

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР
им. А.А. Дородницына

БИБИК Ю. В., ПОПОВ С. П., САРАНЧА Д. А.

**НЕАВТОНОМНЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ**

МОСКВА 2004

УДК 57.02.001.57:574.4

Ответственный редактор
доктор физ.-матем. наук *А.П. Абрамов*

Исследование моделей реальных экологических процессов, в частности колебаний численностей животных в сообществе тундровых популяций, показало существенность учёта сезонных факторов. В данной работе влияние этих факторов иллюстрируется на модели «хищник-жертва», которая является обобщением классической модели Лотки-Вольтерра, кроме того, для этого используются имитационные модели, описывающие трофические взаимодействия, а также пространственно распределённые модели типа «реакции-диффузия». Традиционно и в теории динамических систем (механике), и в экологии сезонность учитывается за счёт периодических изменений значений параметров, например, по «синусоидальному закону». В данной работе предлагается учёт сезонности проводить иным образом: имеется два различных сезона («зима» и «лето») и два различных способа их описания.

Работа выполнена при финансовой поддержке *Российского фонда фундаментальных исследований* (проект 01-01-00965) и фонда «*Сибарь*», учредителем которого является предприятие «*Стройинжбетон*», генеральный директор *А.В. Морозов*.

Рецензенты: *В.Г. Редько*,
А.А. Чарахчян

Научное издание

© Вычислительный центр РАН им. *А.А. Дородницына*, 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

Возникновение, первые успехи, последующие разочарования и в то же время популярность вплоть до наших дней количественной экологии связаны с моделью *Лотки-Вольтерра* «хищник-жертва» [1, 2]. С помощью этой модели удалось воспроизвести периодические изменения численности популяций, качественно близкие к наблюдаемым и предложить гипотезы, объясняющие это явление – одно из центральных в популяционной экологии.

Эта модель подвергалась многочисленной и обоснованной критике [3-8]. Одним из существенных факторов, ухудшающих свойства указанной выше модели, является отсутствие учёта сезонных изменений показателей. Как будет показано в данной работе, введение этого фактора позволяет сделать модель негрубой, и тем самым снять один из наиболее весомых недостатков модели Лотки-Вольтерра. Кроме того, такой подход существенно расширяет возможности моделей, использующихся для описания трофических взаимодействий в экосистеме.

Важность задачи учёта фактора сезонности отчётливо проявилась при выполнении серии работ по математическому моделированию колебаний численности животных в рамках моделей тундровых популяций и сообществ. Первая глава посвящена описанию этих моделей. В этой главе проводится обоснование важности учёта сезонного фактора. Во второй главе исследуется модель трёхуровневой экосистемы – «растительность – фитофаги – хищники». В третьей главе рассматриваются математические исследования модели «хищник – жертва», к которым добавлен фактор сезонности. Эта модель была адаптирована для воспроизводства

колебаний численности порядка восьмидесяти лет, характерных для популяции лосей. В четвёртой заключительной главе рассмотрена двухуровневая пространственная модель типа «хищник-жертва». Учёт сезонности в моделях такого типа привёл к разнообразным динамическим режимам.

Дополняют основной текст два приложения. Первое – «*О вреде математического моделирования в эколого-биологической области вообще*», реакция на выступление Э.В. Ивантера, 10-16 июня 2001 г. в Петрозаводске на Школе-семинаре «*Математические методы в экологии*». В этом приложении рассматриваются вопросы взаимодействия биологов и математиков, проблема адекватности модели. Основной предмет – анализ эффективности для изучения эколого-биологических вопросов неавтономных моделей тундровых популяций и сообществ. Второе приложение – «*К построению аксиоматики эколого-биологических процессов*» – посвящено более общим вопросам, но сезонные факторы, как одни из важнейших факторов воздействия среды, присутствуют и в этом приложении.

Первую главу и оба приложения написал Д.А. Саранча. Вторая глава выполнена Д.А. Саранча совместно с И.Н. Соломиным и публикуется впервые. Материалы третьей главы получены следующими соавторами. Первая часть – исследование модели в малой окрестности положения равновесия проведено совместно Д.А. Саранча с Б.В. Кореневым [9], а численное исследование модели без предположения о локализации траекторий модели выполняли совместно – А.И. Лобанов, Д.А. Саранча и Т.К. Старожилова [10]. Авторы четвёртой главы – Ю.В. Бибик, С.П. Попов и Д.А. Саранча. Эта глава является частью сданной в печать статьи [11]. Выбор модели для расчёта и сам расчёт осуществил С.П. Попов.

ГЛАВА 1. МОДЕЛИ ТУНДРОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ, УЧИТЫВАЮЩИХ ФАКТОР СЕЗОННОСТИ

Всё более актуальными становятся вопросы охраны окружающей среды. Эти вопросы должны решаться комплексно, усилиями специалистов разного профиля. Анализ экологических процессов в своей основе должен быть количественным. В настоящее время происходит процесс активного внедрения точных методов, процесс перевода эколого-биологической области из описательной науки в науку точную. Классическим объектом, на котором отрабатывается эффективность точных методов, является проблема моделирования колебания численности животных. В данной работе эта проблема рассматривается в рамках моделей тундровых популяций и сообществ. Была выполнена серия работ, в которых последовательно были рассмотрены модели разного уровня детализации, описывающие колебания численности тундровых животных [12-16].

Первоначально рассматривалась имитационная модель сообщества "растительность – лемминги – песцы" (РЛП) в виде системы трёх обыкновенных дифференциальных уравнений с нелинейными членами и с сезонными изменениями параметров, и модель популяции леммингов (Л), в которой кроме указанных выше факторов учитывалась возрастная структура. Последняя модель строилась с целью уточнения функциональных зависимостей центрального блока модели РЛП. Модель РЛП (точнее – динамика численности

леммингов – "водителя ритма" сообщества) хорошо аппроксимировалась моделью системы дифференциальных уравнений "растительность – лемминги" (РЛ), а обе модели – дискретной моделью в виде функций последования. Последние были получены в результате анализа исходных имитационных моделей и как аппроксимация и как точное следствие некоторой редуцированной модели.

Прежде чем описывать модель остановимся на экологических свойствах моделируемого объекта. Тундра считается одной из простейших экосистем. Для неё характерно такое яркое явление как достаточно регулярные колебания численности животных, в частности, песцов и их основного корма – леммингов (тундровых грызунов, широко известных своими миграциями [17]).

Была поставлена задача, используя опыт имитационного моделирования, модифицировать известные подходы описания колебаний численности животных, для изучения свойств тундровых объектов. При её решении, с одной стороны, хотелось, по возможности, учесть широкую гамму свойств изучаемых объектов, влияющих на динамику численностей, а с другой стороны, построить обозримую модель.

Поэтому выбор объекта моделирования и структуры его математического описания осуществлялся сопряжённо, как компромисс между экологическими и математическими требованиями. Их можно сформулировать как: 1) системность – учитывать многообразие связей внутри и вне изучаемого объекта; 2) экологичность – привлекать предположения, не противоречащие доступным экологическим данным; 3) минимальность – использовать минимально возможную математическую структуру, необходимую для имитации изучаемого явления.

Анализ структуры пастбищной (наземной) части тундрового биоценоза показал возможность автономного рассмотрения сообщества "растительность – лемминги – песцы" (РЛП), что удовлетворяло принципам минимальности и системности. В рамках выделенного сообщества, структура модели выбиралась в соответствии с гипотезой Вольтерра – Костицына: о возможности представления в модели взаимодействия популяций с помощью систем обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка:

$$dA/dt = R_A - D_A - M_A .$$

Здесь величины R_A , D_A , M_A , описывают скорости репродукции, отчуждения и естественного отмирания, а величина A является показателем трёх выделенных трофических уровней: W , L , F (растительность, лемминги, песцы). Каждая из компонент, в свою очередь, формируется произведением соответствующих сомножителей: констант и безразмерных функций, которые оценивались в результате диалога со специалистами из соответствующей области. Такая имитационная модель является своего рода обработкой, сглаживанием результатов, представленных специалистами – экспертами.

В рамках, таким образом, определённой структуры происходило дальнейшее наполнение информацией модели. Специфика этого объекта позволила достаточно глубоко подойти к методам оценки соответствия моделей изучаемому объекту. Степень его изученности, многообразие предположений о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных, позволили широко варьировать постулатами, положенными в основу моделей. Для их апробаций на базе технологии имитационного моделирования был реализован своего рода "экологический конструктор", который создал возможность учитывать различ-

ные представления экологов, в различных модификациях модели. Было создано достаточно много версий модели. Модификации моделей состояли в изменении констант, функций или в выборе нового набора функциональных зависимостей. Наиболее кардинальные изменения модели были связаны со сменой следующих ведущих предположений: взаимодействия по типу "*хищник – жертва*", пороговая зависимость скорости размножения леммингов от биомассы корма, определяющее влияние внутривидовой динамики леммингов [16-17].

Одна из последних версий модели сообщества построена следующим образом. В модели выделены следующие сезоны: зима, весна (подснежное размножение леммингов) и лето. Зимой биомассы растительности, леммингов и песцы уменьшаются; весной нет прироста биомассы растительности, биомасса песцов уменьшается, у леммингов – период подснежного размножения; летом растительность, лемминги и песцы увеличивают свою биомассу.

Прирост биомассы растительности рассчитывается следующим образом: летом – по формуле *Ферхюльста*, зимой происходит экспоненциальное отмирание, весной прирост и отмирание скомпенсированы. При высокой плотности биомассы растительности (наличии доступной для леммингов растительности) её отторжение пропорционально биомассе леммингов.

Прирост биомассы леммингов был выбран пропорциональным произведению трёх величин: количеству отчуждённой растительности и двум функциям, характеризующим зависимость прироста биомассы от плотности леммингов и от обеспеченности кормами. Первая функция формализует представления о наличии у леммингов оптимальной плотности, вторая – увеличение энергетических затрат на добывание корма при уменьшении их плотности. Прирост

биомассы леммингов определяется как произведение этих функций на коэффициенты, которые характеризуют сезонные изменения перехода биомассы растительности в биомассу леммингов.

Естественная смертность леммингов зависит от сезона и наличия кормов. Отчуждение леммингов песцами пропорционально произведению биомасс обоих видов при низкой, относительно песцов, плотности леммингов и пропорционально биомассе песцов при высокой.

Прирост биомассы песцов в основном обеспечивается леммингами, но кроме них в рационе песцов есть и иные, неспецифические корма, потребление которых считается пропорциональным биомассе песцов. Прирост биомассы песцов также зависит от коэффициентов, которые характеризуют сезонные изменения в их питании. Прирост биомассы песцов за счёт питания леммингами считается пропорциональным произведению биомассы добытых леммингов на функцию, которая отражает лимитирующее влияние высокой плотности. Естественная смертность и гибель от охоты считаются пропорциональными биомассе песцов.

В результате вычислительных экспериментов были получены характерные для тундры трёх-, четырёхлетние циклы колебаний численности леммингов и песцов. Было выяснено ведущее значение внутрипопуляционных механизмов популяции леммингов в формировании динамических режимов колебаний в системе РЛП, что согласуется с одной из ведущих биологических гипотез [6-7, 18]. Динамика численности песцов отслеживает соответствующую динамику леммингов. С растительностью лемминги взаимодействуют, по существу, только в критический период – период пика численности, когда происходит подрыв кормовой базы, в остальное время она не определяет развитие по-

пуляции леммингов. Из этого следует необходимость более тщательного рассмотрения демографии леммингов.

Для изучения популяции леммингов, определяющих характер колебаний численности животных тундрового сообщества, была построена модель этой популяции с учётом возрастной структурой. В отличие от модели сообщества, в которой рассматривались различные варианты систем данных, в этом случае была привязка к конкретному региону: пос. *Тарей* (Западный Таймыр), и в основе были положены данные *В.А. Орлова* [19], дополненные литературными данными и экспертными оценками.

Динамика численности каждой генерации популяции леммингов описывается уравнением

$$X_i(t + \Delta t) = x_i(t) \cdot d_i(t) + b_i(t)$$

Здесь X_i – численность i -й возрастной группы в момент времени t ; $d_i(t)$, $b_i(t)$ – вероятность выживания особей и число родившихся особей i -й группы в интервале времени $(t, t + \Delta t)$. Величина $b_i(t) \neq 0$ только в период формирования данной возрастной группы.

Вероятность выживания особей i -й генерации $d_i(t)$ определяется двумя процессами: смертностью, пропорциональной численности и смертностью после достижения критического состояния. Критическое состояние наступает при достижении предельного возраста и после того, как самка принесёт три помёта. Число вновь родившихся особей определяется всеми самками, способными к размножению. Доля самок, участвующих в размножении определяется долей самок, способных к размножению в момент t , на вероятность принести потомство в интервале времени $(t, \Delta t + t)$. В свою очередь, последняя величина формирует-

ся за счёт особей, достигших половой зрелости и половозрелых самок, готовых к размножению.

В результате проведённых на ЭВМ расчётов были получены характерные для Западного Таймыра трёхлетние колебания численности для обоих видов леммингов. Удалось получить и ряд различий между динамикой численности двух видов (см. [12-16]).

Для анализа механизмов формирования динамики численностей моделируемых популяций, использованы функции последования, описывающие сезон размножения и зимний период. Эти зависимости были построены в результате аппроксимации результатов вычислительных экспериментов. Кроме того, в результате суперпозиции (умножения) были получены одномерные дискретные уравнения классического типа $L_{n+1} = f(L_n)$ – функции последования, связывающие численности леммингов L_n в двух соседних годах.

Далее, функции последования оказались эффективны и при анализе модели РЛП. По результатам вычислительных экспериментов удалось построить как сезонные функции последования, так и функции вида $L_{n+1} = f(L_n)$, где L_n – биомасса леммингов в определённый момент года, а L_{n+1} – ровно через год.

В результате построения функций последования были сформулированы две математические и одновременно биофизические проблемы: 1) анализ свойств конкретного класса дискретных уравнений и их связь с биологической проблемой – описанием колебаний численности животных, 2) проблема согласования моделей разной степени детализации. Эти проблемы были детально рассмотрены в работах [20-21].

Остановимся вначале на второй проблеме, на согласовании моделей разной степени детализации. Модель "растительность – лемминги – песцы" (РЛП) использует биологическую информацию в весьма агрегированном виде; цель этой модели – воспроизвести колебания численности животных, качественно похожие на реальные. Для более детальной проработки "блока леммингов" была построена модель этой популяции с учётом возрастной структуры, при этом использовалась практически вся доступная биологическая информация. Возникает проблема согласования этих двух моделей. Просто замена одного уравнения на систему новых уравнений приводит лишь к усложнению модели РЛП – делает её более громоздкой, удлиняет время счёта. Но есть иной способ стыковки, основанный на использовании функций последования: модели будем считать состыкованными, если они имеют достаточно близкие функции последования.

Но особая роль функций последования в исследовании колебаний численности популяций тундровых привёл к поиску более тесной связи функций последования и исходной модели РЛП. На основе совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить **«обратную имитационную задачу»** – выбрать такие постулаты исходной имитационной модели, которые позволили бы получить на основе исходной модели (точно, а не приближённо) указанные выше дискретные уравнения (функции последования). Это удалось осуществить благодаря тому, что анализ вычислительных экспериментов показал, что экспертно оценённые функциональные зависимости в разные сезоны, при различных численностях изменяются либо мало, либо близки к линейным зависимостям. В результате была предложена версия исходной модели РЛП, динамиче-

ские режимы которой были точно описаны дискретным уравнением $L_{n+1} = f(L_n)$, где f – функция последования, достаточно близкая к полученной по результатам расчётов исходной модели.

Благодаря тому, что переход от исходной имитационной модели к её упрощённой версии строго формализован – исключено уравнение, описывающее динамику песцов, кусочно-линеаризованы некоторые функциональные зависимости – функция последования обладает следующими свойствами. Она хорошо аппроксимирует динамику численности, реализуемую в модели РЛП; все параметры образующей его функции « f » являются явными функциями параметров исходной имитационной модели РЛП, т.е. найдены аналитические выражения, связывающие параметры функции последования с параметрами исходной модели РЛП.

После решения «обратной имитационной задачи» можно проводить настройку исходной модели РЛП следующим образом: сначала по функции последования определяем, какими должны быть её параметры для получения необходимой динамики. Затем, используя формулы перехода, выясняем, какими параметрами исходной модели можно оперировать для изменения нужного параметра или параметров функции последования. Поскольку почти все они зависят от нескольких исходных параметров, т. е. возможность выбора различных вариантов и внесения наиболее биологически осмысленных изменений.

Теперь остановимся более детально на свойствах функции последования, полученной в результате редукций моделей тундровых популяций и сообществ. Эти функции имеют характерный вид. Его можно условно разделить на три участка: участок монотонного роста, затем резкий спад (на этом участке находится точка A – точка равновесия, оп-

ределяемая пересечением графика функции с биссектрисой квадранта) и участок стабилизации.

Любую функцию этого класса можно разделить на две части: левую – до равновесной точки ($N_t \leq A$) и правую – после ($N_t > A$). Они неравноправны. В правой части траектория не может находиться два такта подряд. Она служит своего рода "отражателем", фактически задавая начальные значения для движения траектории по левой части функции.

Проведённые исследования позволили определить условия существования динамических режимов с чередованием максимумов численности через «к» тактов. Было показано, что при изменении параметров уравнений такого типа происходит структурная перестройка динамических режимов в последовательности "порядок через хаос": области параметров, при которых реализуется динамический режим с регулярным чередованием максимумов численности, отделены областями с более сложной динамикой. Эти области являются так называемыми "опасными зонами", где малые отклонения в параметрах функций последования могут привести к существенно различным динамическим режимам интервалов между максимумами. В то же время более типичны "зоны стабильности", в которых значительные отклонения в параметрах функций последования не влияют на динамику интервалов между максимумами. При этом при непрерывном изменении соответствующих параметров изменение стабильных длин интервалов максимумов происходит в порядке натурального ряда и области значений параметров, при которых реализуются подобные регулярные режимы, чередуются (отделены) областями с более сложной («нерегулярной, квазистохастической») динамикой.

Исследование свойств разностных уравнений, проводилось с целью качественного описания динамических ре-

жимов исходной модели "растительность – лемминги – песцы" (РЛП). Для проверки правомерности сопоставления этих двух типов моделей были осуществлены имитационные эксперименты с моделью РЛП [20]. Они подтвердили предсказанную аналитическим исследованием смену длины периодов: длина цикла равна n (квазистохастический режим), длина цикла равна $n + 1$ и т.д. Это служит ещё одной иллюстрацией допустимости нашей аппроксимации. Имея функции последования, можно уже целенаправленно заниматься деятельностью по подбору параметров в модели РЛП.

Эти свойства позволяют использовать результаты исследования дискретных уравнений [20, 21] для анализа структуры и параметрических зависимостей динамики модели РЛП. Результаты проведённых исследований были использованы для поиска области параметров, обеспечивающей необходимые динамические режимы, в исходной имитационной модели сообщества "растительность – лемминги – песцы".

Таким образом, развитие имитационных технологий, реализация на их основе процедуры обоснования уравнений позволили, в процессе моделирования колебаний численности тундровых популяций и сообществ, благодаря специфике экологического объекта, построить набор взаимно согласованных моделей разной степени сложности. Основа набора – подробные имитационные модели, построенные во взаимодействии с биологами. Эти модели позволяют учитывать изменения биологических характеристик, экосистемных показателей, проигрывать различные сценарии возможных изменений внешней среды, но главное – устраняют типичные претензии к математическим моделям о недостаточной обоснованности упрощающих предположений. Поскольку дискретные уравнения были получены в резуль-

тате редукции исходных базовых моделей, то в рамках данного набора моделей снимаются и основные возражения количественных экологов против обоснованности полученных дискретных уравнений.

Наличие в наборе упрощённых аналитических моделей в виде дискретных уравнений (функций последования), позволяющих проводить параметрические исследования, качественно изменило технологию и возможности моделирования. Параметрические исследования дали возможность найти области параметров, обеспечивающие динамические режимы, близкие к наблюдаемым в природе. Позволили выделить главные показатели, их определяющие, сформулировать критерии совместимости исходных (базовых) моделей с зарегистрированными временными рядами динамики численности. Это позволило провести согласование моделей разного класса – модели РЛП, модели популяции леммингов с возрастной структурой и соответствующих дискретных уравнений. Это дало возможность оценивать допустимость тех или иных предположений в исходных имитационных моделях. Наличие таких критериев позволило устранить требования к необходимости нелинейности во взаимодействие видов, в «жёсткой» внутрипопуляционной регуляции и показало возможность возникновения периодичности за счёт особенностей сезонного поведения модели.

Анализ другого типа функций последования – в виде одномерного дискретного уравнения, связывающего численности леммингов в двух соседних годах – создал возможность выделения трёх главных показателей, которые формируют динамические режимы колебаний численности леммингов. Выделение таких показателей – пожалуй, важнейший аспект указанного выше анализа.

Таковыми показателями являются скорость прироста биомассы в благоприятный год; максимальная численность и выживаемость в наиболее неблагоприятных условиях (или же два безразмерных показателя – относительная скорость прироста популяции и доля гарантированно выживших зверьков). Это позволяет не только подтвердить одну из распространённых гипотез о том, что формирует колебания численности популяций не какой-то отдельно взятый фактор, а большое их количество, но и указать, какие именно и как (количественно) влияют. К тому же эти три обобщённых показателя с разных сторон представляют процесс формирования динамики численностей. Все они сформировались в результате коэволюции характеристик леммингов – физиологических и экологических и свойств среды, но проявляются они в разных соотношениях. Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности: эколого-физиологическими характеристиками популяции леммингов в стадии репродукции и выживаемости во всех фазах развития, когда нет "давления среда"; второй характеризует экосистему в целом и выступает в основном показателем коэволюции леммингов и кормовой базы – эффективности переработки корма (коэффициента перехода биомассы растительности в биомассу леммингов), избирательности кормов, продуктивности растительности; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локальными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки.

Более развёрнуто эти интегральные характеристики проявляются при использовании функций последования, описывающих сезонные зависимости. Изучение этих функций позволило предложить гипотезы о вкладе сезонных, видовых и региональных особенностей в процесс формирова-

ния циклов колебаний численностей леммингов, а также проанализировать специфику сравниваемых видов (копытного и сибирского леммингов) в периоды репродукции и перезимовки. Анализ функций показал, что у двух типов леммингов в период роста имеется зависимость одного типа (типа уравнения *Ферхюльста*), а зимняя выживаемость существенно зависит от региона.

Кривая, соответствующая периоду размножения, хотя и несколько отличается у двух видов леммингов, имеет S-образный вид. Он характерен для большинства видов животных, иногда его называют логистическим законом роста [8, 13, 22]. В то же время кривая зимней выживаемости в большей мере отражает не популяционные свойства леммингов, а присущие для данного региона особенности мест пригодных для их проживания, особенно в зимний период. Кроме того, укажем, что максимальный (предельный, стабилизирующий) уровень кривой для периода размножения определяет второй параметр «годовой функции последования» – максимальную численность леммингов, а наименьший (предельный, стабильный) уровень характеризует третий параметр «годовой функции последования» – выживаемость после пика численности.

Отметим, ещё и такой момент, анализ функций последования, описывающих сезонные зависимости, позволил выдвинуть гипотезы о моментах, наиболее чувствительных к влияниям внешних факторов (зима после пика численности и фаза нарастания численностей).

Функции последования могут служить простым инструментарием для прогноза возможной численности леммингов и песцов. Для оценки же последствий антропогенных показателей необходимо использовать полную имитационную модель.

Полученные количественные соотношения, связывающие обобщённые показатели с характеристиками динамики численности, могут быть использованы в процедурах оценки параметров реальных популяций, таких, как плодовитость, смертность и т.д. Совместное рассмотрение количественных характеристик временных рядов численности и традиционных показателей репродукции и смертности в разных фазах развития может помочь в уточнении последних: в частности, можно попытаться оценить такой трудно определяемый показатель, как минимальная численность выживших зверьков после пика численности.

Упрощённая модель, в виде дискретного уравнения, позволила сформулировать количественные гипотезы, объясняющие ведущие механизмы формирования колебаний численности леммингов. Наличие таких гипотез и набора моделей с разной степенью детализации, описывающих как саму популяцию леммингов, так и сообщества вступающие с ней во взаимодействие, позволило сформировать модель для исследования индивидуального поведения леммингов, дало инструмент для её настройки на соответствующие режимы.

ГЛАВА 2. ИССЛЕДОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ТРЁХУРОВНЕВОГО БИОЦЕНОЗА

В продолжение работ по моделированию тундровых популяций и сообществ была рассмотрена модельная трёх-уровневая система «растительность – фитофаги – хищники».

Анализ структуры пастбищной (наземной) части ряда биоценозов показал, что в некоторых случаях в качестве математической модели можно рассматривать модель биоценоза, состоящего из трёх трофических уровней [1-3], что удовлетворяет принципам минимальности и системности.

В рамках выделенного сообщества, структура модели выбиралась в соответствии с гипотезой Вольтерра – Костицына: о возможности представления в модели взаимодействия популяций с помощью систем обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка. Структура модели была выбрана в виде системы из трёх обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих динамику хищников (F), фитофагов (L) и их корма (V):

$$\begin{aligned}dV/dt &= f_V(V, L, T); \quad dL/dt = f_L(V, L, F, T); \\dF/dt &= f_F(L, F, T).\end{aligned}$$

Здесь dA/dt – производная по времени для каждой переменной (A), $f_A = R_A - M_A - D_A$, R_A – прирост, D_A – отчуждение, M_A – естественное отмирание, T – время года.

Каждая из компонент уравнений декомпозировалась на ряд сомножителей, констант и безразмерных функций, которые оценивались в результате диалога со специалистами из соответствующей области. При этом была возможность использовать многообразие предположений о ведущих механизмах, определяющих колебания численности

животных, что позволило широко варьировать постулатами, положенными в основу моделей. Модификации моделей состояли в изменении констант, функций или в выборе нового набора функциональных зависимостей.

Дадим содержательное описание компонент модели. Выделено два сезона: зима и лето. Зимой биомассы растительности, фитофагов и хищников уменьшаются; летом растительность, фитофаги и хищники увеличивают свою биомассу. Прирост биомассы растительности рассчитывается следующим образом: летом – по формуле близкой к логистической кривой (см. рис. 2.1), зимой происходит

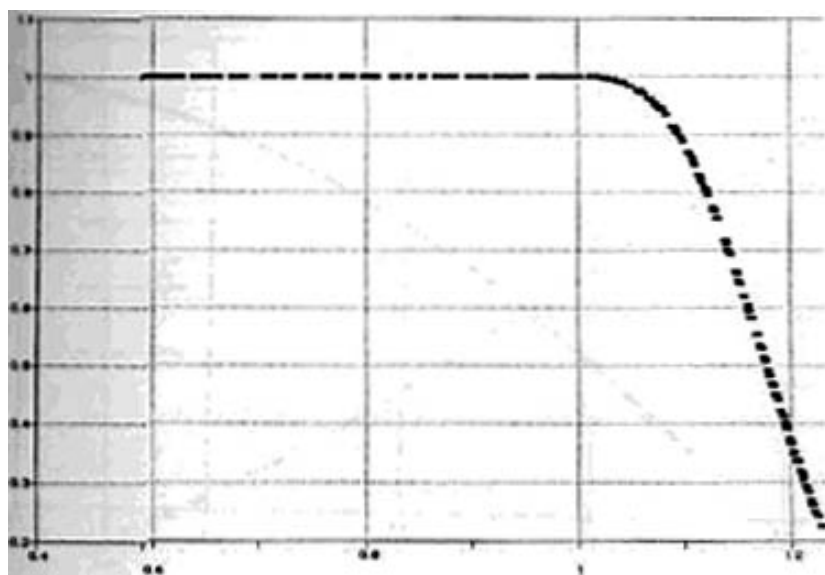


Рис. 2.1. Зависимость удельного прироста биомассы растительности от её биомассы

экспоненциальное отмирание. Кроме того, во все сезоны происходило отчуждение растительности, пропорциональное биомассе фитофагов.

Прирост биомассы фитофагов зависит от двух величин: количества отчуждённой растительности (рис. 2.2) и

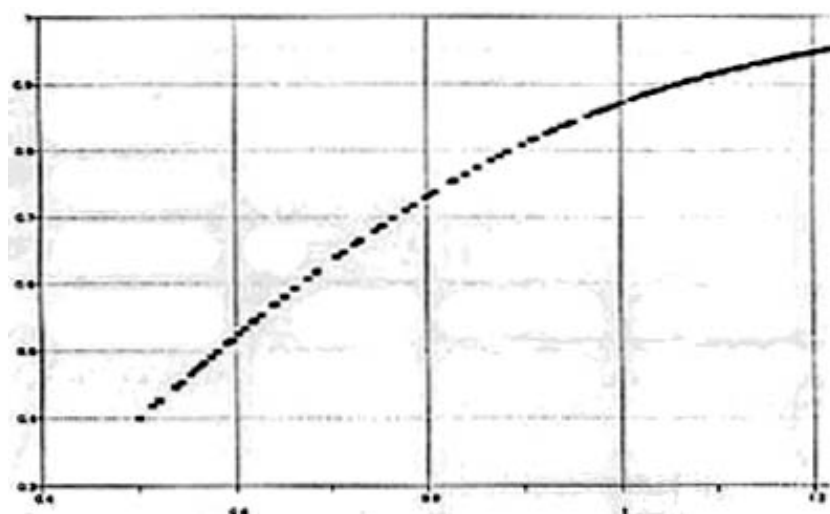


Рис. 2.2. Зависимость удельной скорости отчуждения растительности от её биомассы

функции, которая характеризует зависимость прироста биомассы от обеспеченности кормами (рис. 2.3). Эта функция формализует представления о снижении ценности кормов при их дефиците. Прирост биомассы леммингов равен произведению двух указанных величин на коэффициенты, которые характеризуют сезонные изменения перехода биомассы растительности в биомассу леммингов.

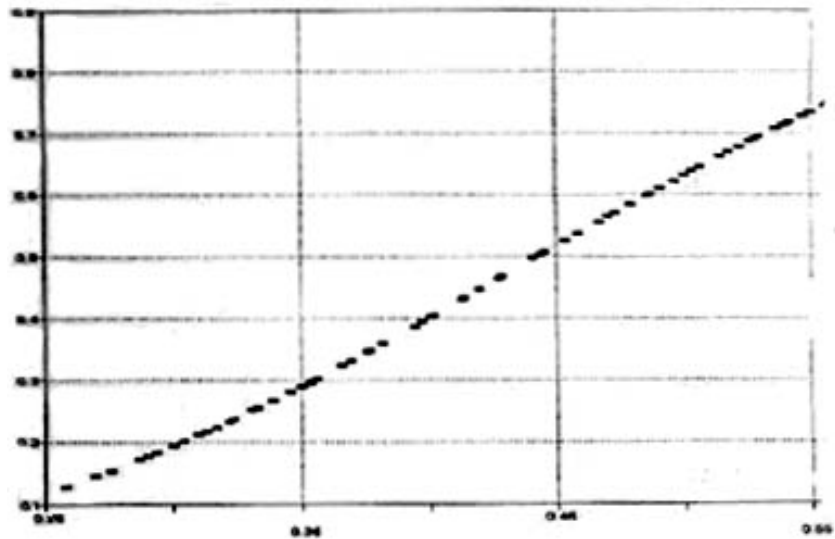


Рис. 2.3. Зависимость удельного прироста биомассы фитофагов от обеспеченности кормами

Естественная смертность фитофагов зависит от сезона и наличия кормов (рис. 2.4). Отчуждение фитофагов хищниками пропорционально биомассе последних и функции, зависящей от биомассы фитофагов (рис. 2.5). Прирост их биомассы принят пропорциональным количеству отчуждённых фитофагов. Естественная смертность и гибель от охоты считаются пропорциональными биомассе хищников.

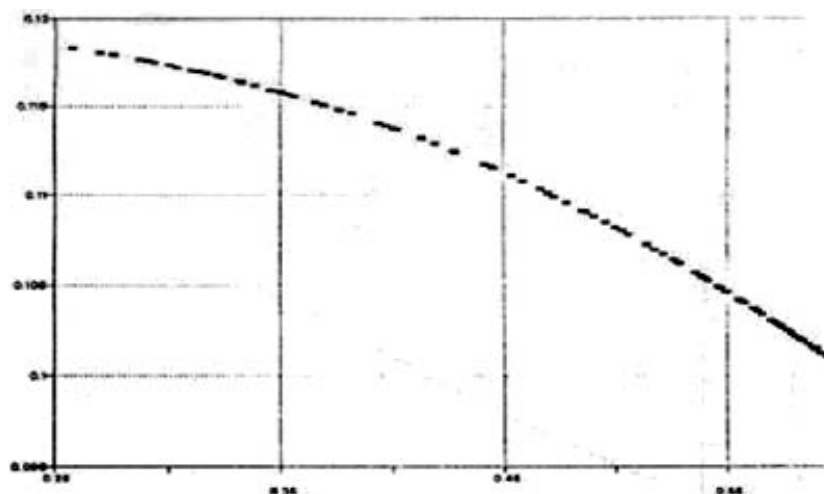


Рис. 2.4. Зависимость смертности
фитофагов от обеспеченности кормами

Осуществим теперь формальную запись модели. Для описания сезонов для переменной A используется функция $f(A, t)$. Она принимает следующие значения:

$$f(A, t) = A1 - \text{летом и } f(A, t) = A2 - \text{зимой.}$$

Для описания нелинейных зависимостей использовали функция *Вейбулла*, которая характеризуется тремя константами $W1, W2, W3$. Для величины A , как функции B будем использовать обозначения $W(A, B, W1, W2, W3)$.

Функция $W(..)$ имеет вид

$$W(A, B, W1, W2, W3) = \exp(-(B-W3)/W2)**W1) = A.$$

Определим используемые при расчёте функции, с помощью введённых выше обозначений.

Прирост биомассы растительности, как баланс между приростом и отмиранием определяется по формуле

$$H(t) = I(t) * E(t) * f(H, t).$$

Здесь $E(t)$ – биомасса растительности,

$I(t) = 1$, если $E < 1$, и равно $W(I, E, 3, 0.2, 1)$, если $E > 1$.

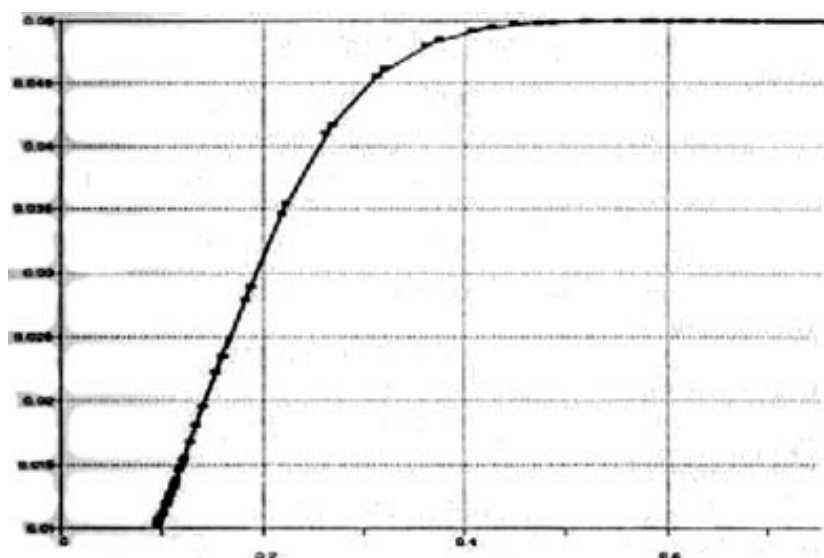


Рис. 2.5. Зависимость удельной скорости отчуждения
фитофагов от их биомассы

Отчуждение растительности фитофагами определяется по формуле

$$L(t) = F(t) * W(L, E, 2, 0, 0.7) * f(L, t).$$

Здесь $F(t)$ – биомасса фитофагов.

Прирост биомассы фитофагов вычисляется по формуле

$$M(t) = L(t) * (1 - W(M, J, 3, 0, 0.5)) * f(M, t),$$

где $J(t) = L(t)/F(t)$ – обеспеченность фитофагов кормами.

Естественная смертность фитофагов определяется по формуле

$$N(t) = F(t) * (CN1 + W(N, J, 3, 0, 0.1)) * f(N, t).$$

Отчуждение фитофагов хищниками определяется из уравнения

$$O(t) = G(t) * (1 - W(O, F, 2, 0, 0.2)) * f(O, t),$$

где $G(t)$ – биомасса хищников.

В свою очередь прирост биомассы хищников задаётся уравнением

$$P(t) = CP * O(t).$$

Естественная смертность хищников и их гибель от охоты описываются уравнением

$$Q(t) = CQ * G(t).$$

При расчётах использовались следующие константы:

$$CN1 = 0.2; CP = 2.3; CQ = 0.08.$$

Константы, описывающие сезонные изменения, имеют следующие значения:

$$H1 = 1; H2 = 0;$$

$$L1 = L2 = 0.6455;$$

$$M1 = 0.5; M2 = 0.2;$$

$$N1 = 0.004; N2 = 0.1;$$

$$O1 = 0.025; O2 = 0.05.$$

Константы для функций Вейбулла – $W1, W2, W3$ для различных функций имеют следующие значения.

$$\text{Для } W(I, E,): W1 = 3, W2 = 0.2, W3 = 1.$$

$$\text{Для } W(L, E,): W1 = 2, W2 = 0, W3 = 0.7.$$

$$\text{Для } W(M, J,): W1 = 3, W2 = 0, W3 = 0.5.$$

$$\text{Для } W(N, J,): W1 = 3, W2 = 0, W3 = 0.1.$$

$$\text{Для } W(O, F,): W1 = 2, W2 = 0, W3 = 0.2.$$

Математические модели экосистем, состоящих из трёх трофических уровней, успешно использовались для анализа различных эколого-биологических процессов [6-7, 12, 14-16]. В частности, они применялись для анализа колебаний численности тундровых животных [12, 14-16], для описания системы «растительность – мышевидные – лисицы» [6-7], для которых характерны колебания с достаточно коротким периодом. Возник вопрос – возможно ли использование трёхуровневой модели – растительность, фитофаги и их хищники – для анализа колебаний численности с большим периодом? Например, для популяции лосей ряд исследова-

телей отмечают колебания с периодичностью в 20 и около 100 лет. В данной работе приведён пример модели, которая воспроизводит изменения численности с чередованием максимума численности с периодичностью порядка ста лет (70 лет) на фоне которого иногда возникают колебания фитофагов с периодичностью около 20 лет.

На рис. 2.6 представлены результаты одного из вычислительных экспериментов с моделью "растительность – фитофаги – хищники".

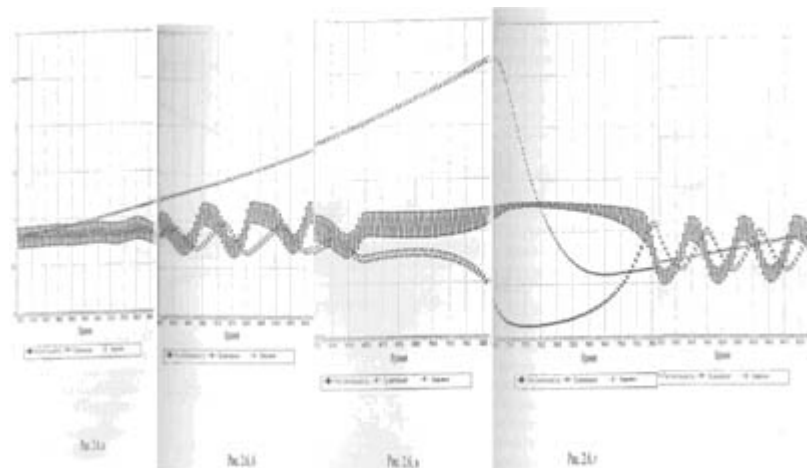


Рис. 2.6, а

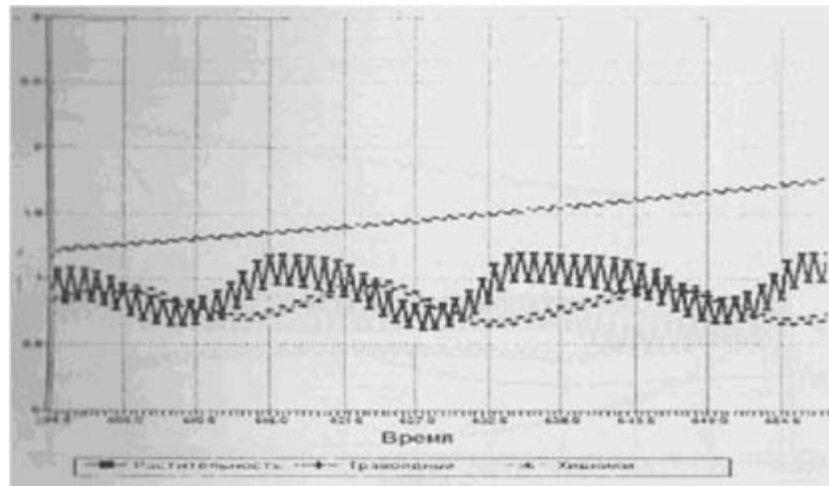


Рис. 2.6, б

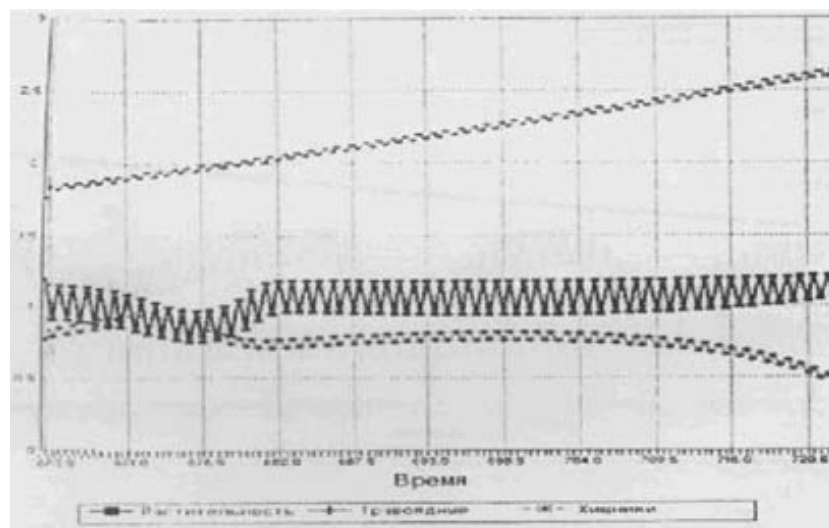


Рис. 2.6, в

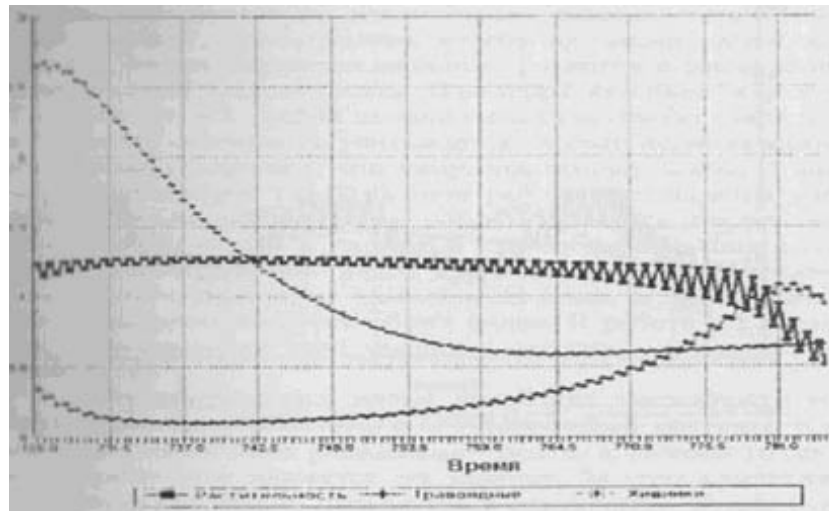


Рис. 2.6, г

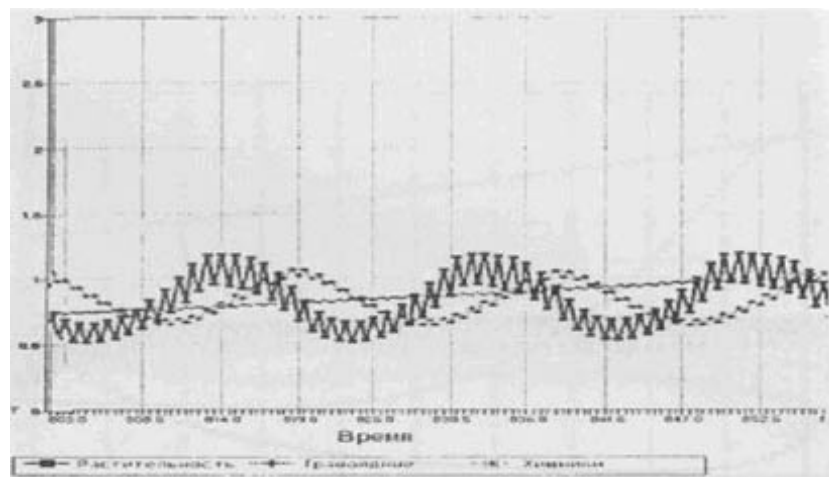


Рис. 2.6, д.

ГЛАВА 3. УЧЁТ СЕЗОННОСТИ В МОДЕЛИ ЛОТКИ – ВОЛЬТЕРРА

Исследование моделей реальных экологических процессов, в частности колебаний численностей животных в сообществе тундровых популяций, показал существенность учёта сезонных факторов [6-7, 12-16]. В данной работе влияние сезонности на динамические режимы математических моделей, описывающих колебания численностей животных, иллюстрируются на основе развития и расширения классической модели Лотки – Вольтерра «хищник – жертва». Традиционно и в теории динамических систем (механике), и в экологии сезонность учитывается за счёт периодических изменений (например, «по синусоидальному закону») значений параметров [3]. В данной работе предлагается учёт сезонности проводить иным образом: имеется два различных сезона («зима» и «лето») и два способа их описания. Летом взаимодействие видов происходит согласно уравнениям Лотки – Вольтерра «хищник – жертва», а зимой имеет место вымирание особей обоих видов. В работе [9] проведено исследование этой модели в окрестности положения равновесия.

Рассматривались малые колебания численности вокруг положения равновесия вольтерровской системы. Как известно, положение равновесия – центр, а фазовая точка в его окрестности движется по эллипсу. За счёт изменения координат его можно превратить в окружность. Будем считать, что параметры системы и длительность сезонов неизменны. Тогда вблизи положения равновесия движение фазовой кривой будет иметь следующий вид: летом поворот на окружности на угол f , а зимой движение по прямой. Углы f и длины отрезка прямой h неизменны.

Для удобства представления результатов перенесём начало координат в положение равновесия вольтерровской системы и перейдём на комплексную плоскость $z = N_1 + N_2$, где N_1 и N_2 – численности жертв и хищников. Тогда движение за год описывается следующим образом:

$$\begin{aligned} Z_0, \\ Z_1 &= Z_0 \exp(i * f) + H, \\ &\dots\dots\dots \\ Z &= (H / (1 - \exp(i * f))) + \{Z_0 - (H / (1 - \exp(i * f)))\} * \exp(inf), \end{aligned}$$

где Z_0 – начальное положение системы,
 f – угол поворота за лето,
 $H = h * \exp(i * a)$ – длина «зимнего» отрезка,
 a – угол с действительной осью,
 n – номер года.

Из этой формулы следует, что траектории сохраняют консервативность вольтерровской системы – начальное положение системы определяет её последующее движение. Длина периода колебаний определяется «популяционными» и «климатическими» параметрами.

В работе [10] проводится расчёт на ЭВМ также в окрестности положения равновесия, но по «полной» нелинейной модели. Рассмотрена система «хищник–жертва»:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= aX - bXY - \varepsilon X^2, & \text{в летний период,} \\ \dot{Y} &= -dY + cXY & (1) \\ \dot{X} &= -a_1 X, & \text{в зимний.} \\ \dot{Y} &= -d_1 Y & (2) \end{aligned}$$

Здесь X , Y – биомассы жертв и хищников, a , d – коэффициенты, описывающие прирост биомассы жертв и смертности хищников, b , c – коэффициенты, описывающие взаи-

модействия видов, ε — коэффициент «самолимитирования» жертв.

Параметры модели выбирались следующим образом:

$$a = s, \quad b = s, \quad c = 0.01b, \quad d = 0.01s, \quad a_1 = 0.1, \quad d_1 = 0.01.$$

Параметр s выбирался так, чтобы возникал период малых колебаний T соответствующей длины согласно формуле

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{ad}} = \frac{20\pi}{s}.$$

Начальные значения, как правило, были стандартными $X(0) = Y(0) = 1$. Для проведения численных расчётов использована программа DEQS, разработанная на кафедре вычислительной математики МФТИ (авторы — *С. А. Корытник* и *В. Д. Иванов*). Программа предназначена для решения систем ОДУ, включая жёсткие системы, при умеренном (до 20) числе переменных системы. Для наших численных экспериментов использованы методы высокого порядка аппроксимации: метод *Дорманда* и *Принса* 7(8) [23] и метод *Гира* (многозначный метод) [24] переменного порядка аппроксимации с наибольшим порядком 6. Размер шага интегрирования выбирался программой автоматически.

Отметим две характерные черты модели (1–2), делающие её трудной для численного счёта на ЭВМ. Во-первых, положение равновесия в модели хищник–жертва без учёта самолимитирования жертвы является негрубым — центром, замкнутые траектории вокруг него также негрубые [25]. Замкнутые траектории вокруг центра также являются негрубыми и нейтральными по устойчивости (не неустойчивыми). Известно [26], что в этом случае ошибка при использовании численного метода фиксированного порядка накапливается по мере интегрирования не неустойчивой траектории и порядок аппроксимации метода понижается на единицу при числе шагов порядка t^{-1} , где t — шаг интегри-

рования. При очень большой длине отрезка интегрирования точность продолжает понижаться и при достаточно большом числе шагов при не очень высоком порядке метода может составить $O(1)$.

Вторая нежелательная особенность модели — имеющееся большое количество (на отрезке интегрирования) разрывов первой производной решения, связанных с наличием в модели сезонности. Сезонность, как следует из предыдущего описания, приводит к разрывным правым частям системы. При проведении численных расчётов нами не проводилось выделение точек разрывов, а система численно решалась на всём (большом) промежутке интегрирования с автоматическим выбором шага и контролем точности. Как показано в [25], при таком способе проведения расчётов методами *Рунге–Кутты* для задач с разрывами погрешность численного счёта ведёт себя хаотически, но при использовании выбранных методов не может превосходить в окрестности разрыва заданной величины допустимой погрешности.

При проведении численных экспериментов параметры расчёта (сам численный метод, максимально допустимый шаг, минимальный шаг интегрирования, величина начального значения и допустимая погрешность на каждом шаге) выбирались таким образом, чтобы для заданной длины отрезка интегрирования порядок аппроксимации не терялся.

В итоге рассчитываемая траектория состояла из чередующихся неустойчивых и нейтральных по устойчивости участков, на границе которых первая производная решения терпела разрыв.

Для контроля результатов иногда использовался метод *Рунге–Кутты–Фельберга* (5) [25]. Отметим, что все использованные численные методы давали практически одинаковые результаты (фактическая погрешность была на не-

сколько порядков меньше допустимой), хотя средний порядок аппроксимации многозначного метода был самым низким и варьировался от 3,38 до 4,9 в зависимости от задачи. Этот результат представляется довольно естественным, так как многозначные методы (*Гира*) хуже всего воспроизводят именно периодические решения [26].

Были проведены вычислительные эксперименты с различными значениями параметров. При повороте за «летний сезон» на полный период (в рамках модели для расчёта «малых колебаний» угол поворота равняется 2π , $s = 10$), за счёт нелинейности, которая особенно проявляется при стремлении биомасс к нулю, происходит ограничение изменения биомасс обоих видов, и возникают сложные режимы с периодом около 70 лет. При уменьшении продолжительности летнего сезона получаются динамические режимы, близкие к предсказанным по упрощённой модели. При выборе параметров кратным 2π ($f = 2\pi/4$ при $s = 2,5$ и $f = 2\pi/8$ при $s = 1,25$, где f — поворот за «лето») получаются на фазовой кривой соответственно режимы с периодом в четыре и восемь лет. В последнем случае было учтено и самолимитирование ($\epsilon = 3,25 \cdot 10^{-3}$), которое ведёт к некоторому «стягиванию» траекторий к положению равновесия, при этом сохраняя структуру колебаний. (Проведённые исследования со значительным коэффициентом самолимитирования ($\epsilon = 3,25 \cdot 10^{-1}$) показали, что на достаточно больших временах происходит стягивание траекторий к одно годовому циклу). Особый интерес представили исследования «с малым углом поворота за летний сезон» ($f = 2\pi/40$ при $s = 0,0625$). На фазовой кривой была получена «кольцевая структура», представляющая собой суперпозицию колебаний с тремя различными периодами. «Доминирующий» период колебаний имел продолжительность около 1000 лет.

На рис. 3.1 показаны результаты расчёта (фазовый портрет системы и развёртка по времени) для случая $s = 10$. Решение системы (1–2) представляет собой колебания численности популяций с периодом приблизительно 70 лет,

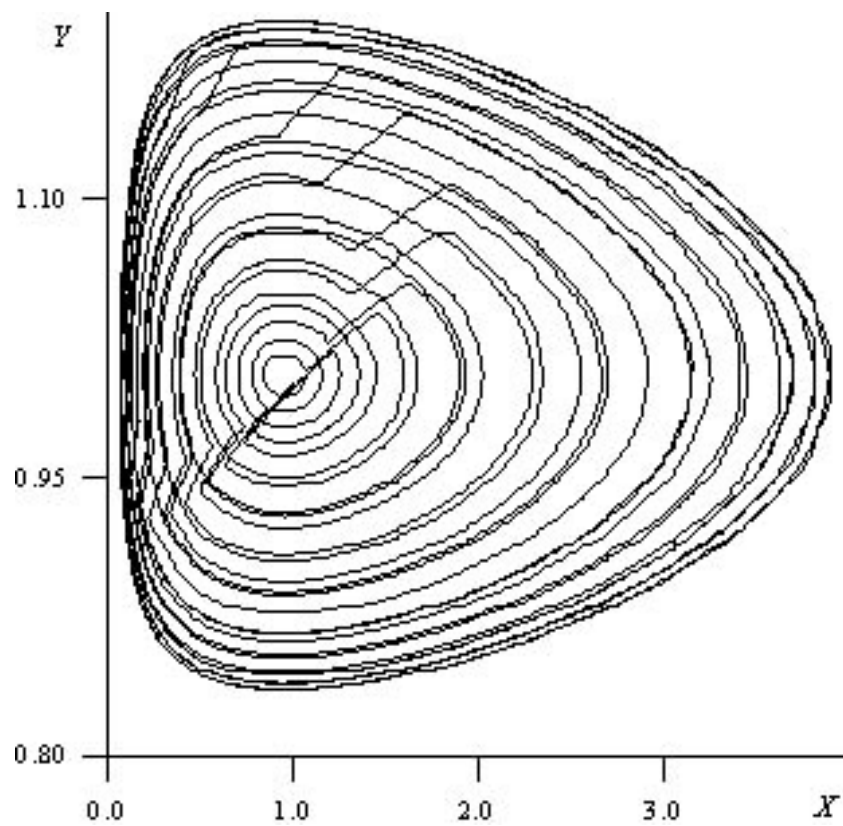


Рис. 3.1, а

модулированные высокочастотными квазихаотическими колебаниями с характерным временем изменения численности популяции 1 год. На графиках хорошо видны участки переключения «лето» – «зима», на фазовом портрете им со-

ответствуют участки прямых линий. В отличие от обычной модели *Лотки – Вольтерра* происходит изменение во времени амплитуд колебаний численности популяций хищника и жертвы. В модели происходит переключение с одного цикла колебаний модели *Лотки–Вольтерра* на другой за счёт «зимних» участков.

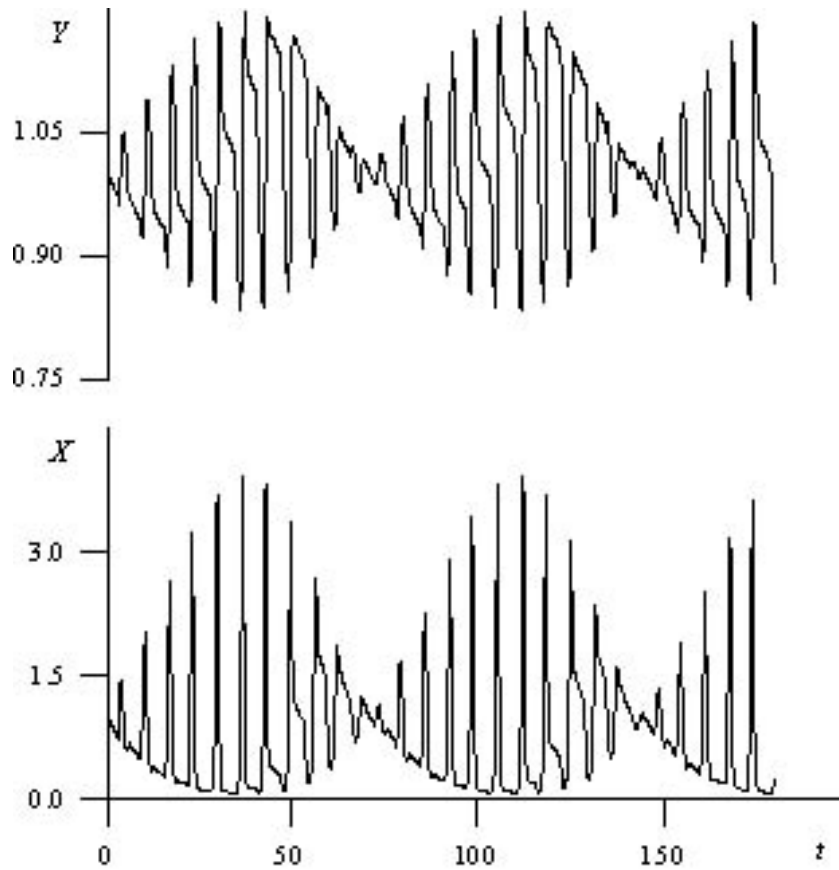


Рис. 3.1, б

На рис. 3.2 показаны результаты расчёта (фазовый портрет системы и развёртка по времени) для случая $s = 2.5$, также учтено самолимитирование, $\varepsilon = 3,25 \cdot 10^{-3}$. В этом случае решение системы (1–2) представляет собой колебания численности популяций с периодом четыре года. Из-за

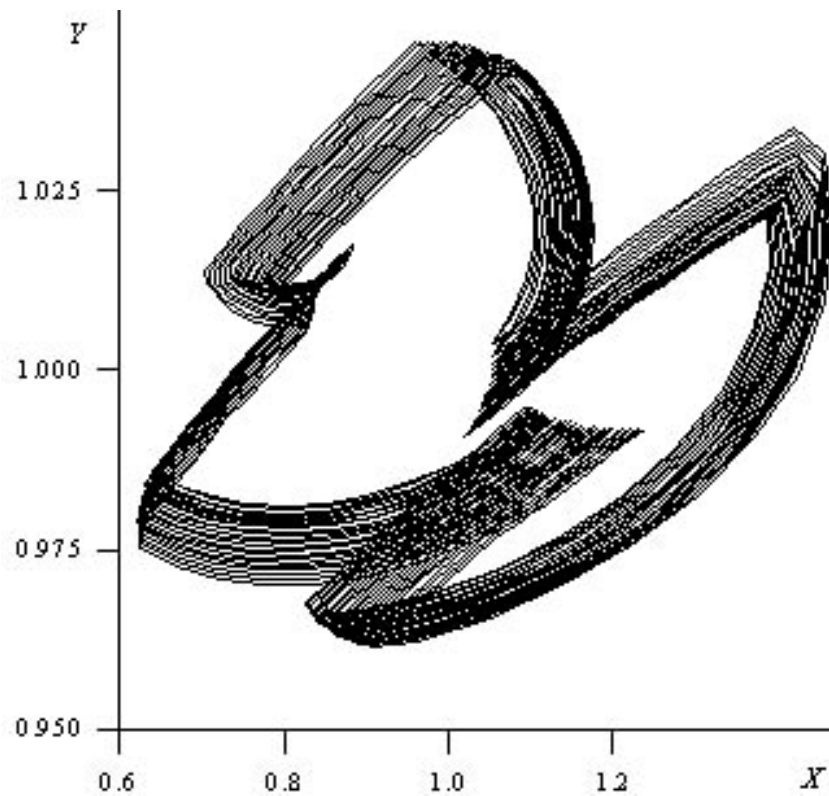


Рис. 3.2, а

самолимитирования численности жертв изображающая точка на фазовой плоскости попадает при каждом проходе не точно на предыдущий виток цикла, а лишь в некоторую его

окрестность. Цикл как бы «стягивается» в сторону равновесной точки, что является следствием самолимитирования.

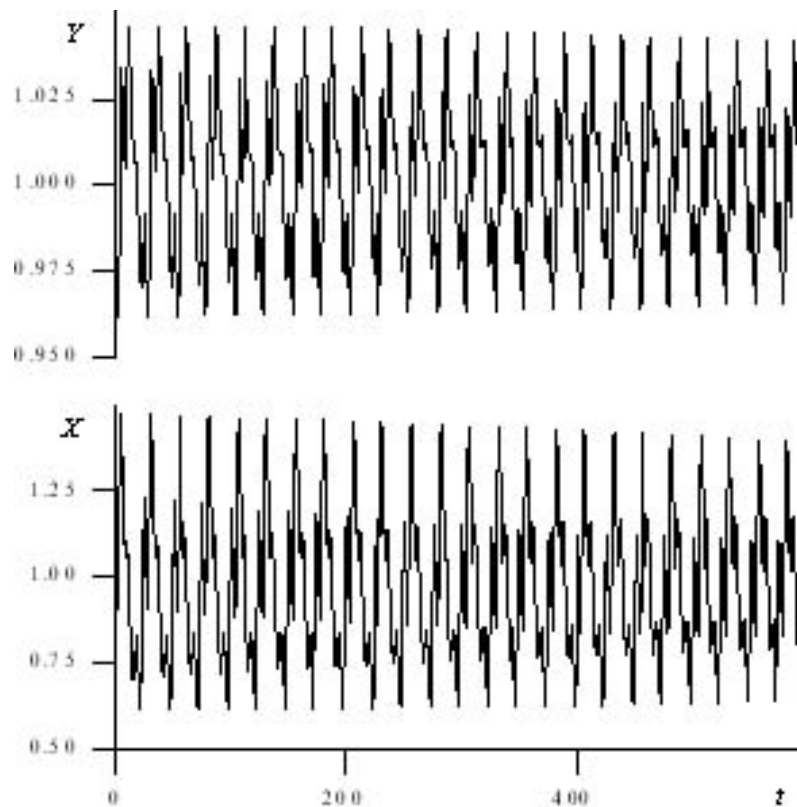


Рис. 3.2, б

На рис. 3.3 показаны результаты расчёта (фазовый портрет системы и развёртка по времени) для случая $s = 1,25$ без учёта самолимитирования. В этом случае решение системы (1–2) представляет собой колебания численности популяций с периодом восемь лет.

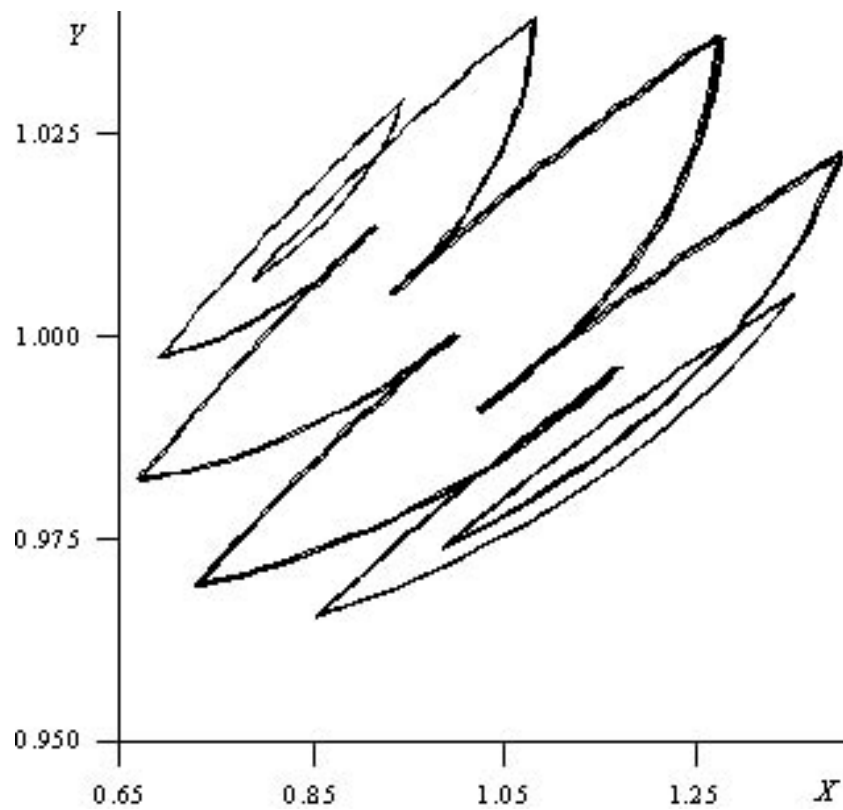


Рис. 3.3, а

Некоторая «размазанность» фазовых кривых может быть связана с двумя причинами. Во-первых, она может быть следствием нелинейности модели — период цикла на самом деле не равен точно восьми годам. Точным это значение периода было бы для упрощённой модели, когда колебания имеют сколь угодно малую амплитуду. Второй причиной может быть некоторое накопление численных ошибок, связанное с недостаточной гладкостью функций в правых частях системы (1–2).

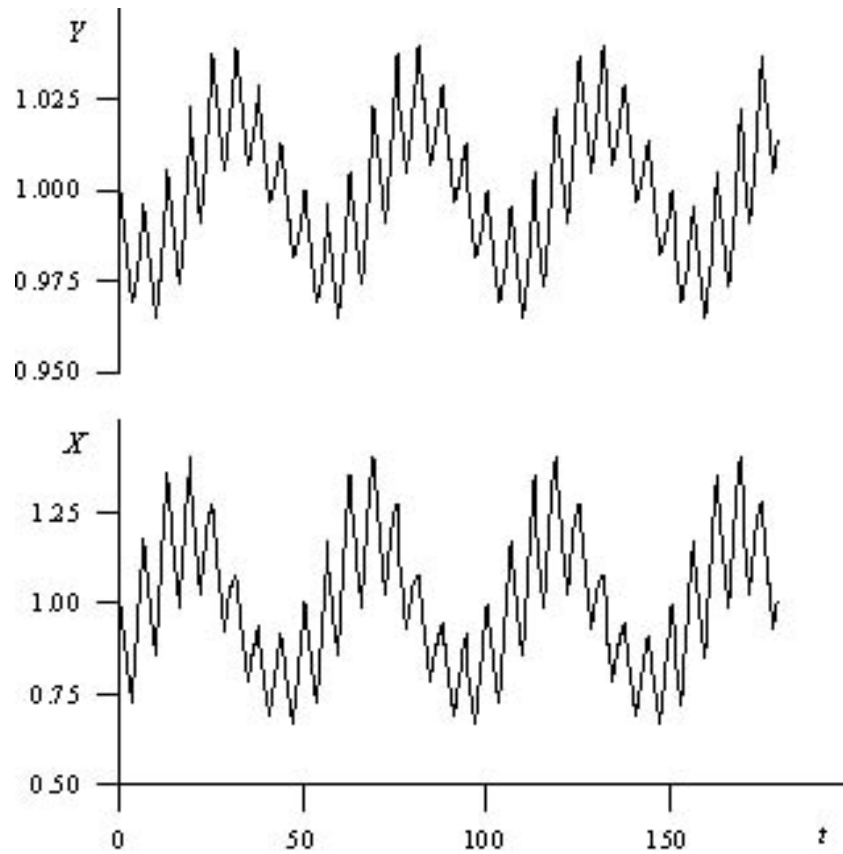


Рис. 3.3, б

На рис. 3.4 показаны результаты расчёта (фазовый портрет системы и развёртка по времени) для случая $s = 0,0625$ без учёта самолимитирования. Особый интерес этот случай представляет вследствие «малости угла поворота за летний период». В этом случае решение системы (1–2) представляет собой суперпозицию трёх колебаний численности популяций. Ведущий с периодом приблизительно 1000 лет, модулированные высокочастотными

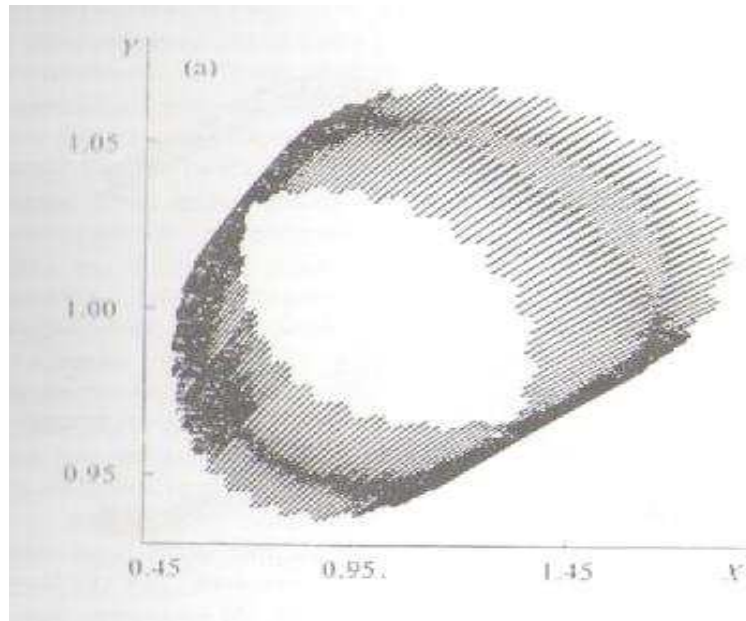


Рис. 3.4, а

квазихаотическими колебаниями с характерным временем изменения численности популяции 1 год, и, кроме того, с периодом в 6 лет.

Обсуждение. Возникновение, первые успехи, последующие разочарования и в то же время популярность, вплоть до наших дней, количественной экологии связаны с моделью Лотки–Вольтерра «хищник–жертва». С одной стороны, эта модель подвергалась критике за её наивность («нереалистичность»), а с другой — её обобщения до сих пор широко используются [3-5, 15-16]. Главный недостаток классической модели Лотки–Вольтерра связан с тем, что основной результат — наличие периодических решений — не имеет места при добавлении в уравнения членов, делающих модель более реалистичной. Но это в рамках

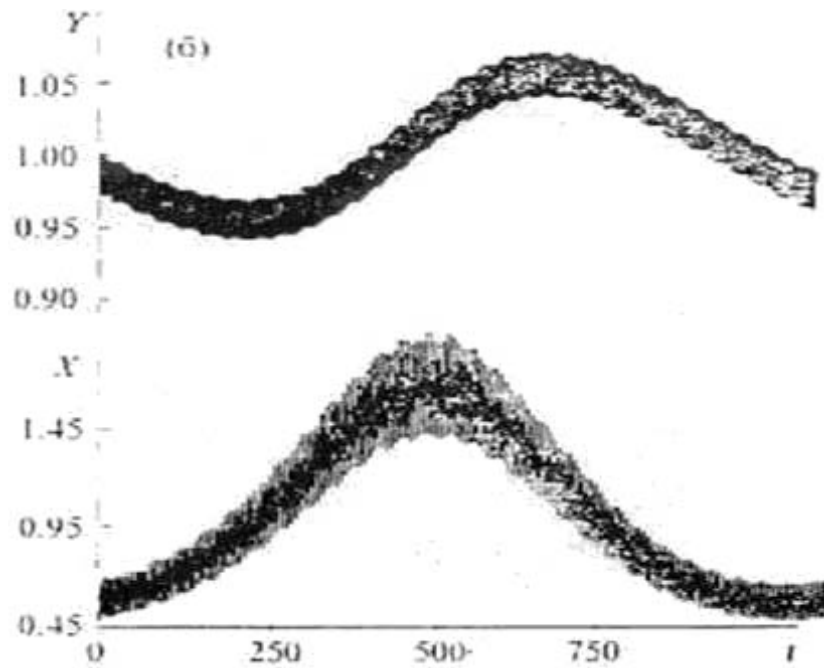


Рис. 3.4, б

автономной модели. Учёт сезонности в модели Лотки–Вольтерра (вывод траекторий из положения равновесия в «зимний» период) делает её негрубой и как бы восстанавливает её фундаментальность. Так введение естественного фактора — самолимитирования — не разрушает периодичности траекторий. Тем самым учёт сезонности в модели «хищник–жертва» делает её вновь привлекательной в качестве модельной основы (первого приближения) для расчёта многолетней динамики численности различных видов. Это позволяет расширить область использования модели Лотки–Вольтерра.

Модели с сезонностью естественным образом возникли при моделировании тундровых популяций и сообществ

[12, 16], естественны они и в экологических моделях другой природы [6, 7]. Впервые модели с «двумя сезонами» вне области возникновения использовались при исследовании пространственно распределённых моделей [27, 28].

ГЛАВА 4. ЧИСЛЕННОЕ РЕШЕНИЕ УРАВНЕНИЙ ТИПА "РЕАКЦИЯ-ДИФФУЗИЯ"

В данной главе рассматривается система уравнений типа "реакция-диффузия", нашедшая широкое применение в области математической экологии при моделировании различных пространственно-распределённых систем [29]. На её основе изучаются автоволновые процессы и диссипативные структуры, возникающие в биологии, медицине, а также во многих областях физической и химической кинетики.

Решаемая система уравнений имеет вид

$$\begin{aligned} U_t &= k_u \cdot U_{xx} + aU - bUV - eU^2, \\ V_t &= k_v \cdot V_{xx} - dV + cUV. \end{aligned} \quad (4.1)$$

Если из всех возможных интерпретаций (4.1) выбрать описание в терминах "хищник-жертва", то U , V – биомассы жертв и хищников, a , d – коэффициенты, описывающие прирост биомассы жертв и смертность хищников, b , c – характеризуют взаимодействие видов, e – коэффициент "самолимитирования" жертв. Величины k_u , k_v определяют подвижность видов, распространение которых осуществляется в данной модели (и в подавляющем большинстве других) по диффузионным законам. Искомые функции зависят от x , t , а коэффициенты постоянны.

Система (4.1) выбрана для численного анализа в качестве базовой по ряду причин. Во-первых, несмотря на то, что модель была подвергнута критике и биологами и математиками, она до сих пор находится в центре внимания количественных экологов. Во-вторых, как показано в [10], возможности для её обобщения ещё далеко не исчерпаны. В-третьих, и это может быть самое важное, для проверки качества предлагаемых численных схем необходимо ис-

пользовать на первоначальном этапе модель с детально проверенными свойствами.

Излагаемые в данном разделе результаты демонстрируют возможности предлагаемого численного метода, а также продолжают и развивают исследования, связанные с изучением влияния фактора сезонности в модели Лотки-Вольтерра [10,16], который моделируется определённой временной зависимостью коэффициентов в реакционной части (4.1). Из всех возможных интерпретаций результатов выбрана экологическая, принятая при объяснении результатов моделирования систем "жертва-хищник", что не ограничивает область приложения полученных результатов к другим многочисленным областям применения системы уравнений "реакция-диффузия".

Обратимся сначала к тестовым расчётам. Они включали проверки "реакционного" и "диффузионного" блоков по отдельности. Первый тестировался путём сравнения с расчётами [10] и на воспроизведении цикла Лотки-Вольтерра. При этом оценивался необходимый шаг dt (при заданном наборе коэффициентов (4.1)). Он выбирался таковым, чтобы максимальные значения функций U , V от цикла к циклу отличались на величину порядка 10^{-5} . Полученное значение dt использовалось при решении полной системы уравнений.

Наибольший интерес представляют оценки точности аппроксимации диффузионных слагаемых. Она проверялась на решении автомодельной задачи о точечном кратковременном выделении массы (тепла). Известно, что при достаточно больших временах решение этой задачи имеет вид

$$U(x,t) = (Q/(4 \cdot 3.14 \cdot t)^{1/2}) \exp(-x^2/4t). \quad (4.2)$$

Предполагалось, что $k_u = 1$, а все остальные коэффициенты в (4.1) равны нулю. Отсчёт времени вёлся от $t = 1$, а $Q = 0.7$. Точность определялась величиной относительного

отклонения численного решения от точного (4.2), обозначаемой далее как ϵ . При числе гармоник $N_k = 2^{10}$, $dt = 0.001$, $|x| < 80$ ко времени $t = 10$ (при $x = 0$) величина $\epsilon = 10^{-9}$. При $x = 28$, где решение уменьшается до значения 10^{-7} , $\epsilon = 10^{-8}$. В этом расчётном варианте предел устойчивости находится вблизи $dt^* = 0.0015$. С уменьшением числа спектральных гармоник вплоть до значения 2^6 эти оценки изменяются незначительно, но при $N_k = 2^5$ происходит резкое ухудшение аппроксимации ($\epsilon = 0.003$). Отметим, что предел устойчивости dt^* увеличивается вчетверо при уменьшении N_k вдвое.

Приведённые выше оценки сохраняют свой порядок и при счёте на большие времена (порядка 600-800), что очень важно для определения точности решения всей системы (4.1). Особенно когда необходимо выявить общую тенденцию поведения решения, состоящего из множества процессов, имеющих малые пространственно-временные масштабы.

Совокупное тестирование системы (4.1) проводилось в процессе расчёта отдельных характерных вариантов обычным изменением схемных параметров N_k , dt , dx .

Положительные результаты тестирования дали основание для проведения ряда расчётов, имеющих самостоятельный прикладной интерес. В данной работе они продолжают исследования [10], где рассматривались реальные экологические задачи в системе "жертва-хищник" с учётом сезонных факторов. Влияние сезонности происходит за счёт выделения двух сезонов – лета и зимы. Если в летний период происходит обычное взаимодействие популяций (4.1), то в зимний период динамики численности популяций изменяются независимо в соответствии с экспоненциальным законом снижения численности. Перемещения по простран-

ву летом и зимой описываются с помощью диффузии, коэффициенты которой не зависят от сезона.

Во всех вариантах, рассматриваемых ниже, в качестве начальных распределений было выбрано

$$U(x, 0) = V(x, 0) = 2a_0/(\exp(b) + \exp(-b))^2, \quad b = 4(a_0/48)^{1/2}x, \quad (4.3)$$

где $U(x, 0)$ и $V(x, 0)$ при значениях менее 10^{-5} полагались равными нулю. Тем самым исключались "псевдоволновые процессы" [29], связанные с формой начальных данных, и подчёркивались "диффузионные" механизмы. Вопросы, связанные с ограничением численности популяций на нижнем уровне в сезонных задачах оказались весьма важными. Это обусловлено тем, что линейная диффузия приводит к бесконечно большой скорости распространения головной части волны и сколь угодно малое число жертв может размножиться в отсутствии хищников весьма быстро по экспоненциальному закону. Механизм "самолимитирования", заложенный в систему (4.1), действует при значительном числе жертв. Поэтому, чтобы приблизить (4.1) к реальной ситуации, необходимо определить нижний предел численности, с которой идёт её размножение.

На рис 4.1 представлен вариант расчёта (4.1) при следующих значениях констант: $k_u = k_v = 1$, $a = 5$, $b = 1$, $e = 0$, $c = 1$, $d = 1$. Сезонность отсутствует, на границах области выполняются условия периодичности. Здесь и далее на фигурах изображена только область $x > 0$. Параметры счёта: $Nk = 2^7$, $dt = 0.002$, $|x| < 20$. В верхней части фигуры изображена $U(x, t)$, в нижней — $V(x, t)$. Первая волна представляет типичную автоволну популяций, распространяющуюся от места её первоначального зарождения в окрестности начала координат.

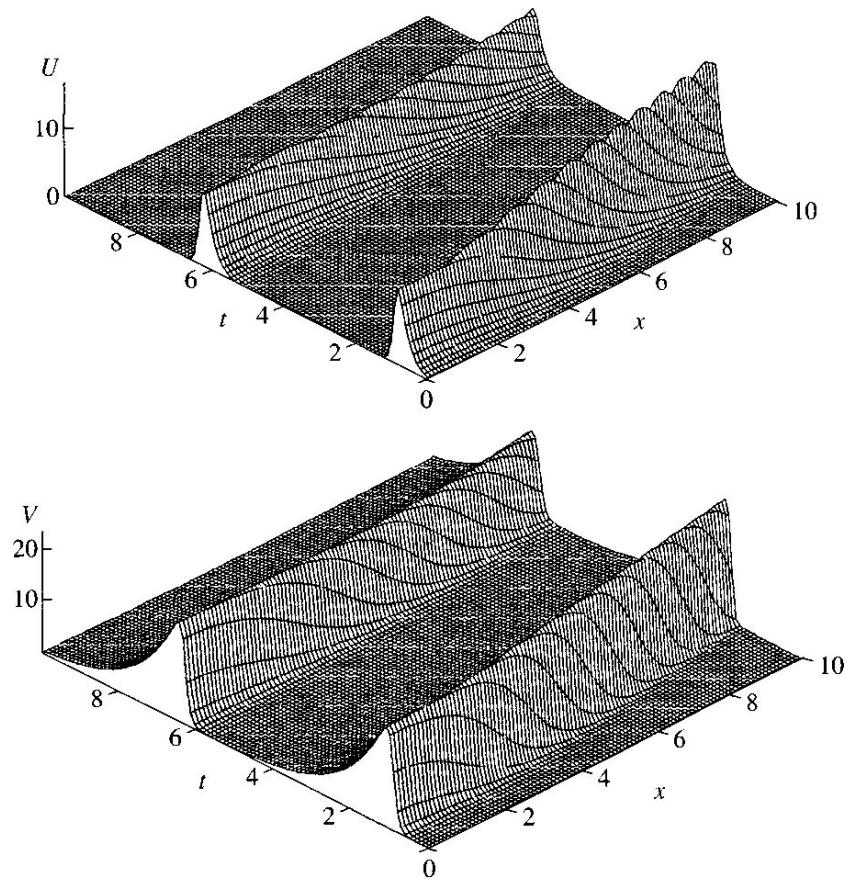


Рис. 4.1

Сечение её в плоскости $t = 2.4$ даёт представление о пространственном распределении популяций внутри такой волны. Узкие пики определяют положение жертв, за ними находится довольно обширная зона, занятая хищниками, ширина которой определяется величиной коэффициента c . Наибольшая скорость размножения хищников приходится на область наибольшей численности жертв.

С течением времени, в соответствии с законами развития реакционной части, возникает вторая волна, которая более выровнена по пространству за счёт остаточных значений популяций после прохождения первой волны. Процесс "выглаживания" приводит к пространственно-однородным распределениям, которые далее будут развиваться в режиме "точечной" реакции. В классической системе Лотки-Вольтерра это незатухающие, синхронные по всему пространству колебания.

В этом варианте установлено, что форма решения не изменяется при уменьшении числа фурье-компонент до 2^5 . Заметные ухудшения, сопровождающиеся появлением дополнительных максимумов на гребнях волн, наступают при $N_k = 2^4$, что согласуется с оценками, обсуждавшимися выше в примерах расчёта одиночного уравнения диффузии.

Рассмотрим основные закономерности, привносимые сезонностью. Положим, что лето и зима имеют равную продолжительность dT . Пусть $dT = 5$, летом все коэффициенты в (4.1), как в предыдущем варианте, за исключением $a = 4$. Зимой $a = -1$, $b = 0$, $e = 0$, $c = 1$, $d = 0$, $k_u = k_v = 1$. Счётные параметры: $N_k = 2^7$, $dt = 0.002$, $|x| < 80$. В соответствии с соображениями, высказанными выше, если $U(x, t)$, $V(x, t)$ меньше $5 \cdot 10^{-4}$, то они полагались равными нулю. Динамика развития популяций изображена на рис 4.2.

В первый летний период в направлении от места начального расположения распространяется автоволна жертв и, с некоторым отставанием от неё, автоволна хищников. Прослеживается процесс формирования автоволн из начальных структур, имеющих большие амплитуды и где "реакционная" и "диффузионная" части обоих уравнений ещё не уравновешены. В зимний период происходит экспоненциальное убывание обеих популяций. К началу следующего лета они остаются в достаточном для размножения

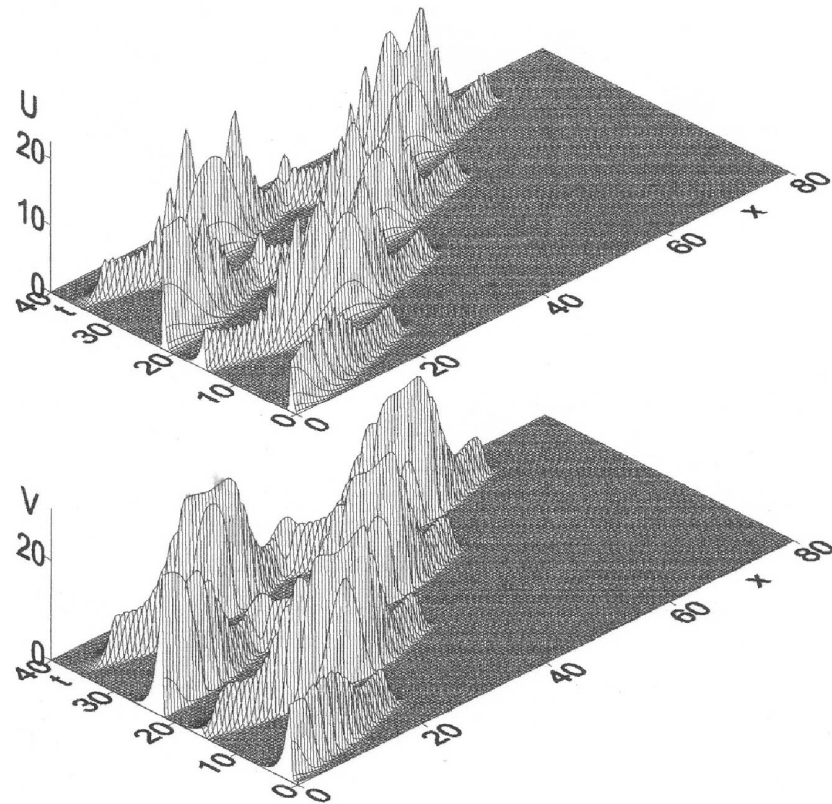


Рис. 4.2

Количество только там, где зимой остановилась предыдущая волна (вблизи $x = 20$).

Далее процесс развивается сходным образом. Возникает последовательность мест зарождения автоволн в летний период. С течением многократной смены сезонов получается регулярная периодическая структура. При уменьшении продолжительности сезонов происходит слияние структур, что приводит к распределениям, подобным изображённым на рис. 4.3.

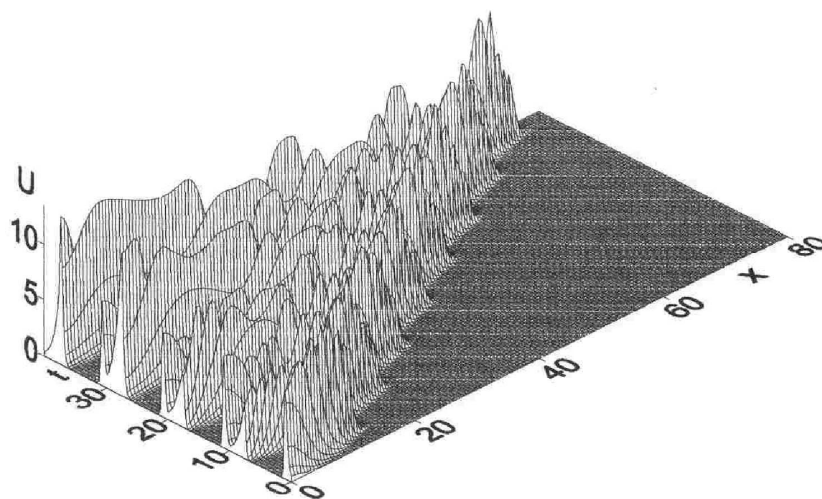


Рис. 4.3

Такое поведение $U(x, t)$ соответствует $dT = 2.5$. Ещё более частая смена сезонов ($dT = 1$) приводит к изменению пространственно-временных характеристик режима распространения жертв и хищников (рис. 4.4). Предсказать, даже качественно, вид решения в исследуемых случаях сложно, поскольку отсутствуют какие-либо законы сохранения и в каждой точке процесс определяется соотношением величин многих слагаемых.

Это подтверждается примером решения (4.1) с продолжительностью сезона $dT = 5$. Все коэффициенты, как в предыдущем случае. Только активирован процесс самолимитирования – $e = 0.5$. На рис 4.5 приведены распределения $U(x, t)$, $V(x, t)$. После затухания начальных распределений вырабатывается чёткий периодический сезонный режим. Головная часть автоволны в каждый летний период приобретает одну и ту же форму и продвигается на одинаковое расстояние. При достижении границы происходит взаимо-

действие двух автоволн, что приводит к полному выравниванию распределений по координате. В следующие сезоны они идентичны частям распределений, изображённым на рис. 4.5 в области $x < 30$, $30 < t < 40$.

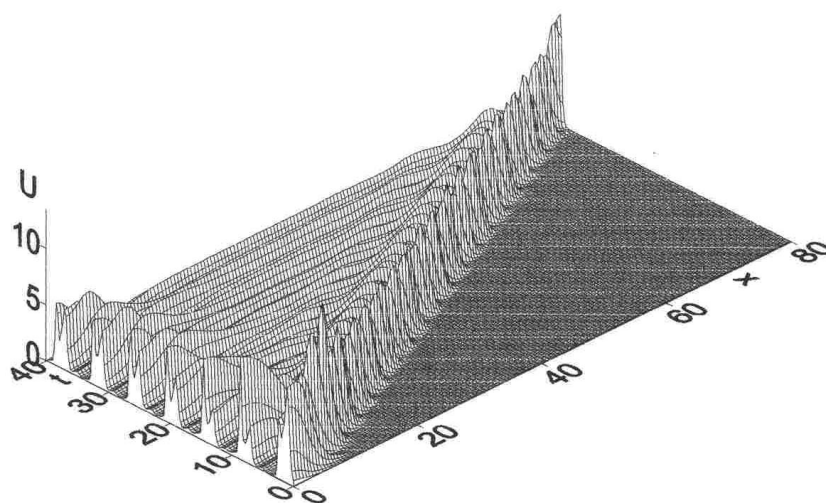


Рис. 4.4

Привлечение численных методов с высокими порядками аппроксимации по всем переменным есть настоящая необходимость не только из-за особой чувствительности системы (4.1) к малейшим изменениям в соотношениях скоростей, происходящих в взаимозависимых процессах. Часто требуется знание о поведении системы не в локальной пространственно-временной области, а во всём пространстве и при больших временах.

Пример такого подхода к решаемым уравнениям продемонстрирован на рис. 4.6, где отражено поведение $V(x, t)$ на протяжении 32 сезонов. Здесь $k_u = 1$, $k_v = 0.1$, $a = 4$, $b = 1$, $e = 0$, $c = 1$, $d = 1$ летом и $k_u = 1$, $k_v = 0.1$, $a = -1$, $b = 0$, $e = 0$, $c = 1$, $d = 0$ зимой. Кроме основного сезонного цикла возни-

кает более продолжительный, с периодом порядка 30 сезонов.

Подведём итоги к анализу численных расчётов. При численном решении уравнений "реакция-диффузия", примеры подобраны так, чтобы продемонстрировать наиболее характерные пространственно-временные распределения, обусловленные влиянием сезонности. Был выделен один базовый вариант (рис. 4.2). Далее поочерёдно варьировались продолжительность сезона, коэффициент самолимитирования и отношение коэффициентов подвижности (диффузии). Значения других параметров при этом были зафиксированы. Выявлены случаи регулярного поведения. Они изображены на рис. 4.2, рис. 4.5. В других примерах распределения весьма сложны. Последний расчёт (рис. 4.6), в котором по координате используется 500 точек, а по времени – $2 \cdot 10^6$, показывает все преимущества используемой схемы высокого порядка при исследовании поведения выбранной экологической системы на большом отрезке времени.

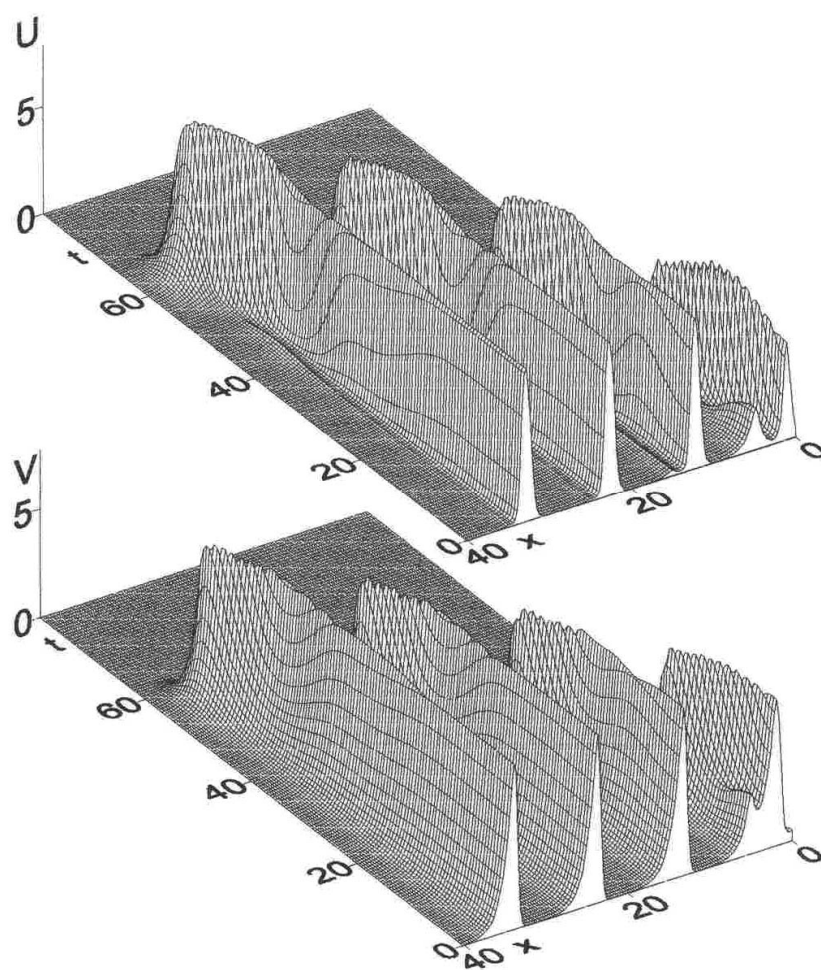


Рис. 4.5

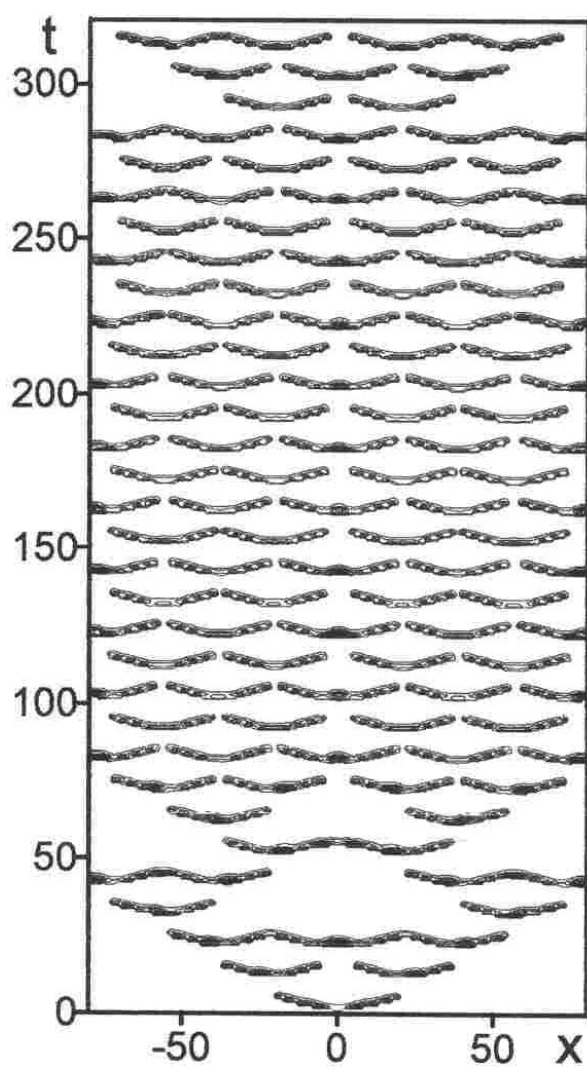


Рис. 4.6

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

*«О ВРЕДЕ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ
В ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ ВООБЩЕ»*

10-16 июня 2001 г. в Петрозаводске состоялась Школа – семинар *«Математические методы в экологии»*. Одним из ярких было пленарное выступление *Э.В. Ивантера*. В начале доклада была отмечена необходимость моделирования. Но в основном выступление было посвящено некорректному использованию биологами методов математической статистики. Вместе с тем, достаточно чётко были поставлены и вопросы о роли и месте междисциплинарных исследований. Доклад был ярким, показал всю мощь представителя биологического направления, вызвал дискуссию. Но отведённые 5-10 минут не позволили «поставить все точки над *i*». В окружении почитателей его талантов, с фразой: «Три минуты для девушки слишком мало», мощный представитель биологии покинул место проведения конференции, оставив подрастерявшихся математиков в недоумении – кто же они такие? Конечно, за пять минут разобраться в поставленных вопросах было непросто. Они заслуживают более спокойного и широкого обсуждения. Вот эти вопросы.

1. О взаимодействии биологов и математиков.
 2. О роли математиков в эколого-биологических исследованиях.
 3. Что может дать математическое моделирование при исследовании конкретных эколого-биологических проблем?
- Один из тезисов доклада – биологи должны заниматься биологией, математики – математикой. А кто такой биолог (математик)? Исследования на стыке дисциплин всегда достаточно напряжённое поле деятельности.

Внедрение точных методов в эколого-биологическую область имело свои особенности, которые оказывают своё влияние и на современное развитие этой области. Возникновение, первые успехи, последующие разочарования и в то же время популярность, вплоть до наших дней, количественной экологии связаны с моделью *Лотки-Вольтерра* «хищник-жертва» [1-2]. Эта модель породила надежды на быстрый перевод экологии в разряд точных наук. До критического анализа она удовлетворяла всех. Биологи надеялись получить те преимущества, которые имела физика от внедрения точных методов – стройную теорию, инструмент для обсуждения и генерации эколого-биологических гипотез, способы сопоставления экспериментальных данных и предсказаний теории, возможности предсказать течение биологических процессов, исходя из выверенных теоретических построений. В свою очередь математики надеялись получить ещё одно поле приложений своих теорий, прежде всего для методов исследования динамических систем. Элемент недоверия между биологами и математиками появился ещё в довоенные годы, в "золотой век" количественной экологии после того, как была раскритикована и биологами (*Северцевым*, в том числе [30]) и математиками (см., например, *Колмогоров* 1972[30]) до сих пор многими горячо любимая модель *Лотки-Вольтерра* «хищник-жертва». В свою очередь недоверие биологов к эффективности методов математического моделирования, нежелание искать компромиссы привело и в среде математиков к тенденциям оценивать модели прежде всего с математической точки зрения, к смещению акцентов в моделировании на общесистемные (чисто теоретические – математические, спекулятивные) проблемы, отводя прикладным аспектам второстепенную роль. Это естественно только усиливает «сепаратизм» биологов, мешает междисциплинарным исследованиям. В предисло-

вии к своей работе "Эволюция атмосферы, биосферы и климата", *В.А. Костицин* (1935, 1984 [31]) пишет: «Я попытаюсь рассмотреть проблему с математической точки зрения...

Логический аппарат и результаты, которые он даёт, представляются не менее ценными чем эмпирические сведения» (с. 8 в [31]). И этот «поствольтерровский раскол» – разделение на биологов и математиков – не преодолен и в настоящее время.

Потеря целостности количественной экологии начала проявляться ещё более ярко после возрождения интереса к внедрению точных методов в экологию, связанного с работами *Дж. Форрестера* [32] и его последователей, с деятельностью Римского клуба. Новые компьютерные технологии создания имитационных моделей, позволяющие снять претензии биологов о слишком упрощённом описании, казалось, должны были устранить все препятствия мешающие диалогу, мешающие приблизить математические модели к реальным объектам.

Но сложность междисциплинарных исследований, неустановившиеся традиции построения и анализа имитационных моделей, методов обоснования исходных уравнений, привели к тому, что математики «новой волны» стали искать привычные объекты исследований. Это с неизбежностью привело к работам докомпьютерного – аналитического направления, к развитию подходов *Лотки*, *Вольтерра*, *Колмогорова*, *Костицина* [1-2, 30-31], к возврату тенденций к приоритету общесистемных (математических) ценностей над биологическими. И как следствие, к некоторому размежеванию (и даже противопоставлению) новых, имитационных моделей, которые успешно используют в своих исследованиях и биологии и аналитических, являющихся обобщениями «старых» моделей, уходящих своими корнями в

докомпьютерный период. К сожалению, в настоящее время наибольший резонанс, наибольшую известность получили достаточно абстрактные математические исследования, в которых ценность математических моделей, качество результатов их исследований оценивается прежде всего с математической, а не прикладной (эколого-биологической) точки зрения. Здесь, вероятно, играет свою роль и заблуждение, что математика является ведущей в понимании процессов различной природы, в том числе и экологической, что влечёт за собой смещение акцента с биофизического анализа явлений на детальное исследование математических свойств моделей. Такое положение дел уводит от анализа конкретных биологических проблем представителей точных наук, мешает биологам принять математические модели, мешает сотрудничеству. И, по-видимому, эта главная причина высказываний: «Биология – для биологов, математика – для математиков (Янки go to home)».

Так кто ж такой математик (биолог)? Математик – тот, кто занимается математическими проблемами, биолог – биологическими. Математическая статистика, в которой докладчик показал свою эрудицию, полноценный раздел биологии. Многие биологические работы (не все конечно) не имели бы никакого научного значения, если в них не использовались бы методы статистики. Не только статистикой единой живы биологи, где они прекрасно обходятся без математиков и могут многим из них ещё «дать сто очков вперёд», хотя в квалифицированной помощи потребность есть. И эту потребность может удовлетворить конечно не «абстрактный математик», а математик глубоко знающий специфику применения методов в данной конкретной области, т.е. фактически ставший биологом, но способным защитить свою позицию и в среде математиков, т.е. знающий их язык (язык формул и т.д.), понятный математикам и способный

изложить проблему вне биологической терминологии. (Как известно, один из основателей математической статистики *Р. Эй. Фишер*, будучи математиком, работал в биологическом учреждении и занимался решением биологических проблем).

Это заикливание на статистике – одна из помех в междисциплинарных исследованиях. Статистика, её подходы, относятся к вспомогательным методам. И естественный отбор и открытия *Пастера* не были основаны (не вытекали) из статистических рассматриваний. (Смог ли бы *Дарвин* сделать своё открытие, если бы его было необходимо обосновывать статистически?).

Главное в биологии, как и в любой науке, сформулировать гипотезы, из которых строятся теории. Нужна прежде всего концепция (модель), которая уже может проверяться статистическими методами на соответствие с экспериментальными данными. Никакая «статистика» не может доказать правильность модели, да и неправильность теории тоже. Указать на соответствие или, наоборот, зародить сомнения в правильности – да, это статистика может. Рассмотрение этих вопросов на физических примерах вынесено в Приложении 1.2.

В разделении на математиков и биологов просвечивается проклятие специализации. Тут, конечно, можно и обвинять биологов, в том, что они не знают или не хотят знать, как применяется математика в смежных разделах биологии (хотя чего обвинять – дело житейское). Как отмечено в работе [33], в такой области как ихтиология математические методы использовались *Ф.И. Барановым* в 1918 г. ещё до *А. Лотки* и *В. Вольтерра*. Да и «мышатники» тоже балуются модельками, но более осторожно, – вдруг узнают и обзовут «математиком» (см., например, [6, 34] и библиографию к этим работам).

Но «главная вина», конечно, лежит на математиках. Первые математические модели экологических систем создавались не во времена *Эйлера*, когда математики не отрывали себя от прикладной области, а в начале двадцатого века, когда уже был создан огромный набор хорошо обоснованных уравнений, и математики не должны были искать (обосновывать) поле своей деятельности. Хотя классики европейской школы количественной экологии и пытались привести определённый набор слов в оправдание своей модели, но фактически не обоснование моделей было целью их работ, а ввод новых классов уравнений, расширение области применения точных методов. Но, тем не менее, линия на связь с другими науками, тенденция «оматемативания» описательных наук никогда не прерывалась.

Особую роль в современном развитии математической биофизики (и не только у нас в стране), междисциплинарных исследований, в привлечении представителей точных наук к решению биологических проблем сыграла научная деятельность Н.В. Тимофеева-Ресовского [35]. Развитие этих междисциплинарных идей продолжалось в работах А.А. Ляпунова, Н.Н. Моисеева, А.М. Молчанова, Ю.М. Свирижева (см. [3-5]). В принципе, математика не мешала биологии. Из известных имён можно назвать И.М. Сеченова, Н.А. Бернштейна, Н.В. Тимофеева-Ресовского ...

В спорах – кто умнее (или важнее) – просвечивает извечный спор между экспериментаторами и теоретиками. В физике – то же самое, взаимное неприятие. Об этом и о взгляде Р. Фейнмана [36] на эту проблему упоминается в Приложении 1.2.

Вместе с тем математика прочно вошла в арсенал биологических исследований. И не только статистика, но и масса других формул и количественных оценок используется. И появилось изрядное количество "биологических мо-

дельеров". Кроме *Т.Т. Гильманова* (который чем-то «особенно понравился» докладчику – *Э.В. Ивантеру*) можно назвать *В.В. Менишуткина*, *Е.А. Криксунова*, которые не без успеха строят собственные имитационные модели. Не без успеха используют количественные методы и, извините за выражение, математические модели и в родной для *Э.В. Ивантера* области исследования популяционных свойств мелких млекопитающих в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН (см. библиографию к упомянутым выше работам *К.В. Маклакова* и *О.Ф. Садыкова* [6, 34]).

Математическое моделирование – это что, раздел биологии? Конечно, в случае, если этим методом проводится исследование биологических вопросов. Но математическое моделирование – на то оно и математическое моделирование, что занимается не чисто биологическими проблемами. А вынужденно занимается, но с удовольствием и без насилия, и математическими проблемами. Фактически лингвистическими – как использовать точные методы в новой области. А зачем это делать? Часто сформированные на математическом языке проблемы из разных областей имеют схожий вид и следовательно и похожие методы решения. (Примеры многочисленны. Те же уравнения *Лотки-Вольтерра* (или достаточно похожие) используются в различных областях знаний.) И получается, что «математический модельер» не только биолог, а ещё и математик. (В среде биологов принято называть математиками тех, кто получил образование в области точных наук и в своих исследованиях биологических объектов использует математическую символику.) Это не совсем точно и в какой-то степени способствует отрыву методов исследований от объекта исследований. Более точно было бы называть исследователей, работающих на стыке биологии и точных наук, исполь-

зующих точные методы в биологии, «математическими биофизиками», или хотя бы прикладными математиками. Но в дальнейшем будем придерживаться принятых традиций и использовать термин «математик» без кавычек.) «*Математический модельер*» ещё и математик, поскольку занимается проблемами описания (моделирования) систем, интересными не только биологам, но и имеющими общесистемное значение. Математическое моделирование – один из способов изучения биологических систем. Нужны специальные усилия по разработке этого инструментария. Большинство участников школы-семинара «*Математические методы в экологии*» (Петрозаводск, 2001) – биологи, т.к. анализируют биологические проблемы. То, что их результаты имеют не только биологическое значение – это не их вина. Другое дело, что люди под предлогом исследования экологических (биологических) проблем решают задачи далёкие от биологии. Но трудно судить (в долгосрочном плане) что полезно, а что нет. Та же модель Лотки-Вольтерра могла казаться абсолютно ненужной. А сейчас к этой модели привыкли, и она стала классической. И в то же время, как это бывает с классическими теориями, стала одним из тормозов в количественной экологии, по крайней мере, у нас в России. Различные обобщения Лотки-Вольтерра самыми «громкоговорящими математиками» стали подаваться как истинно экологические, аналогичные «законам физики». Вместе с тем стало развиваться «машинное (имитационное) моделирование». В силу доступности оно широко стало использоваться биологами. Недоверие к излишне сложным и биологически малообоснованным моделям привело к формированию собственной когорты биологов-модельеров. И, как в статистике, в имитационном моделировании стали обходиться без всяких там математиков, создавая собственные традиции «биологической машинной

математики». А на самом деле не всё в опыте точных наук так уж бесполезно для исследования биологических проблем, даже для тех, кто занимается моделированием с помощью компьютеров.

Возвращаясь снова к центральному вопросу, поставленному в докладе. Что может дать математическое моделирование для решения конкретных эколого-биологических проблем? Тут, возможно, уместно процитировать докладчика: «Даже самая красивая девушка не может дать больше, чем имеет». Чем могут быть полезны математики – биологи, занимающиеся разработкой методов исследования биологических систем на основе опыта точных наук, на основе использования математического языка, компьютеров и т.д.? Чем могут быть полезны математики, для которых ценность проведённых исследований, проверка эффективности разработанных методов состоит в получении биологически значимых результатов? Есть ли практическая польза для биологов от таких занятий? Удаётся ли получить с помощью математического моделирования биологически значимые результаты? На этот вопрос попробуем ответить чуть ниже на примере собственных исследований тундровых популяций и сообществ.

На данном переходном этапе биологи ждут от математиков прежде всего обоснования используемых ими моделей. Особая сложность этого процесса состоит в том, что в переходной период модельные представления, как правило, опережают практику экспериментально-полевых исследований и сопоставление результатов моделирования с экспериментальными (полевыми) данными затруднено и обоснованность (адекватность) модели это, прежде всего, условное соглашение между модельерами (математиками) и экспертами (биологами). В этой ситуации особую роль в обосновании модели играет междисциплинарный диалог. Необходи-

димо наладить традиции применения точных методов в ситуациях, когда каждый новый шаг приводит к пересмотру исходных моделей. При таких обстоятельствах наиболее эффективны комплексные исследования, включающие в себя «полный набор операций» по созданию и анализу математических моделей, исследования, включающие в себя процедуру многократного пересмотра как самих уравнений, так и исходных предпосылок, пересмотра в постоянном диалоге с представителями из конкретной области (биологами).

Развитие имитационных технологий, реализация на их основе процедуры обоснования уравнений, позволили, в процессе рассмотрения проблемы колебаний численности тундровых животных, показать эффективность методики комплексных исследований.

При моделировании тундровых популяций и сообществ проведено построение и анализ набора взаимосвязанных моделей. (Детальное описание моделей, информационной базы к ним приведено в работах [12-16]. Модель популяции леммингов изложена в публикации: [13].) При этом значительное внимание уделено проблеме обоснования уравнений. Проанализирована вся последовательность операций: от анализа исходной биологической информации, построения детальной базовой (имитационной) модели до обоснования и построения набора взаимодополняющих моделей (в том числе упрощённых (аналитических) моделей) и формирования на основе его анализа гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления. Показано, как осуществляется построение модели при неполном наборе данных, за счёт привлечения общемодельных соображений, данных по близкородственным видам. Выполнен полный набор операций создания моделей: от выбора проблемы, обоснования моделируемого объекта, выбора «тестирующего явления» и

структуры математической модели до проведения с полученными моделями вычислительных экспериментов и обоснования упрощённых моделей. Обоснование упрощённых (аналитических) моделей осуществлялось посредством совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов, на основании редукции базовых имитационных моделей. Полученное замкнутое, целостное описание позволило в результате моделирования выделить ведущие параметры, сформулировать гипотезы о степени их влияния на динамику колебаний численности рассматриваемых популяций.

В методологическом плане цель проведённых исследований – показать, что эффективность использования физико-математических методов при решении конкретных эколого-биологических проблем, может быть повышена не столько за счёт более полного учёта многообразия эколого-биологических факторов, переработки большего числа биологических фактов и теорий, сколько за счёт усилий, направленных на поиск оптимальной стратегии моделирования. Такая стратегия не сводится исключительно к поиску наилучшего способа формализованного анализа, наиболее эффективных подходов к построению и анализу математических моделей, к поиску наилучшего использования методов, наработанных в области точных наук, как в аналитической, так и в вычислительной (имитационной) сфере. Она прежде всего направлена на создание оптимальных условий для диалога, для возможности подключения опыта, интуиции (как биологов, так и математиков) на возможно большем числе этапов моделирования.

Основа набора – имитационная модель «растительность – лемминги – песцы», созданная в результате компромисса между экологическим и математическими требованиями. Она основана на учёте сезонных изменений тро-

фических взаимодействий внутри сообщества и построена с помощью экспертно оценённых зависимостей. Степень изученности, многообразие предположений о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных, позволяли широко варьировать постулатами, положенными в основу моделей. Было создано достаточно много вариантов модели, использующих те или иные зависимости, те или иные гипотезы о свойствах изучаемых объектов. Модификации моделей состояли в изменении констант, функций или в выборе нового набора функциональных зависимостей.

В результате вычислительных экспериментов были получены характерные для тундры трёх-, четырёхлетние циклы колебаний численности леммингов и песцов.

Анализ результатов вычислительных экспериментов с исходной моделью показал ведущую роль популяции леммингов в формировании колебаний численности животных тундрового сообщества. Для изучения популяции леммингов, определяющих характер колебаний численности животных тундрового сообщества, создана модель этой популяции с учётом возрастной структуры. Она использована для изучения поведения популяций двух видов леммингов Западного Таймыра: сибирского и копытного. Обоснование модели состояло из двух этапов: первый включал в себя выбор структуры модели из общебиологических соображений, фактически – на различных балансовых соотношениях, второй состоял в обосновании количественных оценок параметров, их связи с экспериментальными данными, представлениями биологов.

Если при моделировании тундрового сообщества описывался некий обобщённый регион, то при построении модели популяции леммингов был выбран конкретный участок тундры, в районе п. Тарей Западного Таймыра. Модель

настраивалась под конкретные данные *В.А. Орлова*, в тесном с ним взаимодействии. В случае недостаточности данных использовались экспертные оценки с привлечением данных по близкородственным видам.

В вычислительных экспериментах с моделью воспроизведены, для обоих видов, характерные для Западного Таймыра трёхлетние колебания численности. Получены различия во внутригодовой динамике численности двух видов, обусловленные особенностями зависимости их демографических параметров (скорости полового созревания и участия самок в размножении) – от плотности.

В результате проведённых исследований удалось построить набор взаимосвязанных моделей. Основа набора – подробные имитационные модели, построенные во взаимодействии с биологами. Эти модели позволяют учитывать изменения биологических характеристик, экосистемных показателей, проигрывать различные сценарии возможных изменений внешней среды, но главное устраняют типичные претензии к математическим моделям о недостаточной обоснованности используемых предположений.

Дополняют этот набор упрощённые модели. Их обоснование проведено на основании редукции базовых имитационных моделей: тундрового сообщества и популяции леммингов, посредством совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов.

Наличие в наборе упрощённых (аналитических) моделей в виде функций последования, позволяющих проводить параметрические исследования, качественно изменило технологию и возможности моделирования. Параметрические исследования дали возможность найти области параметров, обеспечивающие динамические режимы, близкие к наблюдаемым в природе; позволили выделить главные показате-

ли, их определяющие; сформулировать критерии совместимости исходных (базовых) моделей с зарегистрированными временными рядами динамики численности. Это дало возможность оценивать допустимость тех или иных предположений в исходной имитационной модели. Наличие таких критериев позволило устранить требования к необходимости нелинейности во взаимодействии видов, в «жесткой» внутривидовой регуляции и показало возможность возникновения периодичности за счёт особенностей сезонного поведения модели.

Упрощённые модели получены в виде функций последования, описывающих: 1) численности леммингов в конце сезона размножения от численности перезимовавших; 2) численности в начале сезона размножения (численности перезимовавших) от численности в конце предыдущего сезона размножения. Кроме того, упрощённые модели были получены также в виде функций последования другого типа – связывающих численности леммингов в двух соседних годах.

Анализ функций последнего типа создал возможность выделения трёх главных показателей, которые формируют динамические режимы колебаний численности леммингов: 1) скорости прироста биомассы в благоприятный год; 2) максимальной численности; 3) выживаемости в наиболее неблагоприятных условиях (или двух безразмерных – относительной скорости прироста популяции и доли гарантированно выживших зверьков). Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности во всех фазах развития, когда нет "давления среды"; второй характеризует экосистему в целом и выступает в основном показателем коэволюции леммингов и кормовой базы; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локаль-

ными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки.

Использование функций последования другого типа, описывающих сезонные зависимости, позволило выдвинуть гипотезы о моментах, наиболее чувствительных к воздействиям внешних факторов (зима после пика численности и период размножения в фазе нарастания численностей), показать, что у двух типов леммингов в период роста имеется зависимость одного типа (типа *Ферхюльста* – логистическая кривая), а зимняя выживаемость существенно зависит от региона.

Полученные функции последования представляют собой интегральные характеристики, и в формализованном виде отражающие тот факт, что для возникновения существующих в природе колебаний численности важен не какой-то отдельно взятый параметр или фактор, а влияние их комплекса со всеми сложностями их взаимодействия (например, репродукция может компенсировать смертность, и т.п.).

Ну вот, потрачено около 20 человеко-лет на создание набора моделей. А что получено, зачем проводилась эта деятельность? Первой решалась задача: можно ли воспроизвести колебания численности животных с помощью модели, описывающей трофические взаимодействия? Это была своего рода проверка основной гипотезы Лотки – Вольтерра о возможности описания колебаний численностей животных с помощью модели, учитывающей трофические взаимодействия. После решения первой задачи – воспроизведения соответствующих колебаний численности животных в рамках модели тундрового сообщества «растительность– лемминги – песцы» – появилась следующая гипотеза: а нельзя ли эти колебания получить за счёт внутриспопуляционных механизмов. Тем более, что и результаты вы-

числительных экспериментов и данные биологов показывали ведущий характер популяции леммингов в формировании колебаний численности тундровых животных. Поставленная задача была реализована. Была построена и проанализирована модель популяции леммингов с учётом возрастной структуры. Кроме того, и сама модель, для описания внутривидовых взаимодействий с учётом возрастной структуры, является пожалуй более надёжной (в биофизическом, математическом смысле), чем модель трофических взаимодействий. Там баланс прироста биомассы и её отмирание, а здесь «трансформация» возрастных групп во времени, с неизбежным отмиранием части особей. На этой более компактной модели удалось воспроизвести колебания численности близкие к реальным, т.е. как бы заузилось «пространство вариаций» (если допустима аналогия с методом главных компонент: выделение небольшого числа существенных переменных), в модели «меньшей размерности» удалось получить тот же эффект – тот же вид динамики численности. Но далее – больше. Всё-таки модель с возрастной структурой – достаточно громоздкий (в математическом смысле) объект: здесь нет таких общих результатов, как в модели Лотки – Вольтерра и её обобщениях. В математическом смысле эта модель более сложная и результаты получают в специальных случаях, при дополнительных, порой весьма искусственных предположениях. (Под получением математических результатов в количественной экологии обычно понимают параметрические исследования, когда удаётся проследить связь параметров объекта с характеристиками изучаемого процесса, например связь популяционных параметров со средним периодом, как это имело место в модели Лотки – Вольтера.) В данном случае модель описывала шесть возрастных групп, рассматривались три сезона. Но специфика биологического объекта (в конце зимы

все животные формируют единую когорту – перезимовавших) привела к тому, что суммарная численность довольно устойчиво воспроизводила колебания численностей, близкие к реальным колебаниям численности. Тем самым получилось ещё большее сужение «пространства возможностей». Ранее был произведён переход от более интегрального объекта к менее обобщённому (от сообщества к популяции), но при этом было произведено более детальное описание и от трёх переменных произошёл переход к шести. Но после определения того, что динамика численностей может быть описана через одну переменную, «пространство возможностей» стало предельно зауженным. Но не слишком ли сильно? Вообще говоря, сильно. Но с одной стороны, это был результат аппроксимации вычислительных экспериментов (как бы слепок с реальности; то, что это результаты вычислительного, а не реального эксперимента «опускаем для ясности»). А с другой, имеется (био)физическое объяснение – стирание граней между возрастными группами после периода перезимовки.

Вот это максимальное сжатие пространства возможностей и служило главным аргументом в правильности модели, точнее того, что удалось «зацепить» главный механизм формирования колебаний численностей.

Понимание этого главного механизма позволило провести ещё один этап обоснования упрощённых уравнений. Первоначально они были получены как удачная аппроксимация исходных имитационных моделей. Понимание механизмов взаимосвязи эколого-биологической информации и свойств модели позволило, на основании совместного анализа этой информации и результатов вычислительных экспериментов, сформулировать и решить «обратную имитационную задачу» – выбрать такие постулаты исходной имитационной модели, которые позволили бы получить, на ос-

нове исходной модели (точно, а не приближённо), указанные выше функции последования. Это удалось осуществить благодаря тому, что анализ вычислительных экспериментов показал, что в каждом конкретном временном интервале – в рассматриваемом конкретном сезоне, в конкретной фазе изменения численностей (для леммингов – это были фазы депрессии, нарастания и пика численностей), используемые (экспертно оценённые) функциональные зависимости изменяются либо мало, либо близки к линейным.

Перейдём к основному вопросу – существуют ли критерии проверки «правильности» модели? Какие они? Сопоставление с данными полевых исследований? А где их взять? Получилось довольно приличное совпадение данных, полученных в результате модельных расчётов и зарегистрированной на о. Врангеля динамики численности леммингов [18]. Что это доказательство? Нет. На семинарах, на которых излагались результаты исследований моделей тундровых популяций и сообществ, и в среде биологов, и физико-математической среде, неизбежно возникал вопрос – а где сопоставление результатов моделирования с данными по песцам и растительности? Ну как объяснить, что это на модели легко записать ещё один трофический уровень. Одно дело – математические модели, и другое – регистрация полевых данных в условиях Крайнего Севера. Сбор многолетних данных в форме временных рядов динамики численности леммингов – это уже научный подвиг. О синхронной регистрации динамики биомасс различных трофических уровней можно только мечтать. К сожалению (а может, и к счастью) модельные исследования опережают экспериментальные. Хотя, наверное, это вполне естественно для новой области моделирования.)

Близость регистрируемых и вычисленных рядов показывает, что на модели могут быть получены динамические

режимы, близкие к реальным. Это уже не плохо. А в принципе нахождение на многокилометровой «распечатке» (т.е. среди результатов вычислительных экспериментов, зарегистрированных в виде цифр и графиков на бумажном носителе) подходящего участка длиной менее метра не может служить доказательством правильности модели. Более убедительными были результаты по нахождению области параметров модели, при которых достаточно стабильно воспроизводятся колебания численностей с чередованием максимумов через 3-4 года. Основная уверенность в правильности подхода возникла, когда удалось понять и сформулировать основной механизм формирования колебаний, выделить два ведущих (безразмерных) показателя – относительную скорость прироста популяции в благоприятный год и «гарантированную» долю выживших зверьков после пика численности. Что это истина в последней инстанции? Нет, конечно. Правильность нельзя гарантировать. Но очень правдоподобно и главное чётко сформулировано. Теперь есть, что опровергать. Нужно только сформулировать новую конструктивную (количественную) гипотезу. Теперь есть количественная (количественная!) гипотеза, которую можно проверять.

Возвращаясь к дискуссии. Как-то в прошлом тысячелетии в Пущино, на конференции по биофизике развернулась дискуссия о взаимодействии биологов и представителей точных наук. Много было высказываний. Вот некоторые, запомнившиеся. Молодой физик излагал точку зрения – что биология остановится в развитии без подходов точных наук, что биологи не могут разобраться в результатах своих исследований... Потом выступал солидный биолог (*Л.П. Каюшин*) и сказал: «Я понял, в чём тут недоразумение. Сравнивают плохого биолога с хорошим физиком».

Итак, не суть дела, какое образование получил данный научный работник. Главное, чтобы работа была на хорошем уровне (честно выполнена), чтобы в ней решались биологические вопросы, а не просто в биологических терминах проводились иллюстрации новомодных математических теорий (такие примеры, конечно, имеются в избытке, впрочем, в каком-то смысле и такие исследования то же полезны). Конечно, необходимо разбираться в терминологии (языке) прикладной области, но это требование обычное и биология тут не исключение. А примеры неудачного использования точных методов, как правильно отметил докладчик (Э.В. Ивантер) – свидетельство незрелости, свидетельство неустановившихся традиций применения точных методов в эколого-биологической области.

Проблема диалога, взаимодействия экспертов (биологов) и математиков, одна из животрепещущих в прикладной математике. Успешное развитие количественных методов невозможно без скоординированных действий биологов, биофизиков и математиков. И игнорирование широкого спектра физико-математических методов биологами, и использование математиками экологии в качестве полигона последних достижений математики и системного анализа, не способствует ни отбору наиболее эффективных количественных методов описания экологических объектов, ни их развитию и адаптации к специфике экологических задач.

В переходной период необходимы различные подходы. *«Математические методы исследования ещё только-только начали применять в экономике и экологии, здесь ещё ничего не устоялось, и пока нет никаких веских оснований предпочитать одни исследования в ущерб другим»* [37, с. 258]. Потребность современного этапа развития количественной экологии – восстановление её целостного развития, гармоничного сосуществования и взаимного обогащения.

ния различных методов исследования. Необходимо «...найти золотую середину между степенью реалистичности модели и возможностями её исследования накопленным арсеналом математических методов» [29, с. 366].

В период наработки традиций применения точных методов, поиска и пересмотра уравнений особенно важны согласованность действий биологов, биофизиков и математиков, устранение внутренних противоречий в применении физико-математических методов. Отсутствие представления о количественной экологии как о едином направлении со своими объектами и методами исследований – основной фактор, мешающий её развитию.

Для её развития необходимы, прежде всего, два момента: формулирование единой программы её развития и подготовка специалистов по количественной экологии. Это позволит создать хорошие условия для формирования базы количественной экологии – единого формализованного языка описания экологических явлений, понятного и удобного представителям как биологических, так и физико-математических дисциплин. Необходимо наладить традиции применения точных методов в ситуациях, когда каждый новый шаг приводит к пересмотру исходных моделей.

Для этого нужны специалисты новой формации. Они должны обладать комплексом знаний из смежных дисциплин. Совмещать знания математического аппарата и физических подходов к описанию сложных явлений с умением ориентироваться в биологической литературе и материале. Быть способными провести биофизический анализ рассматриваемого экологического явления, выделить ведущие механизмы, создать формализованное описание, отобрать необходимую информацию в соответствии с методиками лабораторных и полевых исследований, построить и проанализировать математическую модель, представить результа-

ты исследований в терминах и теоретических представлениях биологов.

Как выразился в своём докладе Э.В. Ивантер: «Лучше, чем дать морковь, научить её выращивать». Альтернатив нет, биологам придётся осваивать точные методы. А пока идёт естественный процесс роста, увлечение имитационными моделями и вроде бы игнорирование достижений в количественном анализе биологических систем, полученных представителями точных наук, под предлогом, что математики плохо знают специфику эколого-биологической области. Это вынужденная (защитная) манера поведения биологов – нежелания разбираться в трудно понимаемых работах “математиков”. Такие тенденции будут продолжаться до тех пор, пока количественные (точные, математические, физико-математические, биофизические) методы исследований не получат доверие авторитетной группы биологов (экологов). Пока не придёт понимание в биологической среде, что уже настало время включать в стандартный образовательный процесс биологов достаточно полный цикл дисциплин физико-математического профиля, и самим подключаться в полном объёме к процессу построения и анализа математических моделей.

Математика – это прежде всего язык. Эти языковые проблемы и служат, наверное, главным препятствием к взаимному пониманию.

Альтернатив, пожалуй, нет. Как физики вытеснили математиков (чистых) из своей области, так это предстоит сделать и биологам, что и будет означать, что эта область стала точной. И уже математики будут ходить за консультациям по математическим вопросам к биологам. Нужно формировать собственную когорту биологов, в совершенстве владеющих современным математическим языком. Это понимание есть в определённых кругах, но пока ещё не

привело к формированию новой формации биологов, владеющих не только компьютером, но и современным арсеналом исследования сложных систем, разработанным в науках физико-математического направления.

Возвращаясь к началу, к тезису о вреде математического моделирования вообще. Вред, несомненно, огромный – отвлекают людей от насущных задач, а польза сомнительная. Но не так всё безнадежно и с этими, так называемыми математиками. Вот взять, например, *А.Г. Боголюбова*. Он берёт лестницу и по-честному считает, сколько иголок (или листьев) на дереве [38], и только когда уж совсем приходит в особое состояние, начинает сочинять всякие там математические спекуляции [39].

Как уменьшить вред от математических исследований? Вот собрать бы все средства, отпущенные на содержание этих дармоедов, и решить настоящую биологическую задачу. Например, пересчитать всех леммингов под снегом. Но как? Нейтронную бомбу – негуманно. Поставить на всех метки. Так они размножаются под снегом. Так запретить.

И всё-таки не запретишь людям мечтать. Последний вопрос после доклада, к уважаемому *Э.В. Ивантеру* был следующего содержания: «Я медик. Объясните почему в уравнениях Лотки-Вольтерра нет члена, учитывающего взаимопомощь». В одном вопросе представительница прекрасного пола отразила поиски гармонии и в реальной жизни и в моделировании – сложности в профессиональной деятельности, в социальной сфере, но оставьте надежду, что где-то в недоступной стране «математике» есть гармония. Но почему вопрос был задан *Э.В. Ивантеру*? Может быть, он, на самом деле, переодетый математик?

На этом и закончим это околонучное сообщение.

P.S. Своё яркое выступление *Э.В. Ивантер* закончил цитатой из книги *Р. Беллмана* «Проблемы регулирования с

адаптацией» (1964) [40] о последствиях необоснованного использования статистики (даже статистики, а что уж говорить о вреде математического моделирования). В подражание уважаемому докладчику своё сообщение хотелось закончить тоже цитатой, но из А.Н. Островского.

Крутицкий. ... «Трактат о вреде реформ вообще». «Вообще»-то не лишнее ли?

Глумов. Это главная мысль вашего превосходительства, что все реформы вообще вредны.»

P.S.2. После доклада была попытка задать несколько вопросов в одном. Э.В. Ивантер как опытный полемист ушёл от ответа. Хотелось бы задать их в более спокойной обстановке представителям биологии (и уважаемому Э.В. Ивантеру в том числе).

1. Что Вы понимаете под математическим моделированием?

2. Какие есть примеры математических моделей последних лет, которые эффективно помогли в анализе конкретных эколого-биологических явлений?

3. Каким критериям должна отвечать математическая модель, чтобы она могла быть эффективной при анализе вопросов как теоретической, так и экспериментально-полевой биологии?

Приложение 1.1. *Особенности применения вычислительных технологий при моделировании эколого-биологических объектов.*

Специфика современного этапа моделирования – активное использование ЭВМ. Имитационное моделирование – это компьютерная технология, которая позволяет создавать модели в результате конструктивного диалога между модельером – специалистом по имитационному моделированию, и экспертами, специалистами в изучаемой области

знаний, позволяет "с ходу", опираясь на знания экспертов, приступать к моделированию.

Для обоснования уравнений нет формализованных процедур. Разрешение вопроса об удовлетворительности данного способа формализованного описания, данной модели всегда компромисс между математическими и эколого-биологическими требованиями. Поиск оптимальной стратегии моделирования не может ограничиваться, исключительно, поиском наилучшего способа формализованного анализа, а должен быть направлен также и на создание оптимальных условий для диалога математиков и биологов, для возможности подключения интуиции не только математической, но и «нематематической» (экологической, биофизической) на различных этапах моделирования, при модификации модели. Ключевой момент – доверие специалистов из прикладной области (биологов) к предлагаемым моделям.

Заключение об адекватности модели – это всегда условное соглашение между специалистами и модельерами. Выбор структуры модели – всегда компромисс между требованиями "экологичности" (непротиворечивости доступным экологическим данным) и "минимальности" (ограниченности размеров модели). Важным аспектом модели является её доступность для понимания неспециалистами по моделированию (принцип "*наглядности*") и возможность её развития, уточнения (принцип "*развиваемости*").

Диалог необходим не только биологам, не менее нужен он и математикам. Углублённое знание экологического объекта – необходимое условие для создания набора взаимосвязанных моделей, включения в него упрощённых моделей. Для их обоснования нет формализованных процедур. Основу составляет интуитивный поиск с привлечением не только математической, но и "нематематической (экологи-

ческой, биофизической)” интуиции, основанной на сочетании опыта анализа сложных математических моделей и знаний эколого-биологических свойств изучаемого объекта.

Потенциал имитационного моделирования в принципе не исчерпаем. Оно позволяет не просто повысить эффективность моделирования, а сделать его мощным инструментом при генерации гипотез о механизмах рассматриваемого явления. Позволяет максимально приблизить процедуру моделирования к экспертам-биологам, сделать их активными участниками на возможно большем числе его этапов: от генерации исходных предположений модели, обсуждений возможности (неизбежных) упрощений, до анализа свойств модели и обсуждений результатов вычислительных экспериментов.

Первые этапы моделирования всегда учебные. (Свою модель Дж. Форрестер [32] считал учебной, а не исследовательской.) В процессе моделирования модельер изучает систему и по достижению определённой “стадии зрелости” становится способным критически относиться к заложенной в модель системе знаковых представлений. Необходимое условие построения удовлетворительной модели: реализация условия – модельер берёт на себя роль эксперта, т.е. ощущает себя “единым архитектором” набора вычислительных имитационных моделей, описывающих данное явление. Он должен отвечать за конечный продукт и обеспечить принцип “развиваемости”, модифицируемости модели. Из потребности диалога вытекает ещё одно требование – принцип “наглядности”: доступности (прозрачности) исходных предпосылок и результатов моделирования для лиц, далёких от компьютерных технологий.

Отсутствие целостности в применении точных методов, отсутствие объединяющей различные методы идеи, игнорирование проблемы обоснования уравнений, нежелание

(или неумение) находить связи между аналитическими и имитационными (вычислительными) подходами – всё это подрывает доверие биологов к математическим моделям, построенным представителями точных наук.

Наличие ЭВМ в принципе позволяет построить модель очень большой размерности, учесть все желаемые факторы и тем самым снять типичные замечания биологов об излишне грубом описании. Но увеличение размерности не гарантирует адекватности: можно "забыть" какой-то важный показатель, не снимается необходимость в упрощениях. Они неизбежно возникают уже в процессе формализации. Так, выбор класса уравнений (например, дифференциальных) – уже само по себе очень серьёзное предположение и упрощение. В то же время увеличение размерности модели вступает в противоречие с возможностью анализировать её свойства, приводит к усложнению процесса моделирования. Существует, если так можно выразиться, аналог соотношения неопределённости (см. [41]). Его можно сформулировать следующим образом: чем более детально учитываются в модели свойства изучаемого объекта, тем более непредсказуема динамика её поведения. Усложнение модели приводит к тому, что становится трудно проследить связи внутри модели, оценить влияние отдельных факторов и их групп на общее поведение системы. При этом может быть усложнена или невозможна настройка модели на соответствующие динамические режимы. Могут возникнуть сложные динамические режимы типа странного аттрактора. Эти факторы особенно ярко проявляются на начальных этапах "наивного моделирования".

Переусложнение модели приводит к главному недостатку – затруднению диалога с биологами. Сведение диалога к обсуждению лишь отдельных зависимостей не эффективно: без понимания общей структуры модели биологи по-

рой не могут опознать известные зависимости в непривычной для них форме, иногда трудно перевести дискуссию на количественную основу.

Имея дело с моделью, в которой выявлены ведущие механизмы, найдены связи функциональных зависимостей с характеристиками динамических режимов, экологу легче оценить степень обоснованности, неизбежности и полезности тех или иных упрощений, вытекающих из необходимости ограничения размеров математической модели. В этом случае он может анализировать её свойства, уже обращаясь к собственному опыту и интуиции, к литературным данным. Это поднимает процесс сотрудничества модельеров и обладателей знаний об объекте на качественно новый уровень, делает последних полноправными соавторами моделирования на всех ключевых этапах.

В процессе совместной работы происходит не просто принятие биологами того факта, что модель (всегда) приближённое описание действительности, а понимание (глубинное) того, что упрощения – это не неизбежный артефакт моделирования, а, при условии, их достаточной обоснованности (продуманности), мощнейший приём, позволяющий сделать "прозрачной" структуру модели. Такое понимание создаёт хорошие предпосылки к конструктивному диалогу со специалистами – биологами – важнейшему условию создания реалистичной модели. Без выделения ведущих механизмов, а для количественного описания – ведущих параметров и зависимостей, неэффективно и, пожалуй, невозможно устроить итеративную процедуру постепенного, всё более детального учёта множества биологических факторов.

Приложение 1.2. *О взаимодействии физиков и математиков. О соответствии эксперимента и теории на физических примерах.*

Взаимодействие представителей различных специальностей всегда достаточно сложны (если не сказать драматичны). Остановимся на более знакомой автору физико-математической области. Какие там легенды о взаимодействии физиков экспериментаторов и теоретиков, физиков-теоретиков и математиков? «Экспериментаторы» стараются держаться подальше от теоретиков, считая их «зазнайками», плохо понимающими суть предмета, и строят свои теории. О взаимодействии физиков-теоретиков и математиков рассказывают такой анекдот. К *Л.Д. Ландау* пришёл *И.М. Гельфанд* (известный математик, в своё время активно работавший и в области биологии, в частности в нейрофизиологии [42]) и принёс работу, в которой излагался результат полученный Ландау на языке теории обобщённых функций. Ландау полистал и выкинул машинописный текст в форточку, со словами: «Зачем ты мне принёс это».

Рассмотрим вопрос о взаимодействии теоретических построений и экспериментальных данных на физических примерах. (Вообще, как-то нехорошо называть представителей точных наук математиками. Лучше физиками – био-физиками, использующими методы точных наук, не только математический язык, для изучения (био)физики биологических процессов.) Будем в основном использовать два источника: монографии *П.С. Краснощёкова* и *А.А. Петрова* [37] и *Р. Фейнмана* [36].

В качестве эпиграфа, пожалуй, подойдёт фраза из первой книги. «Стремление к математической формализации особенно проявляется в тех областях, где прямой эксперимент, позволяющий собрать достаточно полной информа-

цию об исследуемой реальности, практически невозможен....

Бытует мнение, что теоретические построения могут возникнуть лишь на базе солидного экспериментального материала... Но история естествознания полна примеров, не подтверждающих подобную концепцию.

... общая теория относительности экспериментально подтверждена позднее, и закон всемирного тяготения... опирается лишь на правило подобия планет.

... побуждающим стимулом к построению новой теории является обычно небольшое число фундаментальных фактов ... объём экспериментального материала, по видимому, сам по себе не имеет принципиального значения» [37, с. 4-5]. (Ну и пижоны эти физики, не знают (знают, но «прикидываются») о необходимости соответствующего объёма выборки. Но посмотрим, до чего они ещё договорятся. «Эксперимент как простая совокупность наблюдаемых фактов при неверной концепции может ввести исследователя в заблуждение...» (там же, с. 5). Примеров и в области биологии достаточно.

«Прямое наблюдение за движением тел привело Аристотеля к созданию механики, которая два тысячелетия владела умами людей, но в конечном счёте оказалось неверной. Недоверие к прямому опыту как совокупности чувственно наблюдаемых фактов заставило Декарта в «Началах философии», где он излагает теорию удара, сделать следующее парадоксальное заявление: «Все эти доказательства настолько достоверны, что хотя бы опыт показал обратное, однако мы вынуждены придавать нашему разуму больше веры, нежели нашим чувствам». Теория оказалось неверной, но это не снимает остроту высказывания» (там же, с.5). Но это наши местные московские «вычислители», а что говорит по поводу достоверности теорий заморская знамени-

тость. «... поиск нового закона ведётся следующим образом. Прежде всего о нём догадываются. Затем вычисляют следствия этой догадки и выясняется, что влечёт за собой этот закон, если окажется, что он справедлив. Затем результаты сравнивают с тем, что наблюдается в природе.... Если результаты расчётов расходятся с экспериментальными данными, то закон неправилен. ... конечно...такой метод позволяет только опровергнуть любую определённую теорию.

.... У нас всегда есть возможность опровергнуть теорию, ... но мы никогда не можем доказать, что она правильна.... вы выдвинули удачную гипотезу.. следствия подтверждаются экспериментально. Значит ли это, что ваша теория правильна? Нет, просто ... вам не удалось её опровергнуть. ... Можно только удивляться тому, что нам удаётся придумать теорию (яркий пример – квантовая механика), которую достаточно долго не удаётся опровергнуть» [36, с. 175].

Вернёмся снова к московским авторитетам. Продолжим цитату с высказыванием Декарта. «Вспомним, что Коперник, провозгласивший гелиоцентрическую систему, в которой планеты обращаются по кругам, в центре которых находится Солнце, обвинялся современниками в том, что его теория не согласуется с экспериментальными данными. Однако Коперник был непоколебим, так как, говоря словами Декарта, был убеждён, что есть ситуации в которых «...мы вынуждены придавать нашему разуму больше веры, нежели нашим чувствам». Теперь мы знаем, что расхождения с наблюдениями объяснялось эллиптичностью орбит планет – модель с круговыми орбитами была слишком груба» [37, с. 5-6]. Вернёмся, при обсуждении взаимодействия теории и эксперимента вновь к «зарубежному светилу». «Законы слабых взаимодействий ... распад нейтрона на протон, электрон и антинейтрино ... На этот раз нам просто не хватало знаний и догадки строились лишь о виде уравне-

ний. Но теперь особенную трудность представляло то, что все эксперименты оказались неправильными (!!!). А как можно угадать правильный ответ, если каждый теоретический результат расходится с экспериментом? Для того, чтобы утверждать, что эксперимент неверен требуется немалое мужество» [36, с. 179-180]. Ситуация типичная для экологии мелких грызунов. Достоверность оценок численности вызывает порой большие сомнения. И только дополнение этих данных ещё рядом сопряжённых позволяет сделать выводы о некоторых качественных сторонах явления. Например, о достоверности временных интервалов между пиками численности, а о количественных оценках, полученных в результате полевых исследований, сделать заключения достаточно трудно. Снова возвращаемся к московским оппонентам [36].

«По Эйнштейну, соответствие теории опыту есть необходимое условие, но отнюдь не достаточное. Ведь часто теорию, не согласующуюся с опытом, можно с помощью дополнительных гипотез «подправить и привести в соответствие с опытом. В силу этого критерий соответствия теории наблюдаемым фактам Эйнштейн назвал критерием внешнего оправдания. Другой критерий (близкий к Декарту) Эйнштейн назвал критерием внутреннего совершенства [43, с. 37]. «Во втором критерии речь идёт не об отношении к опытному материалу, а о предпосылках самой теории [36, с. 7]).

«У вас может сложиться не совсем правильное представление о науке» (о физико-математическом направлении) ... «будто мы всё время строим догадки, а затем проверяем их на эксперименте. Но на самом деле экспериментаторы вполне самостоятельные люди... и очень часто работают в таких областях, в которых теоретики заведомо не делали ещё никаких догадок ... пример неожиданного экспе-

риментального результата – открытие мю-мезона и нейтрино ... и даже теперь никто не знает как можно было бы догадаться о существовании этих частиц». Это уже Р.Фейнман [37, с. 171].

«... совсем не важно, откуда родилась та или иная догадка, важно только, чтобы она согласовывалась с экспериментом и была по возможности определённой» (там же, с. 176).

«Задача не в том, чтобы просто сказать, что это неверно, а в том, чтобы заменить старые утверждения чем-то новым, а это не так просто. Как только вы поставите вместо отвергнутого что-то действительно определённое, почти сразу становится ясным, что это предложение не годится.

Вторая трудность в том, что число возможных предложений бесконечно. ... А выдвинуть новую, тонкую и глубокую гипотезу совсем непросто» (там же, с. 177-178).

«В догадках нет ничего ненаучного. ...Но как угадать, что нужно сохранять, а чем можно и пожертвовать» (там же, с. 182-183).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2.
*К ПОСТРОЕНИЮ АКСИОМАТИКИ
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ*

Для объяснения основных свойств эколого-биологических объектов предлагается использовать системные принципы расширения и самовоспроизводства. При дополнительных, естественных предположениях из них следуют: естественный отбор, принцип гомеостаза, стремление к оптимизации. Проведено рассмотрение термодинамических аспектов предложенных принципов и их приложение к описанию свойств биосферы.

ВВЕДЕНИЕ. Жизненные формы имеют многообразные проявления. Их формирование происходит за счёт сложных взаимодействий, подчиняющихся физико-химическим законам. Но этих законов явно недостаточно для объяснения основных эколого-биологических явлений, необходимо их дополнить постулатами системного характера. Такие постулаты рассмотрены рядом авторов Ю. Одумом [8], Н.В. Тимофеевым-Ресовским [44], С.Э. Шнолем [45], В.Г. Гориковым [46]. Соответствующий системный набор предложен и в данной работе.

Б.М. Медников в своей книге «Аксиомы биологии» [47] выделяет четыре постулата. Три первых описывают систему самовоспроизводства, четвёртый касается действия естественного отбора на самовоспроизводство. Как указывает сам автор, напрашивается ещё один – «пятый постулат». «Мой коллега А.В. Яблоков ... предложил в качестве пятой аксиомы... «давление жизни», геометрическую прогрессию размножения. ...

Жизнь как бы использует любой ресурс, любую возможность для размножения... Но даже если численность организмов какого-либо вида остаётся стабильной, потенциал его размножения – мощный резерв, поставляющий материал отбору. Аксиома это или нет? Всё же нет, это следствие, вытекающее из принципа матричного воспроизводства» [47, с. 147]. В данной работе эта «пятая аксиома» – «давление жизни», выбрана в качестве центральной. Она формулируется как принцип расширения. Сохранение жизненных форм, состоящих из объектов, имеющих конечные размеры и конечное время существования, происходит за счёт «принципа расширения», который конструктивно реализуется через «свойство самовоспроизводства».

ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ

Принцип расширения. Живые объекты стремятся

а) возникнуть *всюду, где условия допускают* их существование; б) *расширить область* таких условий.

Свойство самовоспроизводства. Любой живой объект состоит из дискретных "носителей жизни" – "биологических атомов", способных к самовоспроизводству: при этом *характеристики "потомков" близки, но не тождественны "родительским"*. (В экологическом контексте "носитель жизни" – особь).

СЛЕДСТВИЯ ИЗ ОСНОВНЫХ ПОСТУЛАТОВ

Перейдём к обсуждению исходных постулатов. Есть пространство – физическое, в котором выполняются все физико-химические законы. В этом пространстве рассматриваются объекты, обладающие свойством самовоспроизводства и для которых применим принцип расширения. При

обсуждении следствий из изложенных выше положений будем использовать достаточно общие *предположения о свойствах среды*:

0. Существуют условия, при которых *возможно существование живых объектов*.

1. *Ресурсы ограничены*, при этом:

2. *распределены неоднородно во времени и пространстве* и в то же время

3. характеристики среды достаточно *стабильны и повторяемы*.

В силу ограниченности ресурсов, стремление к расширению приводит к выбору – или погибнуть, или как-то приспособиться к среде, *оптимизировать свои свойства (по критерию максимизации выживаемости)*. Возможность изменения "заложена" в свойстве самовоспроизводства – нетождественности свойств "родителей" и "потомков".

Необходимость оптимизации в силу повторяемости условий приводит к возможности возникновения "оптимальной конструкции" живого объекта, а разнообразие внешних факторов – к возможности возникновения нескольких таких «конструкций» (видов). Для закрепления вида в соответствии с принципом расширения реализуется принцип многократного дублирования особей – *ни один живой организм не существует в единичном экземпляре, а существует в виде популяций*. Оптимизация взаимодействия со средой приводит к тому, что в сообществе (биоценозе) существует конкретный набор видов, определяемый условиями среды и предысторией развития. Оптимизация взаимодействия со средой приводит к единству со средой обитания – к экосистеме, а стремление к расширению в рамках всей планеты – к образованию биосферы. Приведённые выше предположения приводят также к закреплению двух (полярных) способов структурной организации, выделен-

ных В.Г. Горшковым [46]: жёсткой детерминации (набора видов) – на уровне сообществ и свободной конкуренции («нескоррелированности особей») – на уровне популяций.

Ограниченность ресурсов, стремление к расширению приводит к соперничеству, к *конкуренции*, что при сделанных предположениях с неизбежностью приводит к *естественному отбору*. Это является следствием предположений о самовоспроизводстве и о достаточной стабильности и повторяемости характеристик среды. Естественный отбор – один из основных механизмов, который приводит живые объекты к необходимости *оптимизировать свои свойства (по критерию максимизации выживаемости)*.

Для существования живых объектов необходимы соответствующие условия, что фактически "записано" в принципе расширения – "возникновение в разрешённых условиях, ... стремление расширить область допустимых условий". Максимизация выживаемости – это прежде всего поддержание жизненно важных параметров среды (внешней и внутренней) в необходимом диапазоне (как правило достаточно узком), т.е. максимизация выживаемости приводит к *принципу гомеостаза* (в указанном выше смысле).

Резюмируем изложенные выше предположения и следствия из них. «Живые объекты» состоят из дискретных «носителей жизни», имеющих конечные размеры, обладающих свойством самовоспроизводства, через которое реализуется принцип расширения.

Основные утверждения.

1) Из указанных предположений – принципа расширения, свойства самовоспроизводства и приведённых выше достаточно общих свойств среды – логически вытекают *конкуренция, естественный отбор, гомеостаз*, а также стремление к *оптимизации*.

2) Из исходных положений следует *главный оптимизационный принцип – максимизация выживаемости*, который реализуется через естественный отбор.

3) Приведённые выше предположения приводят к формированию иерархии экологических структур: *особь – популяция – биоценоз – биосфера*.

Указанные выше положения являются центральными и могут быть положены в основу теоретических постулатов биологии. На основании исходных предположений и следствий из них во взаимодействии с физико-химическими законами можно проанализировать основные свойства биологических объектов.

ОБСУЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПОСТУЛАТОВ И СЛЕДСТВИЙ ИЗ НИХ. Основное положение предложенной в данной работе аксиоматики – живые объекты представляют собой самовоспроизводящиеся системы, для которых реализуется принцип расширения.

Из двух введённых постулатов самовоспроизводство – естественный первичный постулат. Но почему выделен принцип расширения? Что он даёт? Почему и как он делает систему постулатов достаточно замкнутой?

Во-первых, «расширение» не менее естественный атрибут живого, чем самовоспроизводство. «И благословил их Богъ, сказав: плодитесь и размножайтесь...» (БЫТИЕ I.22.). Н.В. Тимофеев-Ресовский отмечает: «Основываясь на изучении большого числа фактов в природе, ... Ч. Дарвин приходит к выводу об объективно существующем в природе размножении особей каждого вида в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений...» [35, с. 9]. У В.Г. Горшкова есть следующее утверждение: «Устойчивое существование жизни возможно при наличии *экспансии* – *«наиболее общего свойства жизни, наблюдаемого у всех*

видов, включая освоение новых территорий вплоть до выхода в космос у человека.» [46, с. 272].

Во-вторых, на основании этого принципа можно вернуть широкое обсуждение (объяснение) основных эколого-биологических свойств. Это попытка заменить комплекс разнообразных понятий – таких, как «экспансия» В.Г. Горшкова [46], «давление жизни» Б.Г. Медникова [47], «принцип кинетического совершенства» – С.Э. Шноля [45] – понятий достаточно конкретных, может быть слишком конкретных, для того чтобы считать их первичными – на системный принцип расширения. С другой стороны, введение этого принципа позволяет устранить необходимость в использовании неоднозначных «философских» категорий – стремление к усложнению, прогрессу и т.д. Особенно это важно при обсуждении понятий эволюции, прогрессивной эволюции Н.В. Тимофеева-Ресовского [44] – центральных понятий экологии. Порой этим понятиям придаётся мистический смысл. В данной работе под основной силой – двигателем эволюции понимается принцип расширения.

Можно сформулировать следующее утверждение: живые объекты не обязаны реализовывать принцип расширения – просто сохранились те из жизненных форм, которые обладали соответствующими механизмами, позволяющими реализовать этот принцип.

В самовоспроизводстве «заложена вся биология». Но если не выполняется принцип расширения, то такие объекты не выживают. В то же время, принцип расширения начинает эффективно описывать процессы в живых системах во взаимодействии со свойством самовоспроизводства. Именно через самовоспроизводство он реализуется. Через это свойство реализуются изменчивость, стремления к оптимизации, эволюции, гомеостазу.

Самовоспроизводство не исчерпывается «матричным размножением». Это лишь первичный (физико-химический) механизм. Реализация принципа расширения при естественном предположении об ограниченности ресурсов среды приводит к необходимости оптимизации характеристик живых объектов. В свойстве самовоспроизводства должны быть заложены механизмы, запоминающие оптимальное поведение. Организм и среда составляют неразрывное целое (это следует из принципа расширения). Нужно запомнить параметры среды, при которых реализовалось оптимальное поведение, естественно и сам характер поведения. Но нужно помнить и то, и другое. Желательно запомнить и способы, позволяющие как найти эти условия, так и (или) контролировать, и (или) воспроизводить их. Тем самым стремление к расширению и самовоспроизводство приводят к принципу гомеостаза.

С одной стороны, принцип гомеостаза как бы заложен в сделанных предложениях, а с другой, следует из них. Требование гомеостаза фактически неявно используется и в принципе расширения – «допустимые условия», и в свойстве «самовоспроизводство», которое включает в себя не только воспроизведение характеристик живого объекта, но и «должно» обеспечить стремление к нахождению подходящих условий среды и направление усилий на контролирование и формирование необходимых условий среды. Один из способов расширения области допустимых условий (вторая часть принципа расширения) состоит в формировании подходящих условий, т.е., в частности, реализация гомеостаза.

Объекты, не обладающие возможностью «расширения», – потенциальной возможностью к занятию новых территорий, которая реализуется при малейшей возможности, – исчезают, так же как и объекты, не стремящиеся к макси-

мизации выживаемости. Но этого мало, необходима и реализация другого аспекта – расширение области допустимых условий. Без изменчивости, без приобретения новых характеристик невозможно представить высоко организованные формы жизни.

Принцип оптимизации является следствием принципа расширения и ограниченности ресурсов, но может быть получен и как следствие естественного отбора. Естественный отбор – это как бы игра чисел – выживает (сохраняется, получает преимущество) та конструкция, у которой выше скорость роста (суммарный процесс рождаемости и гибели за время, превышающее период существования отдельных особей) в конкретных условиях («кинетическое совершенство» С.Э. Шноля [45]). При постулировании стремления живых объектов к оптимизации естественный отбор можно рассматривать как один из механизмов такой оптимизации.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ. Выше основные биологические принципы были рассмотрены без привлечения термодинамической терминологии. Хотя, возможно, использование термодинамической аргументации было бы уместно и в начале статьи (как, например, сделано в работе [48]). Но важно было показать, что основополагающие предположения можно вводить и без этой терминологии, что можно отделить чисто системные предположения от системно-термодинамических. Но, конечно, наиболее яркие проявления жизни не возможно описать без привлечения термодинамических рассмотрений. Термодинамическое (биоэнергетическое) рассмотрение живых систем является достаточно стандартным [46, 49-51].

Любой живой объект выделяется из окружающей среды, представляет собой высокоупорядоченную термодинамическую флуктуацию. Среда стремится разрушить (ниве-

лизовать) любые флуктуации. Чтобы существовать, живой объект «должен организовывать» потоки энергии и вещества, должен приспосабливаться к физико-химической обстановке внешней среды, с одной стороны, стремясь к оптимальным условиям, а с другой, пытаясь изменить их в «нужном направлении». (Опять же не должен, а выживают такие живые системы, которые обладают соответствующими механизмами).

Живой объект – это прежде всего «объект». Он имеет границу, отделяющую его от окружающей среды и должен бороться со «злодейкой энтропией», отстаивая свою целостность, за счёт отбора у среды свободной энергии, как бы питаясь «негаэнтропией» (выражение Э. Шрёдингера [51]). Сохранение (выживание) может быть обеспечено разными способами. Но то, что живая система является открытой, в термодинамическом смысле, приводит к необходимости реализации активных форм. Долговечность жизни обеспечивается жизненными формами, которые реализуют "принцип расширения", конструктивно реализованный через «свойство самовоспроизводства».

Принцип расширения – распространение упорядоченности, в некотором смысле противостоит энтропии. Самопроизвольный рост неупорядоченности (второе начало термодинамики) как бы мешает точному копированию. Но точной копии и не нужно. Должна быть вариативность. Энтропийные механизмы способствуют этому, формируют соответствующую степень гетерогенности.

Механизмы естественного отбора также увеличивают упорядоченность. Но стремление к разрушению (энтропийные процессы) не мешают, а существенно помогают отбору – устраняют объекты, потерявшие оптимальную приспособленность.

Далее, принцип гомеостаза. Поддержание параметров среды – это прежде всего сохранение уровня неравновесности, устранение отходов жизнедеятельности. Поддержание параметров среды в соответствующих пределах должно способствовать различным формам оптимального поведения, в первую очередь оптимальным способам усвоения и распределения энергии и других ресурсов между организмами, в том числе обеспечению их необходимыми биогенными элементами (количество которых ограничено), а также созданию механизмов по отведению отходов жизнедеятельности, необходимых для поддержания соответствующего уровня неравновесности между внутренней и внешней средой (*ни один организм не может существовать в среде из своих отходов*).

Использование в рассмотрении термодинамических аспектов позволяет более детально обсудить свойства биоценозов. Каждый организм должен «лично» бороться за своё существование. Но эффективной такая «борьба» стала возможной благодаря «тщательной отработке» взаимодействия различных организмов. Сосуществующие жизненные формы формируют биоценоз, через который особи осуществляют взаимодействие со средой. Основная его функция – оптимизация среды обитания для организмов, его составляющих, в частности оптимизация взаимосопряжённых процессов захвата и использования ресурсов среды. Биоценоз стремится к максимизации усвоения ресурсов, для этого он должен стремиться к обеспечению всех организмов биогенными элементами, к полному устранению отходов. Биосфера объединяет все биоценозы и для неё справедливы сформулированные выше утверждения.

Сделаем ещё ряд замечаний физического характера, следуя В.Г. Горшкову [46]. Существенно, что жизнь основана на квантовых законах. Самовоспроизводство возможно

только благодаря квантовой молекулярной природе процессов внутри клетки. Статистические механизмы лежат в основе «дарвиновского отбора» – есть представительный набор особей, устраняются наименее приспособленные.

ПРИЛОЖЕНИЕ К ОПИСАНИЮ СВОЙСТВ БИОСФЕРЫ. Рассмотрим, как проявляются сформулированные выше предположения в *приложении к описанию свойств Биосферы*. Биосфера расположена на поверхности нашей Планеты. Её жизнедеятельность основана на наличии подходящих физико-химических условий, в том числе на наличии солнечной энергии, биогенных элементов в доступной форме. Мощность потока солнечной энергии, количество биогенных элементов – ограничены. Поток солнечного излучения имеет чётко выраженную периодичность; кроме того, имеет место огромное разнообразие факторов среды – несимметричное распределение океанов и континентов, разнообразие почв и климатических условий. Всё это удовлетворяет выдвинутому требованиям к свойствам среды.

Далее, принцип максимизации выживаемости подтверждается фактом существования жизни на Земле в течение продолжительного времени. За справедливость принципа расширения говорят факты распространения жизни во всех мыслимых и немыслимых условиях. Свойство самовоспроизводства в комментариях не нуждается. Разнообразие условий на планете привело к разнообразию жизненных форм. Утверждение, что оптимизация определяется в основном параметрами среды, подтверждает экофизиологические сходства видов, проживающих в одинаковых условиях, но имеющих разное происхождение. Стремление к гомеостазу и естественный отбор – общепризнанные «биологические аксиомы». С точки зрения биоэнергетики биосфера – образованная взаимодействующими живыми организмами планеты, устойчивая саморегулирующаяся система. Она

поддерживается в динамическом равновесии за счёт солнечной энергии. Живые организмы существуют на основе потоков химических элементов. Ограниченное количество биогенных элементов существенно определяет формирование экологических объектов и прежде всего биоценозов.

Потребность в биогенных элементах привела к тому, что в результате эволюции в биосфере образовались сообщества взаимодействующих видов различной специализации, обеспечивающих потребности всех организмов в биогенных элементах. Это находится в соответствии с принципом расширения, со стремлением использовать все доступные возможности и ресурсы и это стремление эффективно приводит к формированию гомеостаза. Особые способы взаимодействия привели к тому, что в биосфере образовались (почти) замкнутые циклы биогенных элементов. Этот аспект реализовался в соответствии с принципом расширения, благодаря тому, что вещества, выведенные из одного организма, потребляются другими организмами и виды, существующие одновременно, обеспечивают всю необходимую другими видами продукцию и потребляют все виды отходов.

ПРИЛОЖЕНИЕ К ОПИСАНИЮ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ. В принципе расширения заложено стремление к изменению, к эволюции. Оно приводит к необходимости оптимизации характеристик.

В этой необходимости оптимизации и заложена «пружина» развития и эволюции жизненных форм: их разнообразие, приспособленность к различным условиям, «стремление» к совершенствованию функций и структур, индивидуального и коллективного поведения... Частными проявлениями такой оптимизации служат процессы, описываемые терминами «гомеостаз», «конкуренция», «естественный отбор», «закрепление наиболее приспособленных» и т.д. По-

иск оптимальных форм (поведения, структур, ...) и составляет сущность экологии (биологии). На каждом этапе развития в конкретных физико-химических условиях ставится и решается соответствующая задача оптимизации. Всё богатство жизненных форм, их эволюционное развитие обусловлено поисками оптимальных способов (коэволюцией) приспособления живых организмов к изменяющимся (в результате их жизнедеятельности) условиям среды [52].

Сформулированные выше требования к свойствам среды необходимы для зарождения и существования живых объектов. В силу ограниченности ресурсов стремление к расширению может привести живые объекты на грань выживаемости. «Неоднородности» во времени и пространстве дают некоторую возможность растянуть во времени критический период. Одним из возможных способов увеличения выживаемости (способов оптимизации) является расширение области допустимых условий. При этом возможны кардинальные перестройки свойств живых объектов, качественное изменение их свойств. В терминах теории оптимизации качественная перестройка структуры соответствует поиску оптимума вне локальной области – "перескоку" в новую область «поиска оптимальных характеристик» (ароморфозам).

Далее, без некой стабильности параметров среды невозможен отбор и вообще не ясно, что такое приспособленность. В то же время определённый уровень неоднородности необходим и как фактор адаптации, и как фактор эволюции, и как фактор естественного отбора. На внешние условия не накладывается больше никаких общих ограничений. При двух исходных предположениях – стремлениях к расширению и самовоспроизводству – разнообразие факторов внешней среды приводит к разнообразию оптимизационных задач развития, к разнообразию жизненных явлений.

«Расширение» рассматривается в "пространстве ресурсов". Согласно этому принципу происходит стремление не только к занятию новых территорий (экспансии), к увеличению своих размеров (или числа объектов), к захвату большего количества ресурсов, к большему использованию внешних источников энергии, но и к освоению новых типов ресурсов, новых видов энергии. Этот принцип в силу ограниченности ресурсов неизбежно приводит к их дефициту, к конкуренции, к стремлению их эффективного использования, приводит к оптимизации всей деятельности.

Принцип расширения «в чистом виде» – самоуничтожающийся. Для того, чтобы он мог реализовываться достаточно долго, должны быть выработаны механизмы, его сдерживающие. Все «механизмы» сконцентрированы в особенностях самовоспроизводства, т.е. должны быть сформированы механизмы устранения части особей (менее жизнеспособных), сохранения резервов для остальных. Таким образом без отбора (возможность которого заложена в свойстве самовоспроизводства) жизнь существовать не может. Живые объекты должны, с одной стороны, стремиться к расширению (экспансии) и не расширяться (иначе гибель), оставлять некий резерв. Примером могут служить индивидуальные участки у территориальных животных. Происходит контролирование территории большей необходимого минимума (какая задача оптимизации при этом решается?). В то же время, должно происходить (или иметь место стремление) занятие новых территорий вновь родившимися особями. При этом таких особей должен быть избыток для частичной отбраковки – отбора. Есть новые территории – отбор менее суров; если условия стационарные или имеет место сокращение мест обитания – отбор усиливается.

Для естественного отбора необходима реализация принципа расширения. Должно быть «давление жизни» –

стремление заполнить все «пустоты», возникнуть, где возможно, причём возникнуть с избытком («давление жизни»), чтобы была возможность отбора, выбора «наиболее жизнеспособных», наиболее конкурентоспособных, т.е. наиболее удачно реализующих стремление к максимизации выживаемости.

Важным фактором описания живых объектов является описание механизмов памяти, в них заложенных. Жизнь только тогда стала устойчивым явлением, когда появилась возможность запоминать удачные опыты адаптации к внешним условиям. Живой объект «становится живым», когда особым образом организуется запоминание удачных реализаций – удачных конструкций. Существование живых объектов основано на сконцентрированной памяти об удачных конструкциях (тех, которые дали жизнеспособное потомство). Это свойство живых объектов формулируется в форме биогенетического закона (параллели между филогенезом и онтогенезом). Конструкции должны быть именно удачными. Это те конструкции, которые прошли естественный отбор. Сам по себе «естественный отбор», который называют истинным биологически специфическим механизмом (законом) (есть экстремистские высказывания о нём, как о единственном биологически специфическом законе), является следствием принципа расширения и ограниченности ресурсов для особей (т.е. «объектами с границей»), обладающих свойством самовоспроизводства (особым образом реализующим «запоминание»).

В основе принципа оптимальности лежит утверждение – «жизнь существует долго». Но при длительном существовании живые объекты неизбежно деформируют среду обитания. Можно на это посмотреть с точки зрения термодинамики. Биосфера функционирует при ограниченном по мощности потоке (солнечной) энергии и ограниченном количе-

стве биогенных элементов, т.е. долгое активное существование для реализации продолжительного существования требует приспособляемости – эволюции. Может быть эволюцию можно представить и в виде мгновенного многофакторного приспособления, без памяти – приспособились и всё – «пластилиновая игрушка». Зачем нужна память? Автор затрудняется ответить на этот вопрос. Но эмпирически преемственность есть и поэтому этот фактор фиксируется в виде постулата самовоспроизводства.

Сделаем ещё одно замечание об изменчивости. Без изменчивости не может быть никакой оптимизации, запоминания «оптимальных конструкций». Экологическую систему, максимизирующую свою выживаемость и существующую достаточно долго, трудно представить без механизмов памяти, которые реализуются в процессе самовоспроизводства. Возникновение оптимальных способов поведения, оптимальных конструкций и их существование продолжительное время трудно представить без естественного отбора. Для существования оптимальных конструкций требуются соответствующие условия (принцип гомеостаза). Поддержание параметров среды обитания в определённых границах может включать в себя стратегии как поиска, так и (или) активного формирования соответствующих параметров через воздействия на факторы среды. Оптимизация приводит к тому, что отбираются такие конструкции, которые способны выжить в существующей среде, к активному формированию необходимого экологического гомеостаза.

Сформулируем ещё ряд соображений по *эволюционным изменениям* живых объектов. Что «более первично» – расширение или самовоспроизводство? Жизнь начала развиваться, когда возникло самовоспроизводство объектов, что позволило реализовать принцип расширения. Самовоспроизводство совершенствовалось по мере развития воз-

можностей живых организмов. Сначала совершенствовалась генетическая система – поиск оптимальных соотношений между изменчивостью и консерватизмом. Когда такие соотношения были отобраны, возникла возможность её закрепления – возникновение эукариотов. Далее, в результате развития генетической системы возникла возможность включения в воспроизводство внегенетических форм памяти. По мере развития нервной системы, её сенсорно – психических возможностей стали развиваться различные формы воспитания, основанные на условных рефлексах, импринтинге, и затем включение передачи информации через культуру (человек).

ОБСУЖДЕНИЕ. Возникает вопрос – как соотносится предложенная аксиоматика с эмпирическим материалом? Прежде чем строить систему аксиом, необходимо проанализировать эмпирические свойства изучаемых объектов, выделить главные. Исходя из «главных свойств» и строится аксиоматическая система. После этого на основании предложенной системы постулатов проводится анализ и объяснение существующих фактов. Если найдутся противоречия, то система постулатов должна быть изменена. Но в данном случае эта система достаточно общая и «пластичная». Как можно опровергнуть принцип расширения? А самовоспроизводство? Вопрос на самом деле в другом. Насколько эффективно можно использовать эти два принципа для объяснения биологических закономерностей? Насколько эффективно на основании этих принципов можно дать логически последовательное описание биологических теорий? Точнее дать толчок, зародыш, систему развёртывания логически последовательного описания биологических теорий.

Из анализа эмпирики многообразных проявлений жизни выделены два – долговременность существования и эволюционные изменения. Далее учитывается дискретный

характер живых объектов, используется возможность их самовоспроизводства. Кроме того, важным является осознание термодинамической природы живых объектов, необходимость активного противостояния разрушающим тенденциям факторов окружающей среды (борьба со «злодейской энтропией»).

Как указано выше, долговечность жизни обеспечивается жизненными формами, для которых выполняется "принцип расширения", конструктивно реализованный через «свойство самовоспроизводства». Напомним их определения.

Принцип расширения. Живые объекты стремятся

а) возникнуть *всюду, где условия допускают* их существование; б) *расширить область* таких условий.

Свойство самовоспроизводства. Любой живой объект состоит из дискретных "носителей жизни" – "биологических атомов", способных к самовоспроизводству: при этом *характеристики "потомков" близки, но не тождественны "родительским"*. (В экологическом контексте "носитель жизни" – особь).

Стремление к расширению, к экспансии, к освоению новых сфер обитания, новых ресурсов, механизмов по устранению отходов жизнедеятельности в силу ограниченности ресурсов с неизбежностью приводит к стремлению максимизации выживаемости. (Точнее, выживают такие объекты, которые максимизируют выживаемость.) Дискретный характер жизни, возможность самовоспроизводства в силу стремления к расширению (максимизации выживаемости) приводит к конкуренции различных объектов, к естественному отбору. Автор не полемизирует с общепризнанным мнением, что естественный («дарвиновский») отбор является одним из центральных при описании живых систем. Важно попытаться дать уточнение этого понятия, организо-

вать его взаимодействие (по возможности максимально экономичное) с другими ведущими биологическими принципами.

Естественный отбор – находится «в фокусе» многих «аксиом биологии». В данном случае он получается как бы исходя из первичных постулатов. Естественный отбор, который называют истинным биологически специфическим механизмом (законом), (есть экстремистские высказывания о нём как о единственном биологически специфическом законе) – не является привилегией биологических систем. Он «работает» и в неживых системах [45].

Естественный отбор – достаточно ёмкое, широко известное понятие, допускающее неоднозначность трактовки. Вынося его за список первичных понятий, как бы более строго его определяем, получаем его как следствие принципа расширения, свойства самовоспроизводства и достаточно естественных свойств среды. Такой подход позволяет не только более чётко определить это полуфилософское понятие, но и расширить область его использования во внебиологическую сферу, сферу бионических принципов в искусственных системах (автоматах, роботах, самовоспроизводящихся системах и т.д.). Даже для объяснения экологических свойств объектов необходимо расширение (обобщение) общепринятого понятия естественного отбора. Так В.Г. Горшков [46] широко использует такое понятие, как популяция биоценозов, подверженная действию естественного отбора.

Итак, есть два основных предположения – принцип расширения и свойство самовоспроизводства. При некоторых естественных ограничениях на свойства среды из этих положений следуют конкуренция, естественный отбор, гомеостаз (в указанном выше смысле), стремление к оптимизации (по критерию максимизации выживаемости).

Никаких строгих доказательств, что естественный отбор, стремление к оптимизации и т.д. вытекают из двух основных принципов, не может быть в данном контексте. Для этого необходимо ввести набор первичных (атомарных) понятий, ввести соответствующую идеализированную математическую модель. Во-первых, это невероятно сложно, во-вторых, вряд ли будет более убедительно (и не только для биологов).

Впечатление такое, что введение двух основных первичных постулатов – удачный компромисс: первичные постулаты достаточно просты, имеют чёткие проявления в живых (и «неживых») системах и в то же время формулируются в достаточно обобщённом виде, без привлечения биологической (и физико-химической аргументации). Это то, что над биологией (опять проглядывает та самая ... теология) и над физикохимией, и дополняет последнюю.

К каким выкрутасам приводят попытки всё заформализовать, найти основы основ, видно на примере такой тривиальной науки, как математика. Да и сомнения в том, можно ли это в принципе сделать, чётко формулируют те же исследования основ математики [53].

Лица с повышенными требованиями к обоснованию выводов («ригористы») могут считать, что к двум основным принципам – «расширения» и «самовоспроизводства» – добавлен ещё ряд новых. И в этом случае хотелось бы подчеркнуть приоритетность, ведущую роль двух первичных постулатов, их необходимость в объяснении последующих положений (естественного отбора, стремления к оптимизации и т.д.).

Рассмотрим ещё один аспект введения постулатов через понятие оптимальности, следуя Р.Розену [52]. «Представление о том, что природа стремится к экономии (или оптимальности), является одним из старейших принципов теоре-

тической науки» [52, с 11]. «каким образом идеи оптимальности проявляются в биологическом мире?...Они основываются на явлении естественного отбора и на давлении отбора, влияние которого сказывается почти на каждой черте строения, функции и деятельности биологических индивидуумов (там же, с. 17-18).

Следует отметить, что стремление к оптимизации (по критерию максимизации выживаемости) уже достаточно для формирования основных биологических закономерностей. В случае принятия этого положения за исходный постулат можно рассматривать стремление к расширению, самовоспроизводство, естественный отбор, гомеостаз как «подсказку» при решении практически возникающих в процессе развития задач оптимизации. Стремление к расширению приводит к максимизации скорости размножения, к поиску новых условий существования. Естественный отбор – способ реализации «оптимального сценария». Принцип гомеостаза может быть в некоторых случаях критерием оптимальности.

Далее правомерно и такое рассмотрение. Если исходить из того, что сохранившиеся жизненные формы максимизируют свою выживаемость, то один из способов такой максимизации может быть сформулирован в форме принципа расширения. В контексте данной работы – выделен класс систем, которые максимизируют свою выживаемость через реализацию принципа расширения. Нужно ли свойство самовоспроизводства? Может быть, и нет, но память какая-то должна быть. Иначе непонятно, что такое эволюция. Для эволюции полезно, не необходимо, но достаточно, самовоспроизводство, обладающее соответствующими свойствами. Но эти конкретные свойства реализуются через физико-химические законы, зависят как от объекта, так и от свойств окружающей среды и вряд ли могут быть универ-

сально сформулированы конечным набором слов. Матричного размножения для описания самовоспроизводства явно недостаточно – это лишь один из первичных механизмов.

Итак, исходя из анализа эмпирических данных, постулируем. Под живым объектом будем понимать самовоспроизводящуюся систему, которая максимизирует свою выживаемость через принцип расширения. Всё. Естественный отбор и гомеостаз рассматриваются уже как следствия. (Ригористы могут считать это дополнительными принципами.) Всё – система замкнулась. Далее, исходя из этой системы, привлекая физико-химические законы, свойства окружающей среды, показываем, каким образом из этой системы постулатов следуют основные эколого-биологические закономерности.

Многие положения системного характера изложены в уже цитированных монографиях Ю. Одума [8], В.Г. Горшкова [46], С.Э. Шноля [45], Н.В. Тимофеева-Ресовского (с соавторами) [35]. В явном виде постулаты выделены в работах Б. М. Медникова [47] и Н.В. Тимофеева-Ресовского [44].

В работах С.Э. Шноля [45] и В.Г. Горшкова [46] принцип расширения отражён, соответственно, в форме “кинетического совершенства” и экспансии.

Во введении уже упоминались «аксиомы Б.М. Медникова». Выделено четыре постулата. Три первых описывают систему самовоспроизводства, четвёртый касается действия естественного отбора на самовоспроизводство.

В формулировке Н.В. Тимофеева-Ресовского [44] есть три основополагающих принципа: естественный отбор (в нашей трактовке следствие принципа расширения и ряда других предположений), матричное размножение (включено в «самовоспроизводство») и третий, предположительный, – стремление к прогрессивной эволюции. Этот по-

следний, довольно трудно конкретизируемый, предлагается заменить принципом расширения, который проявляется в окружении сформулированных выше системных предположений. Стремление к расширению и, как следствие, стремление к оптимальности, проявляющееся через естественный отбор, устраняет необходимость в введении такого понятия, как стремление к прогрессивной эволюции. Стремление к прогрессу заменяется стремлением к расширению, в результате которого и происходят эволюционные изменения, закреплённые естественным отбором.

В данной работе под «основной силой – двигателем» эволюции понимается принцип расширения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Предложенные «экологические постулаты», с одной стороны, позволяют выделить общие системные свойства экологических объектов, с единых позиций дать трактовку основных эколого-биологических закономерностей, а с другой – предложить «бионические принципы» для анализа развивающихся объектов небиологической природы, например, экономических [54].

Литература

1. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование / Пер. с фр. под ред. *Ю.М. Свирежева*. М.: Наука, 1976. 286 с.
2. *Lotka A.J.* Elements of physical biology. Baltimor: Williams and Wilkins, 1925. 368 p.
3. *Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 302 с.
4. *Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
5. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 182 с.
6. *Садыков О.Ф., Бененсон И.Е.* Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.
7. *Turchin P.* Complex population dynamics: a theoretical / empirical synthesis. Princeton and Oxford: Princeton university press, 2003. 451 p.
8. *Одум Ю.* Экология: в двух томах. М.: Мир, 1986. Т. 1, 328 с., Т. 2, 376 с.
9. *Коренев Б.В., Саранча Д.А.* Малые колебания в модели "хищник-жертва" с учётом сезонности // Биомоделирование. М: ВЦ РАН, 1993. С. 98-99.
10. *Лобанов А.И., Саранча Д.А., Старожилова Т.К.* Учёт сезонности в модели Лотки-Вольтерра // Биофизика, 2002, № 2. С. 325-330.
11. *Бибик Ю. В., Попов С. П., Саранча Д. А.* Численное решение ряда уравнений типа "реакция-диффузия" // Журнал вычислительной математики и математической физики. Т. 44, № 5.

12. Байбииков Е.В., Белотелов Н.В. и др. О моделировании тундровых популяций и сообществ // Математическое моделирование. Процессы в сложных экономических и экологических системах. М.: Наука, 1986. С. 207-219.
13. Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А. Математическая модель динамики численности популяции леммингов (*Lemmus*, *Dicrostonyx*) и её использование для описания популяций Восточного Таймыра // Экология, 1986. № 2. С. 43-51.
14. Sarancha D.A. Mathematical modeling of tundra communications and populations // Ecological Modeling. 1986. № 2. P. 377-379.
15. Саранча Д.А. Биомоделирование. Материалы по количественной экологии. Математическое моделирование и биофизические аспекты. М.: ВЦ РАН, 1995. 139 с.
16. Саранча Д.А. Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. М.: МФТИ, 1997. 283 с.
17. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений, М.: ИЛ, 1960. 146 с.
18. Чернявский Ф.Б., Ткачёв А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). М.: Наука, 1982. 164 с.
19. Орлов В.А. Биологические особенности леммингов в тундрах Западного Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела, 1985. 16 с.
20. Белотелов Н.В., Дмитриева И.В., Саранча Д.А. Использование дискретных отображений при моделировании численности животных // Исследование операций (модели, системы, решения). М.: ВЦ РАН, 1991. С. 9-42.

21. Белотелов Н.В., Дмитриева И.В., Саранча Д.А. О некоторых свойствах одномерного дискретного отображения со специфическим видом правой части // Биомоделирование. М.: ВЦ РАН, 1993. С. 111-154.
22. Горбань А.Н., Охонин В.А., Садовский М.Г. и др. Простейшее уравнение математической экологии // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1984. Т. 6. С. 161-175.
23. Хайрер Э., Нерсетт С., Ваннер Г. Решение обыкновенных дифференциальных уравнений. Нежёсткие задачи. М.: Мир. 1990. 512 с.
24. Каханер Д., Моулер К., Нэш С. Численные методы и программное обеспечение. М.: Мир, 1998. 575 с.
25. Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приёмы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1990. 488 с.
26. Федоренко Р.П. Введение в вычислительную физику. М.: МФТИ, 1994. 528 с.
27. Дмитриева И. В., Каниметов К. А., Саранча Д. А. Метод подвижных сеток в задаче моделирования миграции леммингов // Численное моделирование в проблеме окружающей среды Фрунзе: Илим, 1989. С. 109–129.
28. Маслов В. П., Данилов В. Г., Волосов К. А. и др. Моделирование сезонной динамики пространственного распределения численности популяций // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Гидрометеиздат, 1986. Вып. 9. С. 81–85.
29. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука. 1987.
30. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1972. Вып. 25. С. 100-106.

31. *Костицын В.А.* Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука, 1984. 96 с.
32. *Форрестер Дж.* Мировая динамика. М.: Мир, 1978. 234 с.
33. *Бобырев А. Е., Криксунов Е. А.* Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. М.: Наука, 1996. 133 с.
34. *Маклаков К.В.* Моделирование механизмов влияния на рост внутривидовых контактов и проверка адекватности моделей на примере рыжих полёвок // Математические методы в экологии. Петрозаводск, 2001. С. 161-165.
35. *Тимофеев-Рессовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
36. *Фейнман Р.* Характер физических законов. М.: Мир, 1968. 232 с.
37. *Краснощёков П.С., Петров А.А.* Принципы построения моделей. М.: МГУ, 1983. 264 с.
38. *Боголюбов А.Г., Антонова И.С.* Математическое моделирование динамики количества побегов крон древесных растений // Математические методы в экологии. Петрозаводск, 2001. С. 123-124.
39. *Боголюбов А. Г.* Теоретические примеры необратимости микроэволюции конкурентов. Там же. С. 119-122.
40. *Беллман Р.* Проблемы регулирования с адаптацией. М.: Наука, 1964. 324 с.
41. *Малинецкий Г.Г.* Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент: Введение в нелинейную динамику. М.: Едиториал УРСС, 2002. – 256 с.
42. *Гельфанд И.М., Гурфинкель В.С., Коц Я.М. и др.* О синхронизации двигательных единиц и связанных с нею

- модельных представлениях. // Биофизика. Т. 8, № 4 (1963), С. 475-486.
43. Эйнштейн и современная физика. М.: Гостехиздат, 1956. 216 с.
 44. Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, и теоретическая биология // Кибернетика живого: Биология и информация. – М.: Наука, 1984. С. 18-23.
 45. Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука, 1979. 263 с.
 46. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
 47. Медников Б.М. Аксиомы биологии. М.: Знание, 1982. 135 с.
 48. Саранча Д.А. Экологические принципы // Биомоделирование. М.: ВЦ РАН, 1993. С. 155-176.
 49. Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.-Л.: Изд-во ВИ-ЭМ, 1935. 372 с.
 50. Пригожин И. От сущего к возникающему. М.: Наука, 1985. 327 с.
 51. Шрёдингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физика? М.: ИЛ, 1947. 146 с.
 52. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 216 с.
 53. Бурбаки Н. Начала математики. Ч.1. Основные структуры анализа. Теория множеств. М.: Мир, 1965. 425 с.
 54. Поспелов И.Г. Вариационный принцип в описании экономического поведения // Математическое моделирование: Процессы в сложных экономических и экологических системах. М.: Наука, 1986. С. 148-162.

Содержание

Предисловие	3
Глава 1. Модели тундровых популяций и сообществ, учитывающих фактор сезонности	5
Глава 2. Исследование математической модели трёх-уровневого биоценоза	20
Глава 3. Учёт сезонности в модели Лотки–Вольтерра	30
Глава 4. Численное решение уравнений типа "реакция-диффузия"	44
Приложение 1. О вреде математического моделирования в эколого-биологической области вообще	56
Приложение 2. <i>К построению аксиоматики эколого-биологических процессов</i>	89
Литература	112

Юрий Викторович Бибик
Сергей Петрович Попов
Дмитрий Александрович Саранча

НЕАВТОНОМНЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ
 ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ