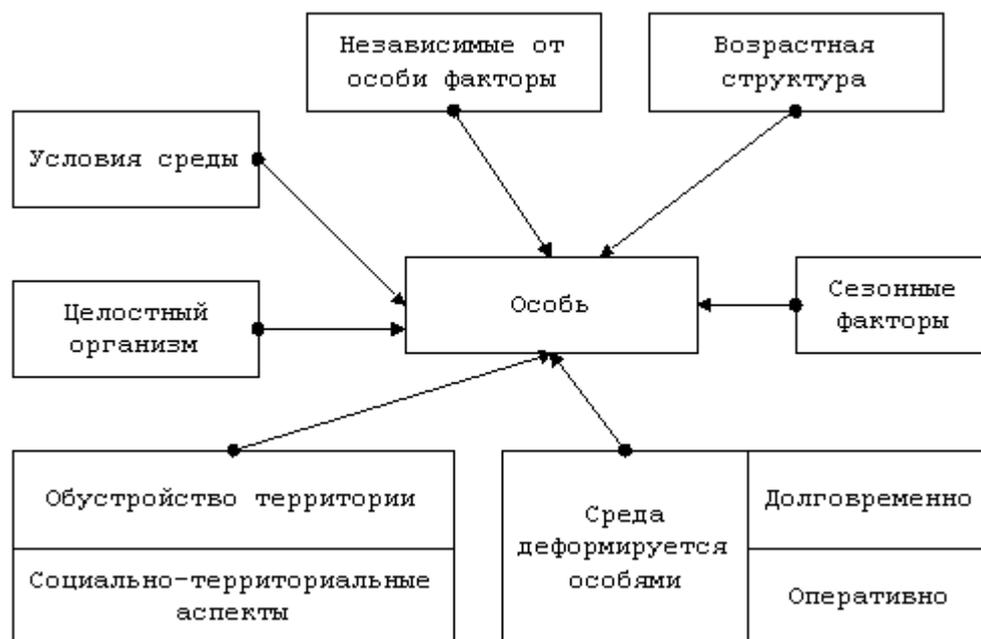


Рисунок 2. Свойства особи.

Затем определяются методы моделирования и структура модели. Для учета пространственных аспектов был выбран аппарат клеточных автоматов, изменение состояния особи и участков ареала описывается с помощью разностных уравнений.

Следующий шаг – построение имитационной модели и итерационная процедура ее модификации на основе вычислительных экспериментов с этой моделью. Однако имитационные модели достаточно громоздки и требуют больших объемов вычислений. Более удобным инструментом анализа являются аналитические модели. Исследования полученной имитационной модели позволяют строить и обосновывать упрощенные аналитические модели для решения данной задачи.

В качестве упрощенной модели предполагалось использовать так называемую функцию последования, связывающую численность популяции в конце некоторого периода времени с численностью в начале периода. Анализ дискретного отображения, которое задается функцией последования, позволяет исследовать динамику численности, устойчивость циклов ее колебаний.

Таким образом происходит создание набора взаимосвязанных моделей (имитационных и аналитических). После этого становится возможным количественный анализ явлений. Исследование комплекса моделей также помогает распознать ведущие механизмы, управляющие поведением моделируемой системы.

Объект моделирования

Для моделирования была выбрана экосистема тундры. Рассматривалась задача изучения динамики численности тундровых животных. Модель настраивалась на данных по численности популяции леммингов.

Промысловым животным тундры является песец, это основной пушной зверь тундровой зоны. За динамикой численности песцов наблюдения производятся сравни-

тельно давно. Но научно обоснованный прогноз их численности невозможен без знания динамики численности леммингов, являющихся важнейшим компонентом питания песцов. Поэтому изучение динамики численности леммингов важно в практическом отношении.

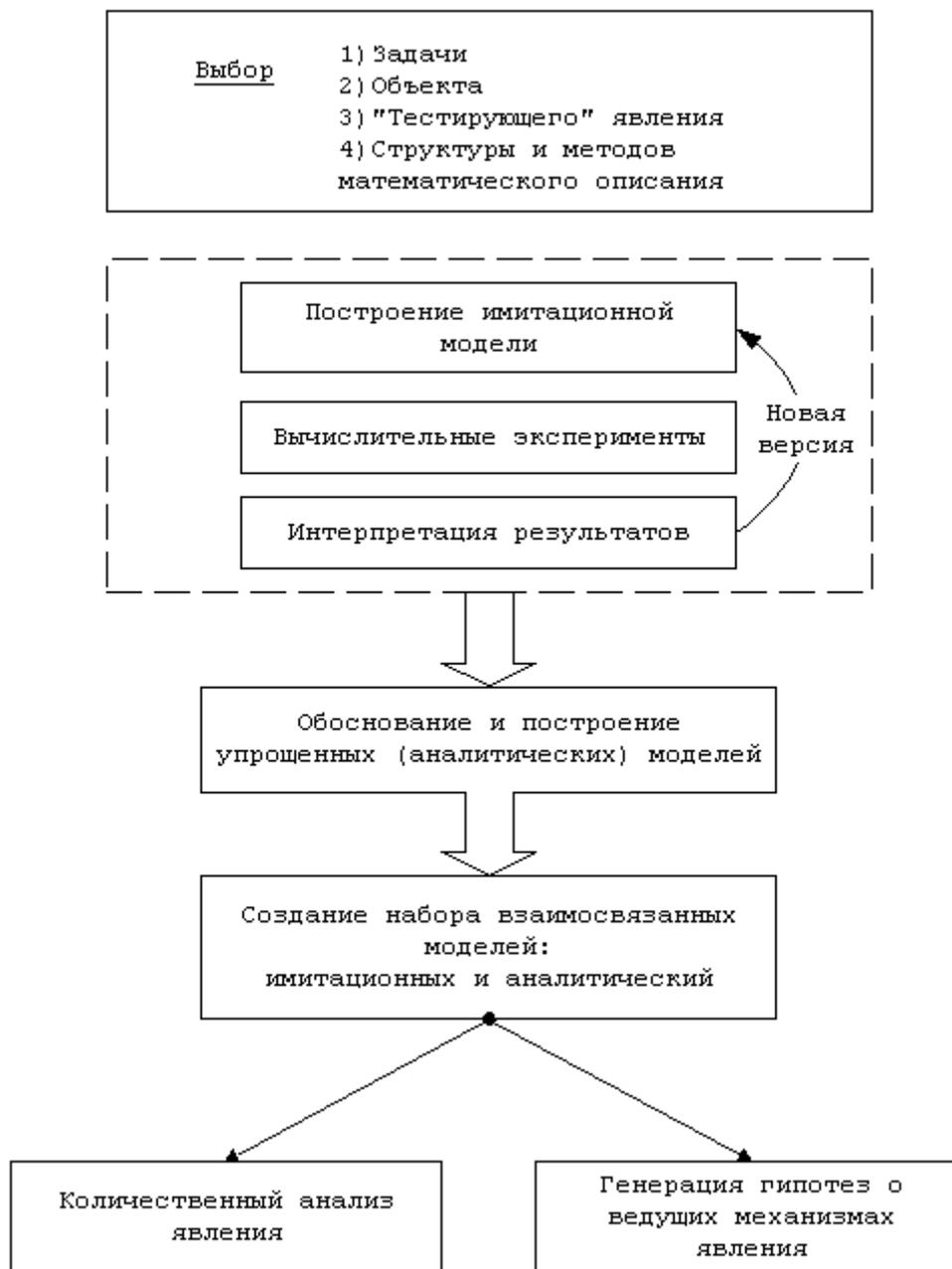


Рисунок 3. Технология моделирования.

Кроме того лемминговая популяция интересна с научной точки зрения сама по себе. Численность лемминговых популяций подвержена значительным колебаниям; она может меняться из года в год в несколько сот раз. Для большинства компонентов тундровых экосистем последствия этих вспышек весьма существенны. Между тем, механизмы регуляции численности леммингов остаются мало изученными. Поэтому исследование особенностей динамики численности леммингов может помочь раскрыть экологические закономерности, приводящие к колебаниям численности животных. Несомненную практическую значимость имеет проблема взаимодействия

леммингов и растительности. Наконец, лемминги могут быть носителями туляремии, особенно в южных частях Субарктики.

Лемминги – основное растительноядное животное тундры весом 80-100 грамм. Новорожденные лемминги слепые и почти голые, их вес порядка 5,0-5,5 грамм. Сроки прозревания около 2 недель, это период детеныши проводят в норе. На основе различных данных можно считать особей до 30 г. в возрасте до месяца, от 30 до 50 г в возрасте 1-3 месяца, более 50 г. – старше 3-х месяцев (в основе разделения вес зверьков). Начало сезона активного размножения февраль-март, конец – август-сентябрь, с перерывом в весенний период (часть мая или июня). В связи с этим полный возрастной состав выглядит следующим образом: перезимовавшие, зверьки раннеподснежных генераций (рождения апрель-май), июньская генерация (в случае размножения в июне), июльская генерация (рождения июля), августовская генерация (рождения августа). Лемминги живут один год. В связи с этим от февраля к сентябрю доля перезимовавших, раннеподснежных и позднеподснежных генераций сокращается (они вымирают), доля июньских (в случае наличия), июльских и августовских генераций увеличивается. Беременность у леммингов длится 18-21 день. В экспериментальных условиях у лактирующих самок она увеличивается до 28 дней. Перезимовавшие лемминги в целом за сезон приносят от 4 до 6 пометов (выводков). Раннеподснежная генерация приносит от 1 до 4 пометов, позднеподснежная от 1 до 3 пометов, июньская генерация – 1 помет или не размножается, июльская и августовская генерации в размножение в год рождения не вступают. При размножении в помете обычно бывает в среднем 6 детенышей. Период полового созревания наступает в возрасте 1-4.5 месяца в зависимости от плотности популяции и условий внешней среды.

Данные приведены по материалам В.А. Орлова [10].

Модели популяции леммингов рассматривались в работах [1,10,12]. Предложенная модель имеет существенное отличие от этих моделей. Отличие состоит в том, что в предложенной модели мы описываем свойства отдельной особи, а не свойства популяции в целом, как это делалось в работах [1,10,12]. Данная модель позволяет получить характеристики популяции в целом, опираясь на свойства отдельной особи.

Описание модели

Модель строилась для анализа динамики численности популяции леммингов. Для настройки модели использованы реальные данные о численности популяции, зарегистрированные на острове Врангеля. Тем не менее предлагаемый подход к моделированию в достаточной степени независим от конкретного объекта моделирования и может использоваться для решения широкого класса задач. Поэтому при описании модели насколько это возможно применялась терминология ресурс-потребитель, которая может быть использована в самых различных предметных областях. При описании моментов, специфичных для популяции леммингов, использовались естественные биологические понятия.

Краткое описание модели

В модель включены потребители – лемминги и ресурс – растительность. Пространственные аспекты в модели являются существенными, для моделирования используется разновидность клеточного автомата. Модель функционирует следующим образом.

Пространство моделируется прямоугольной таблицей. Состояние каждой клетки таблицы описывается величиной ресурса, и списком потребителей, находящихся в данной клетке. Каждый потребитель описывается набором свойств. К ним относятся возраст, жизненный потенциал (характеризует жизнеспособность особи), и способность к размножению.

В клетке, в которой он находится, он потребляет некоторое количество ресурса. Если потребляется большее количество ресурса, жизненный потенциал увеличивается. В противном случае потенциал уменьшается (но не может стать отрицательным). Увеличивается потенциал не безгранично, а до некоторого порогового значения, имеющего смысл максимальной жизнестойкости потребителя и зависит от возраста. В модели использовалась экспоненциальная зависимость от возраста. Если жизненный потенциал потребителя падает до 0, он исключается из модели (гибнет). С течением времени ресурс восстанавливается.

Между потребителями существует конкуренция за обладание ресурсом. Поэтому увеличение плотности популяции приводит к снижению жизнестойкости. Если два потребителя находятся в одной клетке, происходит уменьшение жизненного потенциала на некоторую величину.

На каждой итерации значение способности к размножению увеличивается на величину, зависящую от жизненного потенциала. Более жизнестойкие потребители быстрее наращивают способность к производству потомства. Когда способность к размножению увеличивается до некоторого порогового значения, происходит появление потомства. При этом значение способности к размножению полагается равным 0, и процесс повторяется. После трех размножений потребитель гибнет.

На каждой итерации происходит перемещение потребителей. Они происходят с учетом благоприятности условий обитания в различных клетках. Степень благоприятности клетки описывается величиной штрафа. Штраф для каждой клетки начисляется в зависимости от плотности популяции и количества растительности.

Если возраст потребителя меньше некоторого значения, он не передвигается, не потребляет ресурс, не участвует в столкновениях, не размножается. Для леммингов это возраст достижения половой зрелости. Однако существование такого потребителя учитывается в плотностной составляющей штрафа. Тем самым в модели введено две возрастные группы потребителей.

Существенным обстоятельством в формировании колебаний численности является наличие сезонов (зимы и лета). В ряде построенных ранее популяционных моделей колебания численности были получены именно путем введения в модель двух различных режимов (соответствующих двум сезонам) с различными значениями коэффициентов модели. В предложенной модели различаются три сезона – лето, перезимовка без размножения, подснежное размножение. В летнем режиме модель функционирует, как описано выше.

Поведение леммингов в зимний период имеет некоторые отличия. Под снегом существует оптимальный для жизнедеятельности биотоп, в котором лемминги гарантированно выживают. Выживание леммингов за пределами этого биотопа зависит от жизнестойкости особи (жизненного потенциала), которая определяется в первую очередь плотностью популяции.

Подробное описание модели

Таблица, моделирующая пространство, имеет размеры $M \times N$ клеток. Величина ресурса в клетке с координатами (m, n) – f_{mn} ($f_{mn} \in [0,1]$). С течением времени ресурс восстанавливается согласно уравнению Ферхюльста

$$f_{mn}(t+1) = f_{mn}(t) * (b - f_{mn}(t)) \quad (1)$$

Значение коэффициента b принималось равным 2 (при этом $f_{mn} = 1$ является устойчивым значением). Здесь и далее t – целочисленная переменная, обозначающая номер итерации.

Потребитель описывается возрастом a_i , жизненным потенциалом p_i , и способностью к размножению d_i . В клетке, в которой он находится (обозначим ее (m, n)), он потребляет ресурс в количестве Δf_i , причем выполняются соотношения

$$\Delta f_i = \Delta f_0 * f_{mn}(t) \quad (2)$$

$$f_{mn}(t+1) = f_{mn}(t) - \Delta f_i(t) = (1 - \Delta f_0) * f_{mn}(t) \quad (3)$$

Здесь Δf_0 – некоторая постоянная. Поскольку Δf_0 принимает значения от 0 до 1, значение этой постоянной равно максимальной биомассе, выедаемой леммингом за одну итерацию. Жизненный потенциал потребителя изменяется согласно уравнению (4):

$$p_i(t+1) = p_i(t) + \Delta f_i - \Delta f_{\min} \quad (4)$$

Значение p_i принадлежит отрезку $[0,1]$, в случае, если значение $p_i(t+1)$, рассчитанное по формуле (4), выходит за пределы этого отрезка, устанавливается соответствующее граничное значение. Величина Δf_{\min} имеет смысл минимального количества ресурса, необходимого потребителю для поддержания нормальной жизнедеятельности в течение одной итерации. Если потребляется большее количество ресурса, жизненный потенциал увеличивается (но не превосходит p_{\max} . В противном случае потенциал уменьшается (но не может стать отрицательным). Полагается $\Delta f_0 > \Delta f_{\min}$, и при f_{mn} , близких к 1, происходит увеличение жизненного потенциала. Таким образом, наличие ресурса обуславливает восстановление потребителей.

Величина p_{\max} имеет смысл максимальной жизнестойкости потребителя и зависит от возраста. В модели использовалась экспоненциальная зависимость от возраста:

$$p_{\max} = \exp\left(-\frac{\ln 10}{2 * l} * a\right) \quad (5)$$

Здесь l – число итераций в периоде, соответствующем одному году, a – возраст потребителя, а коэффициент $\frac{\ln 10}{2 * l}$ выбран из того условия, чтобы в возрасте двух лет максимальный жизненный потенциал был равен 0.1.

Механизм влияния плотности популяции на жизнестойкость учитывается следующим образом. При попадании двух потребителей в одну клетку, происходит уменьшение жизненного потенциала на величину Δp_0 .

$$p_i(t+1) = \min(p_i(t) - \Delta p_0, 0) \quad (6)$$

На каждой итерации значение способности к размножению увеличивается на величину Δd_i , причем выполняются соотношения

$$\Delta d_i(t) = \Delta d_0 * p_i(t) \quad (7)$$

$$\Delta d_i(t+1) = \max(d_i(t) + \Delta d_i(t), 1) \quad (8)$$

Здесь Δd_0 – некоторая постоянная. Поскольку p_i принимает значения от 0 до 1, значение этой постоянной равно максимальному значению, на которое может увеличиться способность к размножению за одну итерацию. Начальное значение d_i полагается равным 0. При достижении значения $d_i = 1$ происходит появление потомства количеством n_c потребителей (для леммингов $n_c = 3$ принималось как характерное число детенышей в помете). После появления потомства значение d_i полагается равным 0, и процесс повторяется.

Штраф для каждой клетки вычисляется по формуле

$$P_{mn} = P_{mn}^0 + P_{mn}^n + P_{mn}^p \quad (9)$$

где P_{mn}^n – плотностная составляющая штрафа, P_{mn}^p – составляющая учитывающая количество растительности, P_{mn}^0 – случайное возмущение. P_{mn}^p линейно зависит от биомассы растительности ($P_{mn}^p = -f_{mn}$), P_{mn}^n прямо пропорционально числу потребителей в соседних клетках (поскольку потребитель на каждой итерации совершает движение, на следующей итерации в данной клетке могут оказаться потребители из соседних клеток).

Значение коэффициента пропорциональности – один из настраиваемых параметров модели. Его величина определяет влияние плотности потребителей на условия существования. P_{mn}^0 – малая величина, постоянная для каждой клетки. Она вводится для того, чтобы сделать клетки изначально неравноправными, и обеспечить случайное перемещение потребителей при малых плотностях популяции.

Приведем наглядный пример функционирования модели. На рис. 4 показан один и тот же фрагмент таблицы для двух последовательных итераций модели. Кружками помечены потребители. Цветом помечено количество ресурса (чем темнее клетка, тем больше ресурс). Цифрами обозначены координаты клеток. Рассмотрим функционирование модели на примере потребителя в клетке (2,2) (на рисунке слева). Он может переместиться в одну из клеток: (1,2), (2,1), (2,3) или (3,2). Выбор клетки осуществляется путем определения значения штрафа для каждой из них согласно

уравнению (10). Составляющая P_{mn}^p пропорциональна количеству растительности, P_{mn}^n – числу потребителей в соседних клетках, P_{mn}^0 постоянна. Для каждой клетки штраф вычисляется по формуле

$$P_{mn} = \alpha_1 f_{mn} + \alpha_2 u_{mn} + P_{mn}^0 \quad (10)$$

Клетка (1,2): $P_{12} = \alpha_1 * 0.80 + \alpha_2 * 0 + 0.00024$

Клетка (2,1): $P_{21} = \alpha_1 * 0.83 + \alpha_2 * 2 + 0.00037$

Клетка (3,2): $P_{32} = \alpha_1 * 0.90 + \alpha_2 * 1 + 0.00012$

Клетка (2,3): $P_{23} = \alpha_1 * 0.90 + \alpha_2 * 2 + 0.00062$

Если, например, $\alpha_1 = 1.0$ и $\alpha_2 = 0.3$, потребитель переместится в клетку (1,2). Расположение потребителей на следующей итерации показано на рисунке справа.

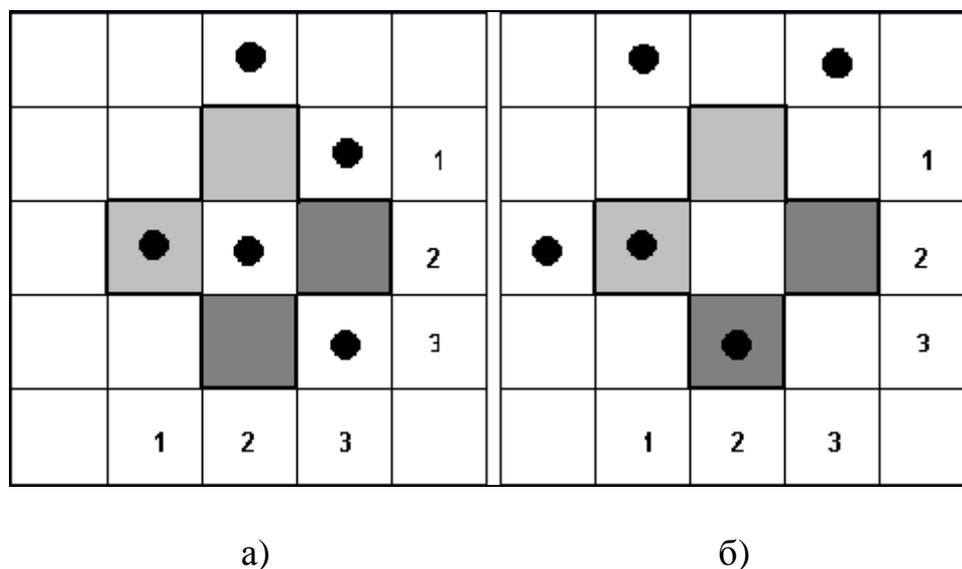


Рисунок 4. Пример функционирования модели.

Возраст достижения половой зрелости a_0 . Хотя неполовозрелый лемминг не участвует в потреблении растительности, размножении и столкновениях, существование такого потребителя учитывается в плотностной составляющей штрафа.

В зимний период таблица разбивается на три части (соответствующие трем биотопам, в различной степени благоприятным для проживания). Для каждой части устанавливается порог жизненного потенциала, при котором лемминг выживает (порог выживания). При переходе в режим моделирования перезимовки без размножения переназначаются штрафы клеток. Появляется дополнительная составляющая штрафа P_{mn}^g , которая линейно зависит от порогов выживания и убывает по направлению к более благоприятным частям таблицы. Таким образом, зимой штраф ячейки вычисляется по формуле

$$P_{mn} = P_{mn}^0 + P_{mn}^n + P_{mn}^p + P_{mn}^g \quad (11)$$

Дальнейшее поведение леммингов аналогично их поведению в летний период, за исключением того, что размножения не происходит (соответственно, значение способности к размножению не меняется). Отсутствует так же восстановление растительности.

В конце этого периода сравнивается жизненный потенциал каждого лемминга с пороговым значением потенциала выживания для ареала, в котором он находится. Если жизненный потенциал меньше порогового значения, лемминг гибнет.

В период подснежного размножения начинается размножение леммингов. В остальном модель функционирует, как в период перезимовки без размножения.

Результаты моделирования

Одним из существенных отличий от ранее строившихся моделей является наличие в модели пространственного распределения популяции. Это дает в руки исследователям принципиальную возможность анализировать влияние геометрии ареала на популяцию. Возможно так же изучать пространственную плотность популяции.

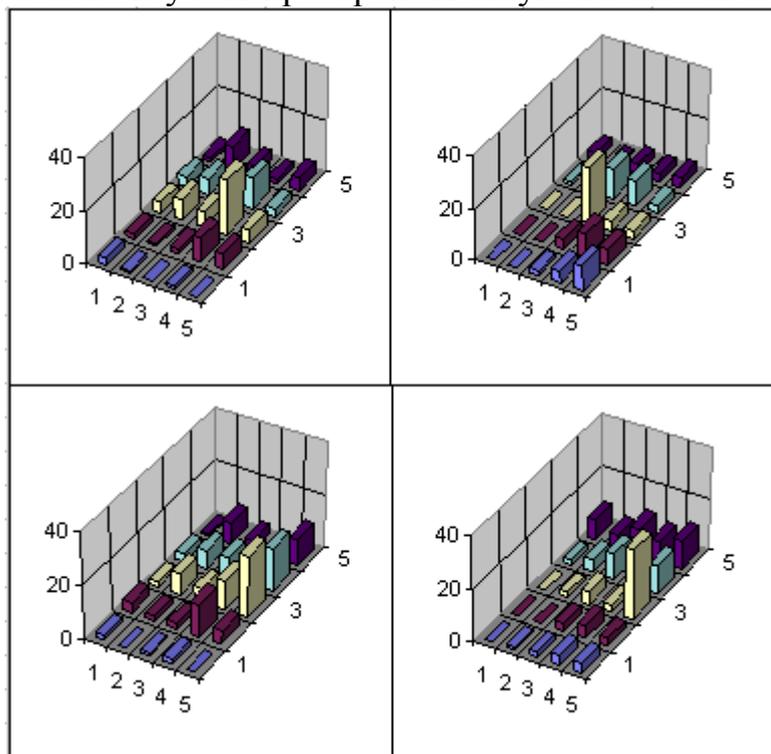


Рисунок 5. Пространственное распределение популяции.

В данном исследовании ареал имел правильную квадратную форму, все клетки ареала были изначально равноправны (имели одинаковые характеристики и одинаковое начальное количество растительности). Исследуем пространственное распределение популяции леммингов в модели. Для этого разобьем ареал обитания на несколько одинаковых участков и построим графики зависимости количества особей от участка. Несколько характерных графиков для случая разбиения на 25 участков показаны на рис. 5.

На графиках рис. 5 равномерного распределения популяции, которого можно было бы ожидать, не наблюдается. Объясняется это тем, что при моделировании численность популяции не превышала обычно 100 особей, в то время как использовалась таблица 30X30 ячеек. Следовательно, частота столкновений была недостаточно велика для того, чтобы обеспечить равномерное распределение особей в ареале, и оно в значительной степени носило стохастический характер. Однако, это не дает

оснований утверждать, что столкновения не играли в модели никакой роли. Дело в том, что при движении лемминг оценивает ситуацию только в соседних клетках. Графики же приведены для разбиения ареала на достаточно крупные участки.

Наиболее важной характеристикой популяции является ее численность. На рис. 6 расчетные значения численности (сплошная линия) соотнесены с наблюдаемыми в природе (помечены отдельными точками).

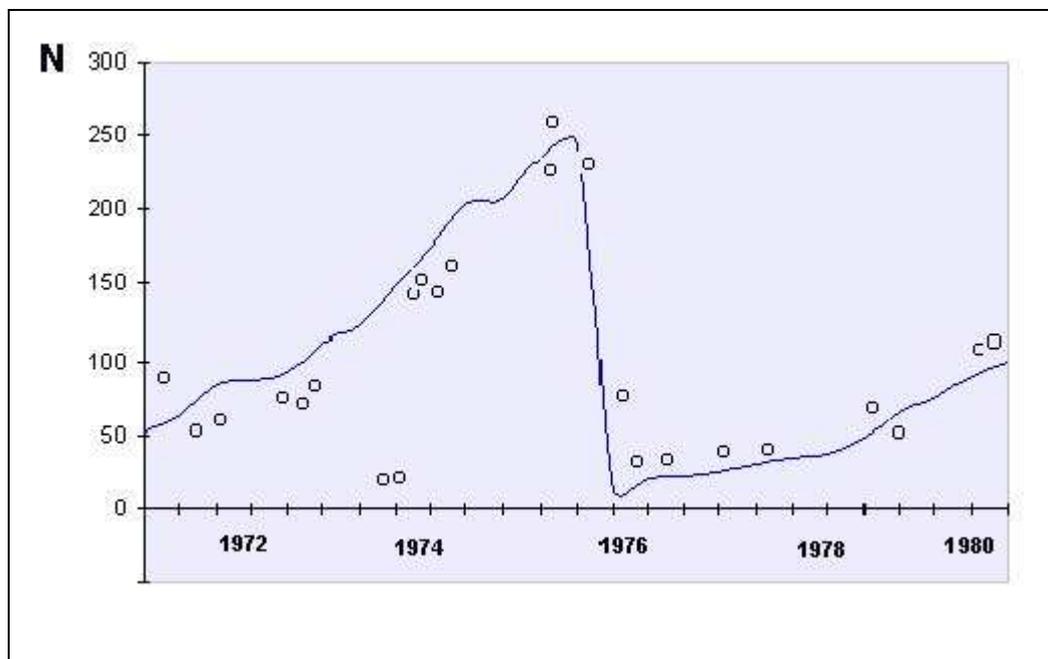


Рисунок 6. Результаты одного из имитационных экспериментов с моделью (сплошная линия) и зарегистрированная на острове Врангеля динамика изменения численности копытного лемминга (отдельные точки на графике).

На приведенном графике нанесены только те точки, которые попадают в периоды, за которые имеются данные о природной численности популяции (июнь-август). Полный график численности, полученный с помощью модели, и из которого выбраны данные для построения графика рис. 6, приведен на графике рис. 7.

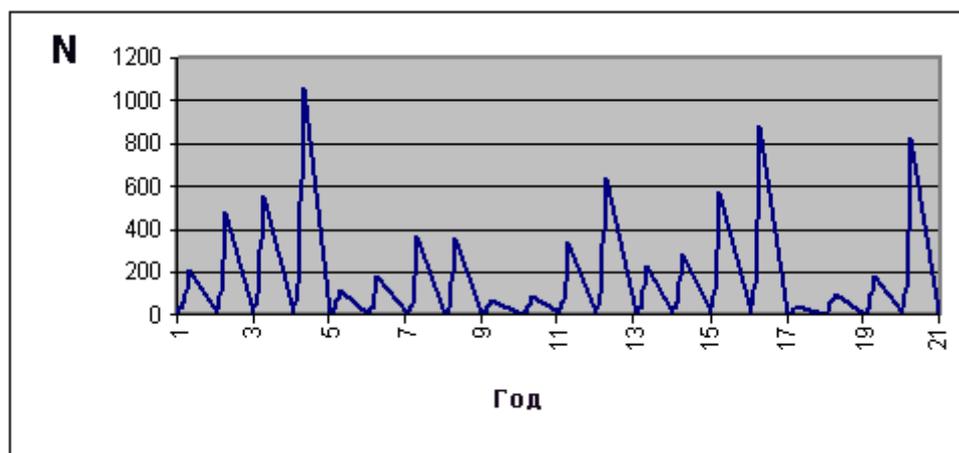


Рисунок 7. Полный график динамики численности.

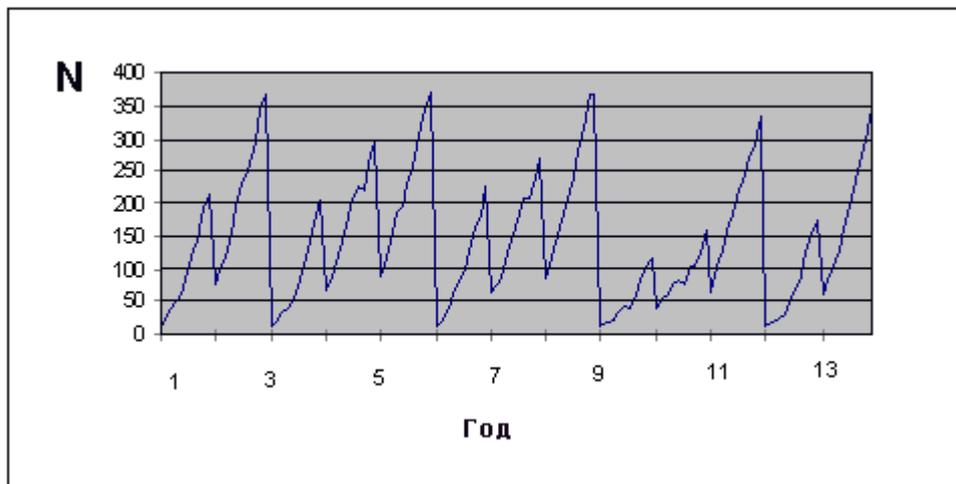


Рисунок 8. *Трехлетние циклы.*

В природе обычно наблюдаются 3-х либо 4-х летние циклы. Четырехлетний цикл четко выделяется на рис. 7.

На рис. 8 показан трехлетний цикл. Даты на графиках являются условными, отсчитываются от начала моделирования.

Анализируя графики рис. 7, рис. 8, можно отметить следующее. В летний период, как правило, происходит монотонный рост численности. Тем не менее, при большой численности леммингов могут происходить падения численности, связанные с ухудшением условий существования при высокой плотности популяции. Это связано с увеличением количества столкновений между особями и уменьшением обеспеченности кормами. Интересно, что подобные спады численности в летний период были отмечены и в природе (см. [15]).

Численность популяции является результатом двух процессов – размножения и вымирания. Интенсивность этих процессов является одной из характеристик популяции. Модель позволяет изучать интенсивность размножения и отмирания потребителей. Результаты такого исследования приведены на рис. 9. На графике показаны суммарные (от начала периода) числа отмерших и родившихся потребителей.

Для анализа процессов формирования динамики численности полезно рассмотреть изменение биомассы растительности и среднего жизненного потенциала в сопоставлении с численностью потребителей (рис. 10, рис. 11).

Можно также изучать влияние численности популяции на средний потенциал. Для этого достаточно данные, представленные на графике рис. 11 представить в виде графика зависимости среднего потенциала от численности. Результат такого преобразования показан на рис. 12 и рис. 13. На рис. 12 использованы все данные графика рис. 11. На рис. 13 взяты данные за период с мая 02 по май 03.

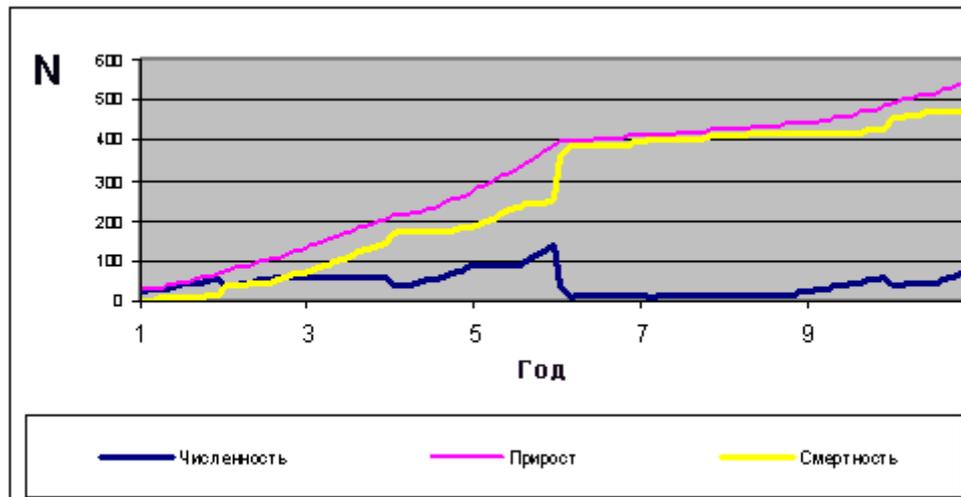


Рисунок 9. Графики интенсивности размножения и отмирания.

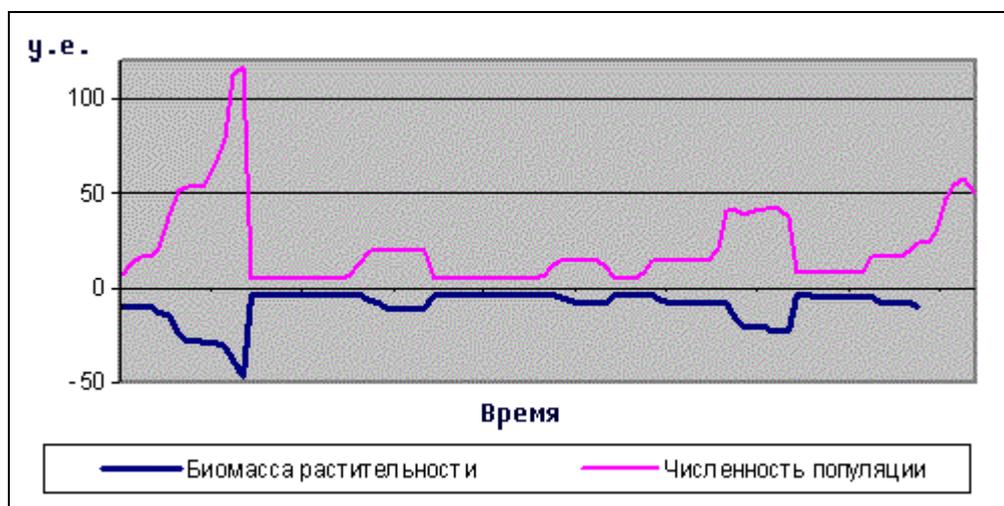


Рисунок 10. Динамика изменения биомассы растительности в сравнении с численностью популяции леммингов.



Рисунок 11. Динамика изменения среднего жизненного потенциала в сравнении с численностью популяции леммингов.

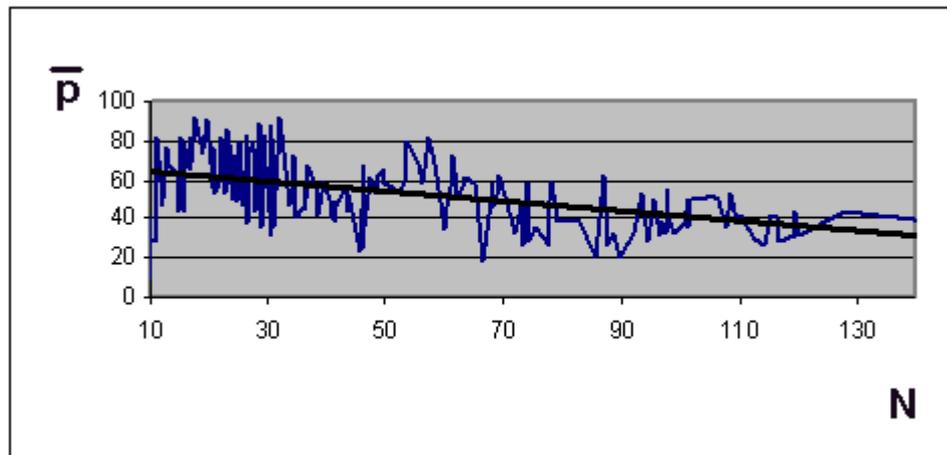


Рисунок 12. Зависимость среднего жизненного потенциала от численности популяции леммингов.

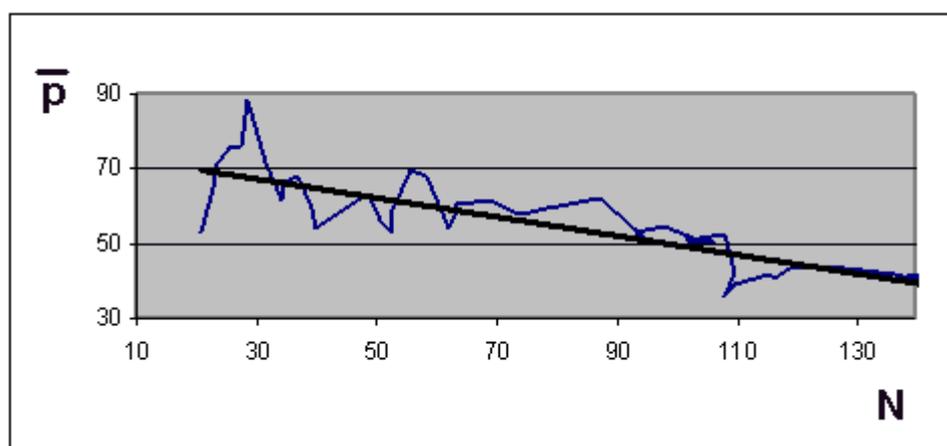


Рисунок 13. Зависимость среднего жизненного потенциала от численности популяции леммингов.

На графике рис. 11 прослеживается характерная зависимость среднего потенциала отдельной особи от численности популяции. На тех участках, где численность популяции невелика, средний потенциал более высокий и изменяется без какой-либо четко выраженной тенденции (участки с мая 01 по май 02 и с мая 03 по май 04). Там же, где численность популяции существенно возрастает, средний потенциал имеет ярко выраженную тенденцию к уменьшению (участок с мая 02 по май 03). Отсутствие заметной корреляции среднего значения жизненного потенциала и численности при небольших значениях численности свидетельствует о том, что при малой плотности популяции взаимное влияние особей незначительно. При увеличении плотности популяции это влияние усиливается и приводит к заметному уменьшению среднего потенциала. Однако, даже на тех участках, где потенциал не имеет четко выраженной тенденции, его изменение нельзя назвать хаотическим. Здесь график состоит из достаточно продолжительных промежутков монотонности, что свидетельствует об инерционности жизненного потенциала. Вероятно, это связано с тем, что на очередную итерацию модели переходит значение потенциала, которое было на предыдущей итерации. На рис. 12 использованы все данные графика рис. 11. Наблюдается тенденция к уменьшению среднего потенциала при увеличении численности

(на графике проведена линия тренда). Однако данные сильно зашумлены. Действительно, ведь при сравнительно небольших численностях популяции не наблюдается явной зависимости между численностью и потенциалом. Зависимость проявляется только при больших численностях, и это видно на графике. На рис. 13 взяты данные за период с мая 02 по май 03, когда зависимость между численностью и потенциалом хорошо прослеживается. Поэтому зашумленность графика заметно меньше. Параметром модели, характеризующим интенсивность размножения популяции, является средняя способность к размножению. На рис. 14 приведены значения средней способности к размножению в сравнении с жизненным потенциалом.

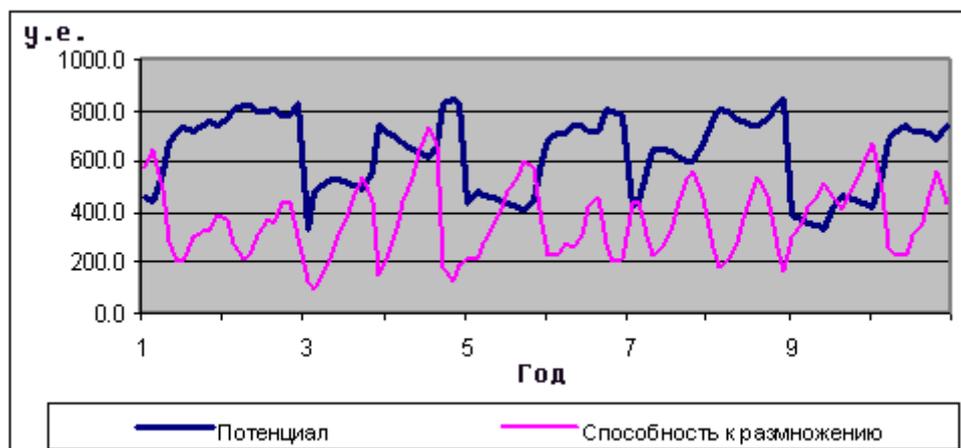


Рисунок 14. Средний жизненный потенциал и способность к размножению.

Можно также изучать численность неполовозрелых леммингов. Это лемминги, возраст которых меньше a_0 — они не передвигаются и влияют только на плотность популяции. На рис. 15 приведена численность неполовозрелых особей в сравнении с общей численностью популяции.

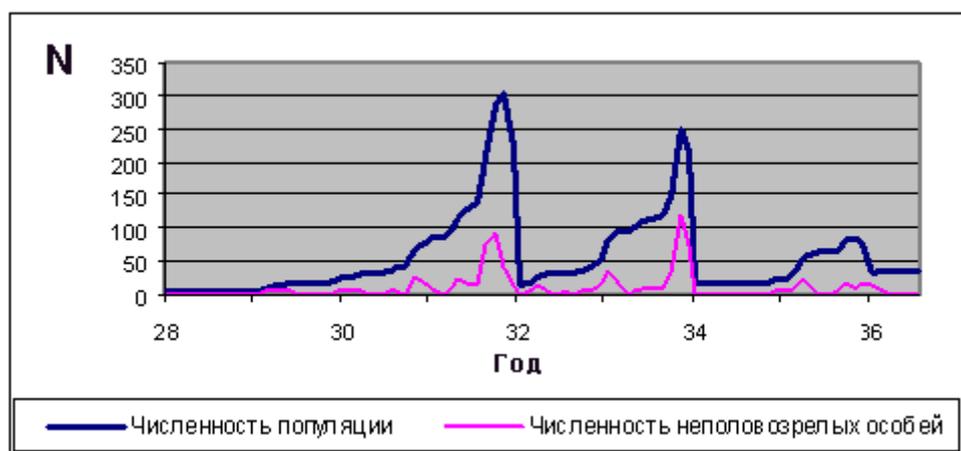


Рисунок 15. Численность неполовозрелых особей.

Из графиков видно, что размножение происходит скачкообразно, то есть можно выделить промежутки времени, когда размножение наиболее интенсивно.

Одной из задач исследования было получение из свойств особи популяционного уравнения. Под популяционным уравнением понимается уравнение, которое позволило бы по текущей численности популяции получить прогноз численности через некоторый промежуток времени. Одно из возможных уравнений – это функция последования. Под функцией последования понимается зависимость численности популяции в конце некоторого периода времени от численности популяции начале этого периода. Имеет смысл исследовать несколько функций последования F_τ , отличающихся периодом времени τ . Практическое значение имеют зимняя, летняя и годовая функции последования. Каждая из них позволяет получить численность в конце соответствующего периода в зависимости от численности в его начале.

На рис. 16 приведена характерная зимняя функция последования. На рис. 17 приведена характерная летняя функция последования. На рис. 18 приведена характерная годовая функция последования.

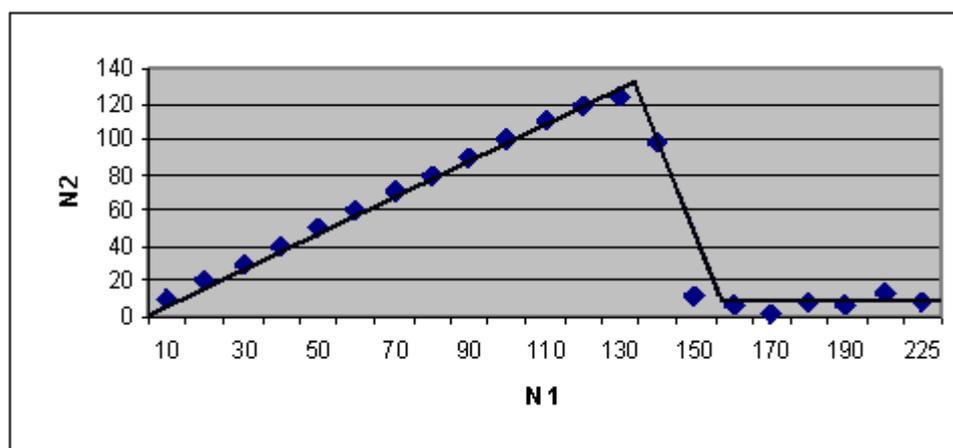


Рисунок 16. Зимняя функция последования.

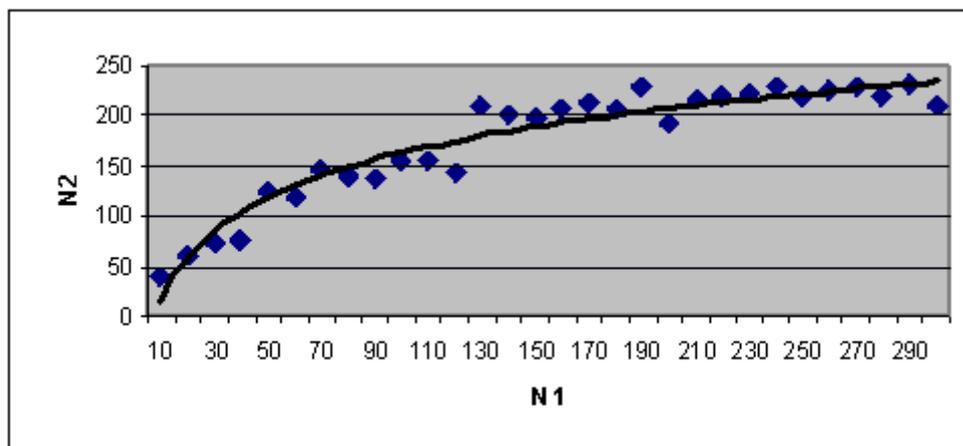


Рисунок 17. Летняя функция последования.

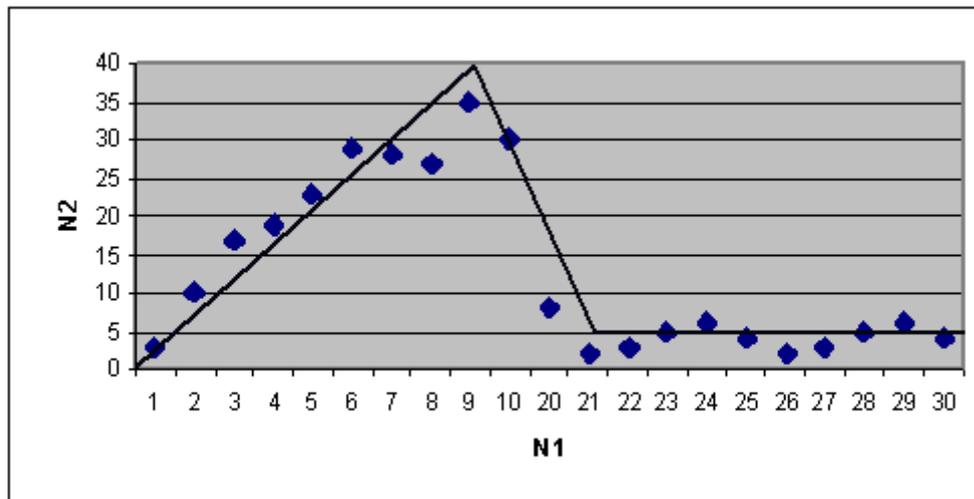


Рисунок 18. Годовая функция последования.

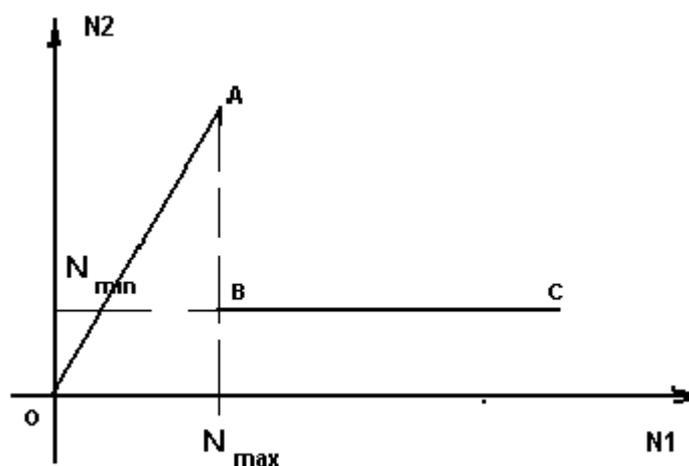


Рисунок 19. Кусочно-линейная аппроксимация годовой функции последования.

Функция последования является удобным инструментом исследования численности популяции. В общем случае она не является однозначной, но если однозначность наблюдается, мы получаем простейший алгоритм прогнозирования численности популяции. Подставляя значение численности в начале периода, получаем значение численности в конце периода. Функция последования, таким образом, является "сверткой" сложных алгоритмов имитационного моделирования, требующих для своей работы значительных ресурсов. Процедура прогнозирования при этом значительно упрощается. Сначала, используя сложные ресурсоемкие алгоритмы, мы строим уравнение популяции (в нашем случае это функция последования). Затем используем простой алгоритм определения численности популяции с помощью функции последования.

Проводимые ранее исследования показали, что часто удается построить однозначную функцию последования, что стимулирует использование механизма функций последования для решения задачи прогнозирования численности популяций.

На рис. 16 хорошо видно, что до некоторого порогового значения начальной численности конечная численность популяции пропорциональна начальной, а после порогового значения остается постоянной, равной емкости оптимального биотопа.

На рис. 17 до некоторого предела зависимость так же линейная. При дальнейшем увеличении начальной численности наступает насыщение – конечная численность остается практически постоянной. Такое поведение функции последования обусловлено, очевидно, ограниченностью ареала обитания.

Годовая функция, подобная представленной на рис. 18 была получена и в других работах (см. [10,12]). Сходные свойства численности популяций наблюдаются в природе.

Обсудим влияние параметров модели на вид функции последования. Функция полученного вида хорошо аппроксимируется кусочно-линейной функцией. Схематично кусочно-линейная аппроксимация показана на рис. 19.

Годовая функция последования есть результат суперпозиции летней и зимней функций последования. По виду этих функций можно сделать следующие выводы о влиянии параметров модели на вид функции.

Высота "плато" ВС определяется минимальной численностью популяции N_{\min} . Действительно, когда емкости оптимального биотопа зимой начинает не хватать, усиливается конкуренция между особями, что приводит к вымиранию популяции.

Значение функции в точке А определяется емкостью оптимального биотопа (при достижении этой численности как раз происходит ужесточение конкуренции и падение численности).

Наклон графика (и, как следствие, значение N_{\max}) определяется остальными параметрами, влияющими на интенсивность роста численности популяции (уменьшением потенциала при столкновениях, его увеличением от выедания растительности, размерами ареала и др.).

Грубо варьируя эти параметры, можно добиваться заданного поведения функции последования.

Описание технологии моделирования

Один из недостатков описанного подхода к моделированию заключается в том, что требуется большой объем вычислений. Объем вычислений зависит в основном от численности популяции. Действительно, на каждой итерации запускается алгоритм определения направления движения для каждой особи. Поскольку достоверность стохастических моделей невелика, если число выборок (в нашем случае – число особей) мало, необходимо увеличивать количество особей в модели, что требует привлечения мощных вычислительных ресурсов.

Приведенные результаты были получены путем обсчета модели на персональном компьютере (сравнительно мощном). При этом вычислительные ресурсы существенно ограничивали возможности применения модели.

Для моделирования приходилось использовать таблицу 30X30 ячеек, и максимальную численность популяции не выше 200 особей.

Поскольку численность популяции растет экспоненциально, такое значение численности достигается очень быстро, даже когда начальная численность невелика.

Так, если использовать параметры, при которых происходит три размножения одной особи за сезон (что соответствует ситуации, наблюдаемой в природе), то, при начальном значении численности всего в 5 особей, (что явно недостаточно для стохастической модели) численность в конце лета достигает значения выше 100 особей. Таким образом, возможности применения модели были ограничены. Использование для моделирования мощных вычислительных станций позволило бы значительно расширить возможности предложенного подхода.

Отдельным вопросом является устойчивость модели. Для аналитических моделей на основе систем дифференциальных уравнений разработана теория устойчивости, позволяющая судить о значениях коэффициентов, при которых система является устойчивой. В предложенном подходе аналитический анализ модели затруднен. На практике приходится изучать поведение модели путем перебора различных сочетаний значений коэффициентов. Конечно, циклы и функции последования описанного вида получаются далеко не при любых значениях параметров модели.

На рис. 20, 21, 22, 23 приведен пример результатов при произвольным образом взятых значениях параметров.

Видно, что период циклов на графике численности неустойчив и меняется от двух до восьми лет (рис. 20).

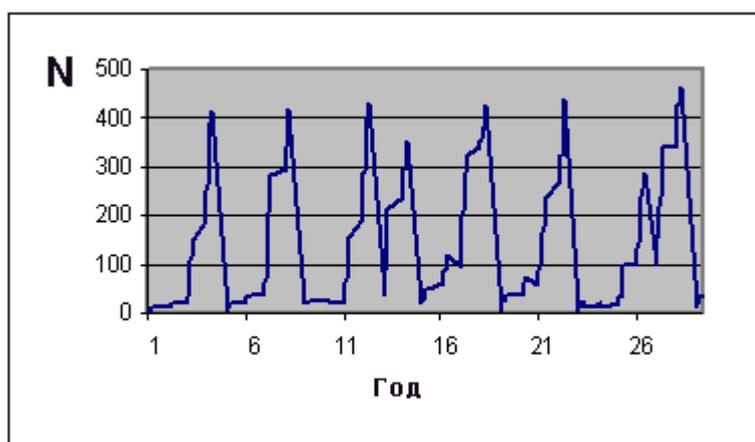


Рисунок 20. Динамика численности при произвольно взятых значениях параметров.

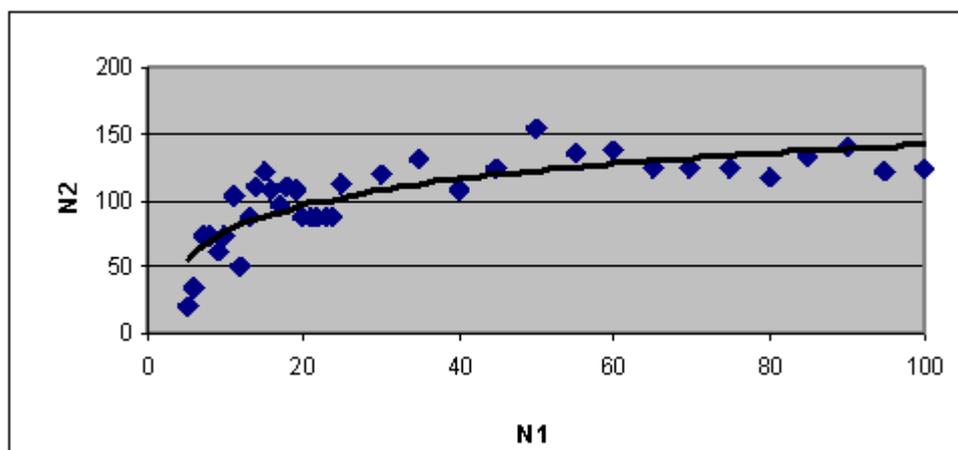


Рисунок 21. Зимняя функция последования при произвольно взятых значениях параметров.

Зимняя функция последования не имеет резкого падения при больших значениях численности. Это может быть связано с тем, что размеры оптимального биотопа слишком велики (см. рис. 21). В связи с этим и полная функция последования не имеет нужного вида (рис. 23).

Перспективы развития

Популяционные модели нового поколения

Модель будет полезна при планировании полевых исследований (например, можно попытаться прогнозировать плотность популяции в различных точках ареала).

Развитие этой задачи требует привлечения методов, используемых в статистической механике, статистических экспериментов с разреженными газами. Привлекательна возможность использования предложенного подхода к проверке диффузионных подходов. Такие характеристики, как интенсивность столкновений, плотность потока особей могут быть получены из модели на основе клеточных автоматов естественным образом.

Интересна возможность учитывать обучение особей. Действительно, моделирование отдельной особи позволяет хранить информацию о ее индивидуальной истории, что значительно приближает модель к реальной действительности.

Перспективным представляется использование подобных моделей для построения так называемого "биологического конструктора" – программного комплекса для моделирования реальных ареалов с возможностью наглядного представления исходных данных. При использовании моделей, в основе которых лежат уравнения того или иного вида, неизменно встает проблема обоснования и настройки коэффициентов модели, поскольку модель настраивается как на свойства популяции, так и на свойства конкретного ареала (в частности, его геометрию). Биологический конструктор же позволит описать конкретный ареал явно (буквально, нарисовать его) и производить моделирование для данного конкретного ареала без дополнительных усилий по настройке модели. Это возможно, так как модель настраивается только на свойства популяции, свойства же ареала задаются в модели явно. Важно так же отметить, что с биологическим конструктором могут работать не только квалифицированные математики, но и специалисты, не имеющие математического образования (в частности, биологи). Это возможно, поскольку взаимодействие человека с биологическим конструктором можно организовать на интуитивно понятном уровне, без оперирования математическими терминами и понятиями. При этом задача математиков – один единственный раз решить задачу настройки, настроив используемые модели на свойства конкретной популяции (вне зависимости от ареала обитания). Практическая же работа с построенными моделями производится непосредственно специалистами-биологами.

Область применения модели

Несмотря на то, что модель строилась исходя из конкретной биологической специфики объекта, переход на детализированный уровень описания позволяет сформулировать модель в достаточно общих терминах. Это дает возможность надеяться на ее адаптацию к другим эколого-биологическим задачам, и задачам неэкологической

природы (например, задачам математической экономики, для которых терминология ресурс-потребитель является привычной).

Эффективность алгоритма

Специфика рассмотренной задачи – значительное изменение в количестве "частиц" (или особей). Действительно, модельная численность популяции может колебаться, изменяясь в десятки раз (такие же масштабы изменений численности наблюдаются и в природе). Естественно, объем производимых вычислений зависит от числа частиц. Эффективность можно повысить, обеспечив равномерную нагрузку на вычислительные мощности, независимо от модельной численности популяции.

В качестве решения можно предложить использование "переменного масштаба". Суть состоит в следующем. Вводится масштабирование численности популяции по отношению к численности особей в модели. То есть, одна модельная особь соответствует некоторому количеству особей в природе. (Отношение числа природных особей к числу модельных и есть "масштаб"). По сути дела, в модели и использовалось такое масштабирование, когда сравнивалась модельная динамика численности с численностью популяции, зарегистрированной на острове Врангеля. Сама по себе идея не нова – фактически, именно с помощью масштабирования делаются оценки численности при полевых исследованиях (по числу отловленных особей оценивают численность популяции). Обеспечения эффективности можно добиться, используя переменный масштаб. То есть, число особей в модели постоянно или находится в каких-то пределах, а масштаб меняется.

Реализовать алгоритм с переменным масштабом можно следующим образом. Изначально задается некоторое количество особей, модель работает, как это описано в главе "Описание модели". Масштаб равен некоторому значению s . Когда число особей достигает некоторого порогового значения N_{max} , выбирается меньший участок сетки, который содержит количество особей не менее N_{min} . Особи, находящиеся вне этого участка, перестают рассматриваться. Масштаб изменяется как отношение численностей модельной популяции до этой операции и после. Когда же число особей падает меньше значения N_{min} , увеличиваем рассматриваемый участок сетки, устанавливая состояния его клеток копированием участков сетки. И соответственно меняем масштаб. Понятно, что число N_{min} должно быть достаточно велико для того, чтобы обеспечить статистическую достоверность эксперимента и уменьшить погрешности, связанные с конечностью числа рассматриваемых особей. Тогда модельная численность популяции может быть получена как произведение числа рассматриваемых особей на масштаб. При таком подходе производительность алгоритма перестает зависеть от модельной численности популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Байбиков Е.В., Белотелов Н.В., Завьялова С.В., Обридко И.В., Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.В., Шиляева Л.М. О Моделировании тундровых популяций и сообществ. Математическое моделирование. Процессы в сложных экономических и экологических системах. // М.: Наука, 1986. с.207-219.

2. *Боголюбов Н.Н.* Проблемы динамической теории в статистической физике. // М.-Л.: Гостехиздат, 1946, 119 с.
3. *В. Вольтерра.* Математическая теория борьбы за существование. // М.: Наука, 1976, 286 с.
4. *Гаузе Г.Ф.* Математический подход к проблемам борьбы за существование. // Зоол. журнал, 1933, т. 12, с. 170-177.
5. *Гаузе Г.Ф., Витт А.А.* О периодических колебаниях численности популяций. Математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяции двух простейших. // Изв. АН СССР, Отд. мед., мат., и естеств. наук, 1934, N 10, с. 1555-1559.
6. *Дородницын А.А.* Математика и описательные науки. // М.: Знание, 1982, с.6-15
7. *Колмогоров А.Н.* Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // М.: Наука, 1972, 254 р. (Сб. научных тр. // Проблемы кибернетики, вып. 25, с.100-106).
8. *Костицын В.А.* Эволюция атмосферы, биосферы и климата. // М.: Наука, 1984, 96 с.
9. *Одум Ю.* Основы экологии. // М.: Мир, 1975, 740 с.
10. *Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А.* Математическая модель численности популяции леммингов (*Lemmus, Diorostonyx*) и ее использование для описания популяций Восточного Таймыра. // "Экология", 1986. N 2. С. 43-51.
11. *Полуэктов Р.А., Пых Ю.А.* Динамика однолокусных полиаллельных популяций. Динамика нейтральных популяций. // Динамическая теория биологических популяций. // М.: Наука, 1974, с.~241-349.
12. *Саранча Д.А.* Материалы по количественной экологии. Математическое моделирование и биофизические аспекты. // М.: "Биомоделирование", ВЦ РАН, 1995.
13. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. // М.: Наука, 1978, 352 с.
14. *Форрестер Дж.* Мировая динамика. // М.: Наука, 1978, 268 с.
15. *Чернявский Ф.Б., Ткачёв А.В.* Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). // М.: Наука, 1982, 164 с.
16. *Шарковский А.М.* Разностные уравнения и динамика численности популяций. // Киев: Ин-т математики АН УССР, 1982, 24 с.
17. *Шарковский А.М.* Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. // Укр. мат. журнал, 1964, т.16, н.1 с.61-65
18. *C. S. Elton.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. // Brit.J.Exper.Biol., v.2, P.119-163, 1924.
19. *G. B. Ermentrout, L. Edelstein-Keshet.* Cellular automata approaches to biological modeling. // Journal of Theoretical Biology, 160:97-133, 1993.
20. *E. Fredkin, T. Toffoli.* Conservative logic. // International Journal of Theoretical Physics, 21:219-253, 1982.
21. *E.H. Kerner.* A Statistical Mechanics of Interacting Biological Species. // Bull. Math. Biophys., 1957, v.19, no.2 p.121-143.
22. *A. J. Lotka.* Elements of physical biology. // Baltimore: Williams and Wilkins, 1925, 368 p.

23. A. J. Lotka. Elements of mathematical biology. // N.Y., 1956, 460 p.
24. J. von Neumann. Theory of Self-Reproducing Automata. // Illinois: University of Illinois Press, 1966. (Edited and completed by A.W. Burks).
25. A. Okubo. Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. // N.Y. etc.: Springer-Verlag, 1980, 254 p. (Biomathematics; Vol. 10).
26. T. Toffoli, N. Margolus. Cellular Automata Machines. // Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, 1987.
27. T. Toffoli. Cellular automata mechanics. Technical Report 208. // The University of Michigan: Comp. Comm. Sci. Dept., 1977.
28. S. Wolfram. Universality and complexity in cellular automata. // Physica D, 10:1-35, 1984.

* * *

Сорокин Павел Александрович, 1976 г. р., в 1999 году окончил Факультет прикладной математики и экономики Московского физико-технического института. На 2000 г. – аспирант МФТИ.

Область научных интересов – применение математического моделирования для прогнозирования, биомоделирование, применение методологии сетей Петри в моделировании.



Саранча Дмитрий Александрович, 1945 г.р., доктор физико-математических наук, старший научный сотрудник Вычислительного Центра АН.

Область научных интересов – математическое моделирование эколого-биологических объектов. Биосфера, тундровые популяции и сообщества, нейрофизиологические системы и система пищеварения. Имитационные системы, обоснование математических моделей экологических объектов. Исследование дискретных уравнений и уравнений диффузорного типа (пространственно-распределенные модели экосистем). Имеет более 60 научных работ, 5 монографий, в том числе 3 без соавторов.