



Общероссийский математический портал

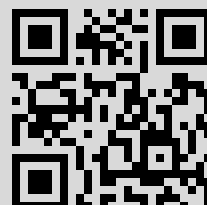
В. Н. Глушков, Д. А. Саранча, Комплексный метод математического моделирования биологических объектов. Моделирование тундрового сообщества, *Автомат. и телемех.*, 2013, выпуск 2, 94–108

Использование Общероссийского математического портала Math-Net.Ru подразумевает, что вы прочитали и согласны с пользовательским соглашением
<http://www.mathnet.ru/rus/agreement>

Параметры загрузки:

IP: 178.213.197.180

21 апреля 2016 г., 06:08:21



Управление в социально-экономических, медико-биологических системах

© 2013 г. В.Н. ГЛУШКОВ
(Вятский государственный университет),
Д.А. САРАНЧА, д-р физ.-мат.наук
(Вычислительный центр им. А.А. Дородницына РАН, Москва)

КОМПЛЕКСНЫЙ МЕТОД МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ. МОДЕЛИРОВАНИЕ ТУНДРОВОГО СООБЩЕСТВА¹

Изложен способ математического моделирования эколого-биологических систем с активным использованием ЭВМ, объединяющие формальные и неформальные методы, имитационные и аналитические подходы. Этот способ основан на комплексных исследованиях, включающих в себя полный набор операций – от отбора биологической информации до построения набора взаимосвязанных моделей, в том числе упрощённых, допускающих аналитические (параметрические) исследования, что позволяет преодолеть недостатки чисто имитационных подходов: ограничения численными расчетами и необозримостью моделей. Предложенный подход применялся при анализе колебаний численности животных с помощью модели тундрового сообщества “растительность–лемминги–песцы”. В результате исследований сформулированы гипотезы о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных.

1. Введение

Основы количественной экологии были заложены в докомпьютерный (аналитический) период [1–5]. Первые математические модели экологических систем, несмотря на свое внутреннее совершенство (в математическом и биофизиком смыслах), привлекли внимание экологов только после экспериментальных работ Г.Ф. Гаузе [6]. Важнейшую роль междисциплинарных взаимодействий понимали и в классический (аналитический) период, но не было подходящего метода исследований, учитывающего их. Появление “системной динамики” Дж. Форрестера [7] предоставило соответствующий междисциплинарный инструментарий – метод создания имитационных моделей в диалоге с экспертами. Такой подход позволяет принимать к рассмотрению практически все предложения экспертов в количественной или качественной

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-01-00473).

форме, относительная простота модификации моделей такого типа позволяет проводить сравнительный анализ разных наборов исходных предположений, данных, гипотез.

Эффективность чисто имитационных технологий сдерживается ограничениями численных расчетов и детальностью описания, перерастающей в “необозримость” модели. Эти недостатки предлагается устранить симбиозом имитационных и аналитических методов с помощью комплексных исследований (КОИС), включающих в себя всю последовательность операций:

- сбор, отбор, анализ и переработка исходной (биологической) информации. Обоснование и построение детальных имитационных моделей и анализ их свойств;
- формирование имитационной системы – набора взаимосвязанных моделей разной степени детализации; включающего в себя упрощённые модели, допускающие проведение аналитического (портретного) исследования;
- формулирования гипотез о ведущих механизмах исследуемого явления.

Создание упрощённых (аналитических) моделей осуществляется посредством совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов на основании редукции базовых имитационных моделей.

Метод КОИС сформировался в процессе моделирования тундрового сообщества. На основе экспертно оцененных зависимостей создана имитационная модель “растительность–лемминги–песцы” (РЛП), учитывающая сезонные изменения параметров (см. Приложение). При этом были использованы междисциплинарные возможности компьютерных технологий, идея “экологического конструктора” при первоначальном формировании модели и ее последующих модификациях.

Неудовлетворенность традиционным окончанием исследований имитационных моделей – прогнозом динамических характеристик модели при различных сценариях внешних воздействий [6, 8–10] и стремление приблизиться к пониманию механизмов формирования динамики численности тундровых животных привело к формированию завершающих этапов метода КОИС. Была создана модель популяции леммингов, определяющих характер колебаний численности животных тундрового сообщества, что привело к обоснованию возможности использования в качестве упрощённой модели одномерного разностного уравнения, связывающего численности леммингов (ведущего блока в модели РЛП) в двух соседних годах [6, 11]. Наличие таких разностных уравнений позволило определить в исходной имитационной модели области параметров, обеспечивающие динамические режимы изменения численностей популяций, близкие к наблюдаемым в природе, и сформулировать гипотезы о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных. Особая роль упрощённой модели в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной (имитационной) модели РЛП. На основе совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить “обратную имитационную задачу” (см. Приложение). Она состоит в введении

таких дополнительных предположений, которые позволили получить формулы, связывающие параметры исходной модели сообщества с параметрами разностного уравнения.

2. Модель “растительность–лемминги–песцы”

В полемике с Дж. Форрестером о его модели “Мировая динамика” [7] Н.Н. Моисеев с соавторами предложили рассмотреть проблему “человек – окружающая среда” прежде всего как проблему стабильности биосферы. В рамках этой идеи и начали развиваться в ВЦ АН СССР исследования по адаптации системной динамики для моделирования биосферных процессов (которые впоследствии переросли в моделирование “Ядерной зимы” [12]). Нарботанные подходы затем были перенесены на более локальные экологические объекты [6]. В данной статье в качестве объекта моделирования выбрана тундра.

Несмотря на недостаточную изученность, тундра – во многих смыслах привлекательный объект моделирования. Это относительно простая экосистема – мало видов, трофические связи напряженные, животные живут на грани выживаемости. Для создания содержательной математической модели необходимо некоторое яркое явление, для объяснения которого модель и создается. Объяснение колебаний численности животных явилось одной из побудительных мотивов для создания наиболее популярной модели – “хищник–жертва”. Главное достоинство выбранного объекта – наличие ярко выраженных регулярных колебаний численности животных, в частности песцов и их основного корма – леммингов (тундровых грызунов, широко известных своими миграциями), что является надежным тестирующим эффектом при исследовании динамики численности животных. Отмечены регулярные пики численности животных: в среднем один раз в три–четыре года [6, 13–15], а на полуострове Таймыр один раз в три года [11].

Выбор объекта моделирования и структуры его математического описания осуществляется как компромисс между математическими и экологическими требованиями. При построении модели использовались следующие принципы:

- *принципа минимальности* – использование минимально возможной математической структуры, необходимой для имитации изучаемого явления;
- *системность* – учет многообразия связей внутри и вне изучаемого объекта;
- *соответствие (экологичность)* – привлекать предположения, не противоречащие доступным экологическим данным.

Биофизический анализ структуры пастбищной (наземной) части тундрового биоценоза указал на возможность автономного рассмотрения сообщества РЛП (более детально биофизический анализ описан в [6, 16]). Структура математической модели выбиралась в соответствии с гипотезой Вольтерра – Костицына [2]: в виде системы трех обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка. Это позволило при моделировании сообщества РЛП, опираясь на методы системной динамики, создать “экологический конструк-

тор”: динамика биомасс каждого из трех трофических уровней определялась тремя аддитивными компонентами – скоростями репродукции, отчуждения и естественного отмирания, а каждая из компонент, в свою очередь, формировалась как произведение константы и соответствующих функций.

Такой подход соответствует степени изученности биофизики экологических процессов, многообразию предположений и позволяет учитывать разные представления экологов в различных модификациях модели. Было создано большое количество версий модели: первоначально буквальный перенос идеи сильных трофических взаимодействий (типа “хищник–жертва”) с последующим использованием гипотезы о пороговой зависимости прироста биомассы леммингов от биомассы растительности [6] и других гипотез.

На основе собранных экспертных данных была сформирована первая версия модели – объединение подходов Дж. Форрестера и В. Вольтера с акцентом на вольтеровскую “гипотезу встреч” [1], что, казалось, гарантировало успех моделирования. Неудачи в ее реализации (модель “разваливалась” за счет гибели одного из видов, а затем и всей системы) привели к поиску альтернативных подходов и методов упрощенного описания. Изучение нуль-изоклин системы “растительность – лемминги” привело к идее воспользоваться аналогией с нервной клеткой и ввести во второй версии модели пороговую зависимость прироста биомассы леммингов от обеспеченности кормами: при достижении критической биомассы растительности происходил “взрыв численности” леммингов с последующим истощением кормовой базы. Регулирование скорости восстановления растительности позволило сделать процесс настройки модели управляемым и тем самым “доказать” своего рода “теорему существования” о возможности воссоздания требуемых динамических режимов на модели выбранного класса. Использование “пороговой модели” сделало возможным вычислительно-экспериментальное нахождение связи между параметрами соответствующих экспертных оценок и средним интервалом времени между пиками численности.

Неудовлетворенность второй версией модели привело к стремлению перестроить процесс моделирования. Процесс перестройки модели развивался в двух направлениях: в расширении (углублении) биофизических представлений о биологических свойствах биоценоза и в поиске эффективных математических способов их выражения. Анализ результатов вычислительных экспериментов и экологической информации выявил определяющее значение внутривидовой динамики леммингов в формировании колебаний численности животных тундрового сообщества. Был введен новый тип нелинейности – принцип Олли [5, 6]: использование в модели плотности леммингов, оптимальной для размножения. Большое число других модифицирующих предположений было связано с увеличением стабильности (“ограниченности” траекторий) модели. При отборе предположений использовались два биофизических критерия (независимых от экспертных оценок и постулатов классических моделей) – удержание траекторий в положительном квадрате и воспроизводство соответствующих динамических режимов. Описание этой версии модели “растительность – лемминги – песцы” (РЛП) дано в Приложении.

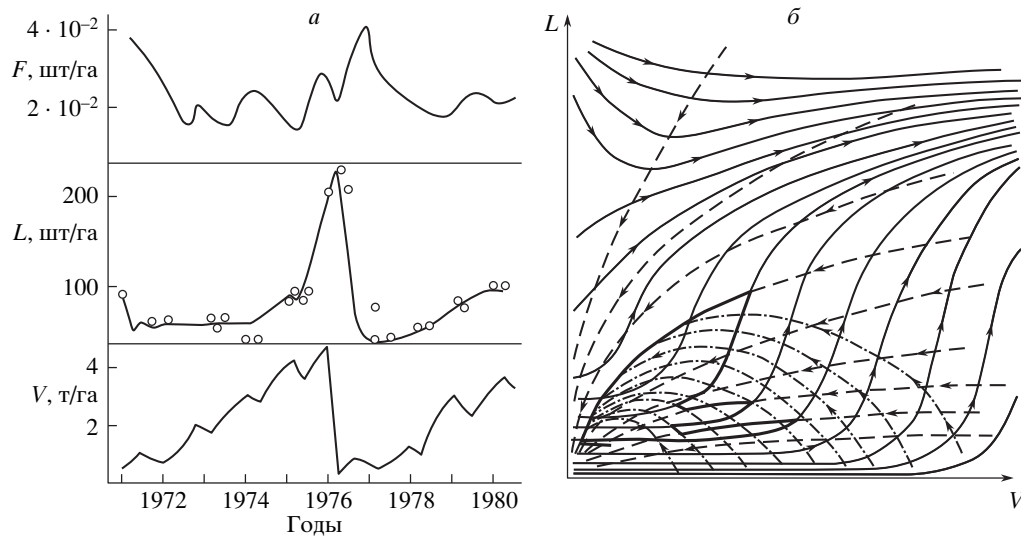


Рис. 1. *a* – результаты одного из имитационных экспериментов с моделью “растительности” V – лемминги L – песцы F'' (РЛП) и зарегистрированная на острове Врангеля динамика изменения численности копытного лемминга, отмеченная “кружками”; *b* – фазовый портрет подсистемы “растительности” V – лемминги L'' .

В результате вычислительных экспериментов получены характерные для тундры трех- и четырехлетние циклы колебаний численности леммингов и песцов. На рис. 1, *a* представлены результаты одного из имитационных экспериментов с моделью РЛП и зарегистрированная на острове Врангеля [14] динамика изменения численности копытного лемминга, отмеченная “кружками”, а на рис. 1, *b* изображен фазовый портрет подсистемы “растительность – лемминги”, который был построен с помощью численных расчетов полной модели для каждого из сезонов. Здесь жирная линия представляет собой одну из реализованных траекторий, а тонкие – фазовые кривые в различные сезоны: штриховая линия – зимний период (лемминги не размножаются); штрихпунктирная – период подснежного размножения; сплошная – летний период (по оси абсцисс – растительность V , по оси ординат – лемминги L).

Как видно из рис. 1, *b* зимний и весенний сезоны траектории притягиваются к началу координат, а в летний период притягивающая точка находится в области высокой плотности леммингов и растительности. За счет сезонных переключений траектории в модели возникают колебания.

3. Формирование методики комплексных исследований (КОИС)

Описанные выше результаты моделирования были продолжением “био-сферной тематики”. Также планировалось проведение вычислительных экспериментов для определения изменения в динамике численности при различных сценариях изменения внешней среды – созданная модель тундрового сообщества использовалась для оценки реакции экосистемы тундры на обще планетарное потепление [6]. Стремление приблизиться к большему понима-

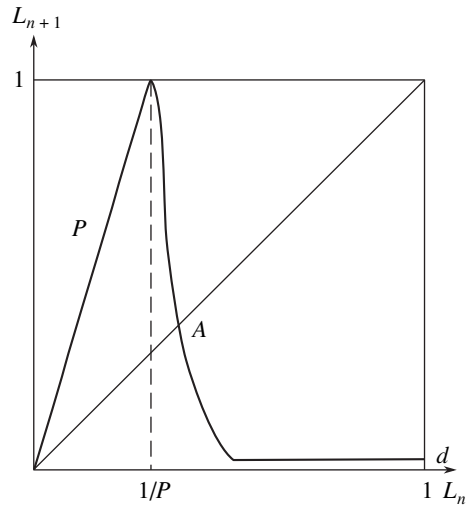


Рис. 2. Графическое представление разностного уравнения.

нию механизмов формирования динамики численности тундровых животных привело к формированию модели популяции леммингов, определяющих характер колебаний численности животных тундрового сообщества [6, 11].

Анализ результатов вычислительных экспериментов с обеими взаимодополняющими моделями привел к обоснованию упрощенной модели в виде одномерного разностного уравнения (функции последования) $L_{n+1} = F(L_n)$, связывающего нормированные численности леммингов L_n в двух соседних годах [6, 11, 16, 17]. Графическое представление уравнения дано на рис. 2. Здесь A – равновесная численность; d – численность леммингов в оптимальном биотопе: понятие “оптимальный биотоп” подразумевает область пространства обитания с оптимальными условиями проживания, в оптимальном биотопе при любых условиях выживает определенное число зверьков; P – прирост леммингов за год; $1/P$ – точка достижения максимального значения численности леммингов.

Особая роль функций последования в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела 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” (см. Приложение) – ввести дополнительные предположения, позволившие получить формулы, связывающие параметры исходной модели сообщества с параметрами разностного уравнения. Такой переход основан на том, что в конкретный временной отрезок (сезон) изменение соответствующих переменных происходит в сравнительно узком диапазоне, а это позволяет осуществить линеаризацию исходных (экспертных) функций для данного диапазона.

После решения “обратной имитационной задачи” можно проводить настройку исходной (имитационной) модели РЛП следующим образом: сначала

по функции последования определяем, какими должны быть ее 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, реализуется возможность выбора различных вариантов и внесения наиболее биологически осмысленных изменений.

Применение комплексного подхода при моделировании тундровых популяций и сообществ [6, 17] позволило *сформулировать количественные гипотезы о ведущих (главных, определяющих) механизмах формирования колебаний численности тундровых животных*. Как указано выше, ведущим фактором, определяющим эти колебания, является динамика численности популяции леммингов. Эта *динамика*, в свою очередь, *определяется тремя показателями*: 1) скоростью прироста биомассы в благоприятный год; 2) максимальной численностью; 3) выживаемостью в наиболее неблагоприятных условиях. Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности в отсутствие “давления среда”; второй характеризует экосистему в целом и отражает коэволюцию леммингов и кормовой базы; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локальными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки. Полученные выводы хорошо согласуются с одной из распространенных гипотез о том, что формирует колебания численности популяций не какой-то отдельно взятый фактор, а некоторая их комбинация [13–15]. Полученные количественные соотношения, связывающие обобщенные показатели с характеристиками динамики численности, могут быть использованы в процедурах оценки параметров реальных популяций, таких как плодовитость, смертность и т.д. Разностные уравнения могут служить простым инструментарием для прогноза возможной численности леммингов и песцов. В то же время для адаптации такого подхода при изучении различных регионов тундры, при анализе кардинальных изменений ее свойств, в частности вследствие антропогенных воздействий (изменений климата и т.д.), необходимо использовать полную имитационную модель.

4. Обсуждение

Имитационное моделирование в эколого-биологической области – это искусство использования компьютерных технологий в междисциплинарном процессе создания математических моделей при неполных и разноплановых *и неизбежно искаженных данных* о свойствах изучаемого объекта [8]. Это искусство поиска компромисса между экологическими и математическими требованиями: для эффективного моделирования необходимо не только согласовать информационную базу модели с данными и представлениями биологов, но и удачно подобрать математические средства выражения специфики изучаемого объекта, причем какие это могут быть средства, заранее предугадать сложно. Только вычислительный эксперимент с полностью (информационно) собранной моделью может показать возможность воспроизведе-

дения временного ряда динамики численности с помощью сочетание выбранной структуры модели и подобранной под нее информационной базой.

Поиск таких удачных сочетаний основан на идее “экологического конструктора” (ЭК) – такой алгоритмической структуры модели, которая позволяет сравнительно просто производить ее модификации. Реализация этой идеи основана на объединении системной динамики Дж. Форрестера с гипотезой Вольтерра – Костицына – о возможности использования для описания экологических объектов систем обыкновенных дифференциальных уравнений [2].

Технология имитационного моделирования позволяет “с ходу”, опираясь на экспертные данные и модельные наработки предыдущего периода, приступить к созданию модели. Наличие ЭК позволяет сравнительно просто (на формальном уровне) реализовать различные идеи. Рассматриваются альтернативные возможности (различные “перцептроны”), используются знания аналогичных процессов иной природы. По мере освоения предметной области увеличивается роль математика в процессе модификации модели, “математик – модельер” уже берет на себя и функции эксперта, производит отбор информации с точки зрения эффективности моделирования. Ведущее значение при взаимной адаптации информационной базы и способов ее представления приобретают неформальные (интуитивные) соображения – используются знания аналогичных процессов иной природы, рассматриваются альтернативные способы описания (различные “перцептроны”). При этом реализуется тезис об устранении зависимости результатов моделирования от конкретной параметризации, восходящий к статье А.Н. Колмогорова [3].

Но с помощью чисто имитационных средств затруднительно получить удовлетворительное описание механизмов изучаемого явления, выделить его ведущие механизмы даже при создании идеальных условий для междисциплинарных взаимодействий. Привлекательно выглядит сочетание имитационных и аналитических подходов, рассмотрение наборов взаимосвязанных моделей, в том числе упрощенных, допускающих аналитическое (параметрическое) исследование. Поиск способов реализации таких сочетаний привел к формированию комплексных исследований (КОИС). При обосновании упрощенных моделей используется исходная детальная имитационная модель. Эта модель служит своего рода фильтром, через который пропускается полный спектр доступной биологической информации. Итерационный процесс модификации модели приводит к перебору возможных вариантов. Процесс модификации и обоснования упрощенных моделей происходит при контроле со стороны экспертов за используемыми предположениями. Тем самым претензии к необоснованности аналитической модели переходят в плоскость доверия к экспертам и исходным биологическим данным, к возможности математических средств их представления, которые весьма расширились при использовании компьютерных технологий.

Упрощенные модели, допускающие параметрические исследования, в корне изменили возможности и потенциал моделирования. Это и инструмент настройки исходной имитационной модели на соответствующие динамические режимы и способ генерирования гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления.

Применение комплексного подхода показывает, как можно использовать компьютер не только для просчета следствий из известных фактов, для ввода огромного количества уточняющих показателей, но и для упрощения модели и для генерирования гипотез о механизмах изучаемого явления. Использование этого подхода при моделировании тундровых популяций и сообществ позволило реализовать идею об эффективности использования имитационных технологий для обоснования упрощенных уравнений, допускающих параметрические исследования. Был создан особый класс моделей, учитывающих сезонность [17–19], а также тип разностных уравнений, для которых при определенном сценарии изменения параметров последовательно возникают зоны стабильности с устойчивыми циклами и их периоды изменяется в последовательности натурального ряда, а зоны стабильности отделены друг от друга переходными зонами с более сложными режимами [16]. Наличие предыдущего опыта моделирования позволило перейти на другой уровень описания – использование индивидуально-ориентированных моделей [17, 20, 21]. Разработка адекватных математических моделей различных биологических процессов необходима для формирования каркаса теоретической биологии. Кроме того, в условиях возрастающих глобальных антропогенных воздействий модельный подход является практически единственным способом сохранить целостное представление о разрушающихся объектах биосферы.

Авторы выражают благодарность В.П. Пасекову и Ю.С. Юрезанской за помощь в написании статьи.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Описание имитационной модели “растительность – лемминги – песцы”.

Динамика биомасс тундрового сообщества описывается неавтономной системой:

$$\frac{dV}{dt} = f_V(V, L, \gamma), \quad \frac{dL}{dt} = f_L(V, L, F, \gamma), \quad \frac{dF}{dt} = f_F(L, F, \gamma),$$

где F, L, V – динамика биомасс (численности) песцов, леммингов и растительности (их корма) соответственно, γ – вектор параметров системы. Для каждой переменной X , $f_X = R_X - M_X - D_X$, R_X – прирост, M_X – естественное отмирание, D_X – отчуждение. Влияние времени года на динамику моделируется с помощью вспомогательных функций s_1 и s_2 . Зимой $s_1 = s_2 = 0$. Весной $s_1 = 1$, $s_2 = 0$. Летом $s_1 = s_2 = 1$.

В течение зимы и весны часть растительности $V(1-\omega)$ недоступна леммингам, где ω – доля территории, на которой растительность доступна в течение всего года. С наступлением лета обе части растительности объединяются. Кроме того, лемминги могут выесть только долю \tilde{d} от ее общей биомассы растительности (в основном надземную). Выедание становится энергетически невыгодно и прекращается, если биомасса доступной растительности становится меньше определенного числа α .

Динамика растительности V определяется летом по формуле Ферхюльста, зимой происходит экспоненциальное отмирание, весной прирост и отмирание

скомпенсированы:

$$R_V = a_4 (1 - V/V_{\max}) s_1 V,$$

$$M_V = a_3 V (1 - s_2).$$

Здесь a_4, a_3 – коэффициенты прироста и отмирания биомассы растительности соответственно, V_{\max} – емкость экологической ниши.

Отторжение леммингами растительности с учетом фактора сезонности определяется по формуле $D_V = \{a_1 (1 - s_1) + a_2 s_1\} L$, где a_1, a_2 – коэффициенты отчуждения растительности: первый – зимой и весной и второй – летом. Прирост биомассы леммингов R_L пропорционален произведению трех величин: количества отчужденной растительности D_V и функций $g_1(L)$ и $g_2(V_d/L)$, V_d – доступная для выедания растительность ($V_d = 0$ при $V \leq \alpha$, $V_d = \tilde{d}V$, при $V > \alpha$):

$$R_L = D_V g_1(L) g_2(V_d/L) [b_9 s_2 + b_{10} s_1].$$

Функция $g_1(L)$ введена в соответствии с принципом Олли о наличии у леммингов оптимальной плотности, а функция $g_2(V_d/L)$ является трофической функцией и отражает снижение ценности кормов при их дефиците (см. рис. 3,а и 3,б). Коэффициенты b_9, b_{10} характеризуют сезонные изменения.

Естественная смертность леммингов M_L зависит от сезона и наличия кормов и определяется по формулам:

- 1) $M_L = b_5 g_3(t) L$ – при достаточном обеспечении кормами;
- 2) $M_L = b_4 [1 - V_d/(Lq)] g_3(t) L$ – при нехватке корма ($V_d/L < q$);
- 3) $M_L = b_2 g_3(t) L$ – при отсутствии корма ($V_d = 0$), если все съедено весной;
- 4) $M_L = b_\beta L$ – при отсутствии корма ($V_d = 0$), если все съедено уже зимой, и к концу зимы лемминги остаются только в оптимальном биотопе и численность их в нём равна β , а затем численность считается по третьему варианту.

Здесь функция $g_3(t)$ описывает изменение смертности в зависимости от времени года (см. рис. 3,в); q – критический удельный вес растительности, ниже которого наступает нехватка корма, b_5, b_4, b_2, b_β – коэффициенты смертности: b_5 – корма достаточно, b_4 – корма не хватает, b_2 – при отсутствии корма весной, b_β – при отсутствии корма зимой.

Отчуждение леммингов песцами D_L пропорционально произведению биомасс обоих видов при низкой относительной плотности леммингов (отношение L/F мало) и пропорционально биомассе песцов при высокой плотности (отношение L/F велико):

$$D_L = F g_4(L/F) (b_6 + b_7 s_1).$$

Здесь коэффициенты b_6, b_7 характеризуют сезонные изменения интенсивности отлова леммингов, функция $g_4(L/F)$ описывает трофическую функцию песцов (см. рис. 3,г).

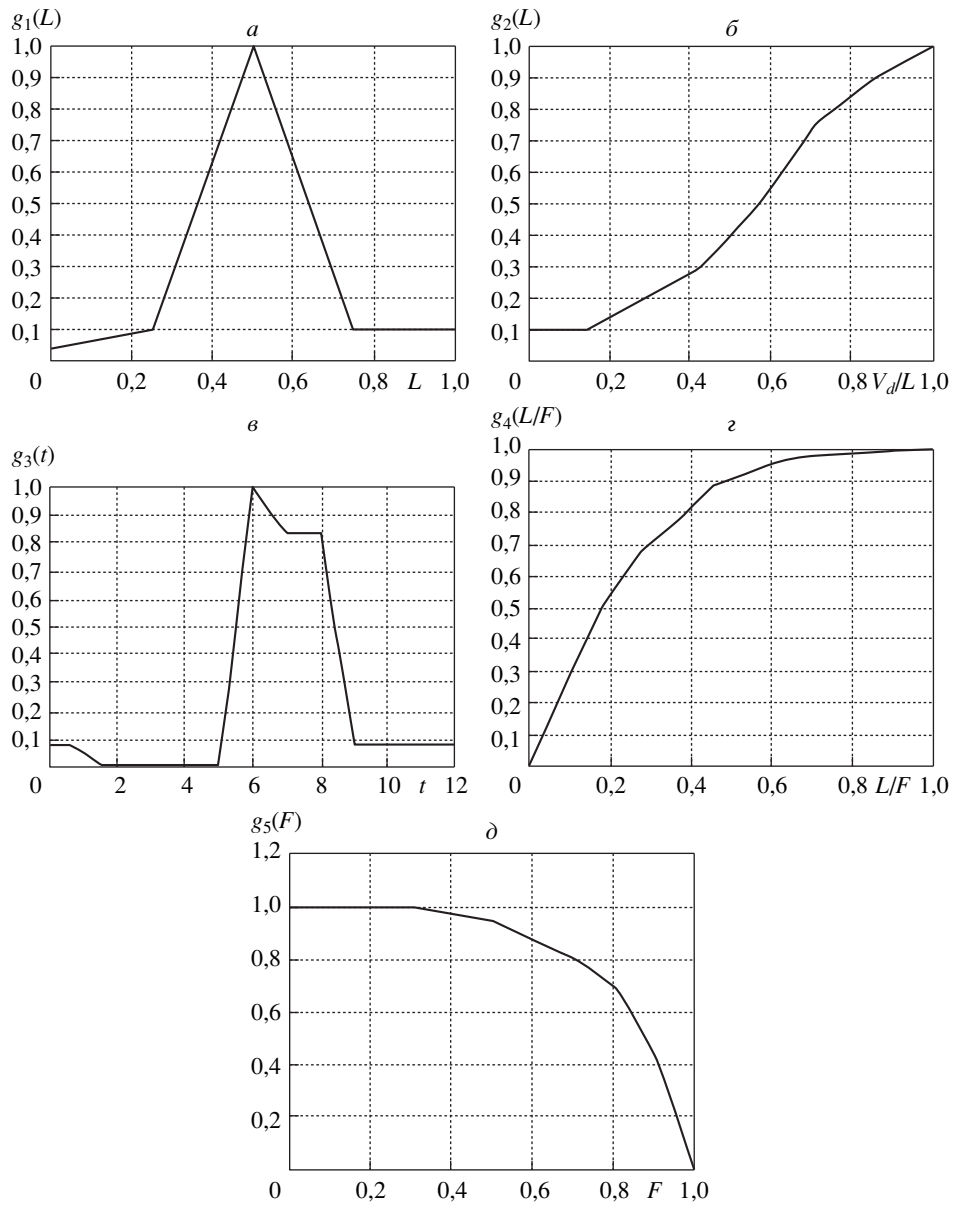


Рис. 3. Вспомогательные функции, используемые в модели: *a* – функции оптимальной плотности леммингов (функция Олли); *б* – функция, формализующая снижение ценности кормов при их дефиците; *в* – функция зависимости смертности леммингов от сезона; *г* – функция насыщения выедания леммингов песцами; *д* – функция самолимитирования песцов.

Прирост биомассы песцов R_F за счет леммингов считается пропорциональным произведению биомассы добытых леммингов на функцию $g_5(F)$ (она отражает лимитирующее влияние высокой плотности). Кроме леммингов в рационе песцов есть и иные, неспецифические корма, потребление которых

считается пропорциональным биомассе песцов:

$$R_F = c_1 g_5(F) D_L + (c_2 + c_3 s_1) F.$$

Здесь c_1 – коэффициент перехода биомассы леммингов в биомассу песцов, коэффициенты c_2, c_3 описывают вклад в сезонную изменчивость неспецифического питания.

Естественная смертность и гибель от охоты считаются пропорциональными биомассе песцов: $M_F = c_4 F$, $D_F = c_5 F$, где c_4, c_5 – коэффициенты естественной смертности и интенсивности охоты.

Численное исследование проводилось при следующих значениях коэффициентов: вектор $a = (0,05; 0,12; 0,05; 1,35)$, $b = (500,00; 9,60; 0,00; 0,80; 0,05; 0,10; 0,20; 0,10; 3,40; 1,00)$, $c = (1,000; 0,025; 0,095; 0,055; 0,005)$, $\omega = 0,15$, $\tilde{d} = 0,6$, $\alpha = 2,0$, $V_{\max} = 30,0$, $q = 0,3$, $\beta = 2,5$. Начальные условия, при которых проводились численные эксперименты: $V_0 = 10$, $L_0 = \beta$, $F_0 = 5$.

Обратная имитационная задача (построение упрощенной модели).

На основе совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить “обратную имитационную задачу” [6] – выбрать такие постулаты исходной имитационной модели, которые позволили бы получить на основе исходной модели указанное выше разностное уравнение.

Для решения этой задачи, исходя из результатов вычислительных экспериментов (и в соответствии с эколого-биологическими данными), проведены следующие упрощения:

1) из рассмотрения удалена подсистема песцов, так как их влияние на динамику численности леммингов мало;

2) считалось, что в конце летнего периода биомасса растительности достигает максимального значения $V = V_{\max}$ и во все периоды, кроме зимы и весны после пика численности, кормовая база (растительность) не лимитирует динамику численности леммингов;

3) функция $g_1(L)$ заменялась на константу \hat{g}_1 в течение всего года; трофическая функция $g_2(V_d/L)$ равна константе \hat{g}_2^1 – при нехватке корма и \hat{g}_2^2 – корма достаточно; зависимость смертности леммингов от обеспеченности кормами описывалась двумя способами: корма достаточно (минимальная смертность) и корм вообще недоступен (максимальная смертность). Функция $g_3(t)$, отражающая зависимость смертности леммингов от сезона, в каждом из сезонов выбиралась постоянной и равной: \hat{g}_3^i , $i = 1$ – для зимы, $i = 2$ – для весны, $i = 3$ – для лета.

В соответствии со сделанными предположениями изменения биомассы популяции леммингов в “благоприятный год” – корма достаточно весь год – описывается в каждом из сезонов автономным дифференциальным уравнением первого порядка. В результате для этого случая получаем разностное уравнение, связывающее численность леммингов в двух соседних годах:

$$\tilde{L}_{n+1} = P\tilde{L}_n.$$

Здесь $\tilde{L} = L/L_{\max}$, $P = \eta\nu\mu_1$ – прирост биомассы в благоприятный год; $\eta = \exp(pst_S)$, $\mu_1 = \exp(pP_1t_P)$, $\nu = \exp(p_Wt_W)$ – отношение биомасс леммин-

гов в конце и в начале сезона соответственно летнего, весеннего и зимнего при наличии корма в течение всего сезона; t_S, t_W, t_P – продолжительность лета, зимы и весны; $p_S = a_2(b_9 + b_{10})\widehat{g}_1\widehat{g}_2^2 - b_5\widehat{g}_3^3$, $p_{P1} = a_2b_{10}\widehat{g}_1\widehat{g}_2^2 - b_5\widehat{g}_3^2$, $p_W = -b_5\widehat{g}_3^2$, параметры a_i и b_i определены ранее.

При высокой численности леммингов возможно лимитирующее воздействие растительности. В зимний период изменение биомассы растительности описывается по формуле

$$\frac{dV}{dt} = -M_V - D_V = \begin{cases} -a_3V - a_2L, & \text{если } V > \alpha, \\ -a_3V, & \text{если } V \leq \alpha, \end{cases}$$

при начальных условиях $V = V_{\max}$, а изменения биомассы популяции леммингов определяется либо по формуле

$$\frac{dL}{dt} = p_W L, \quad \text{если } V > \alpha,$$

где $p_W = -b_5\widehat{g}_3^1$, либо, если $V = \alpha$, то считается, что лемминги остаются только в оптимальном биотопе, т.е. в конце зимы $L = \beta$.

В свою очередь, в весенний период, в соответствии с предположениями в исходной базовой модели, процессы прироста и отмирания растительности компенсируют друг друга и динамика биомассы растительности определяется воздействиями леммингов:

$$\frac{dV}{dt} = -D_V = \begin{cases} -a_1L, & \text{если } V < \alpha, \\ 0, & \text{если } V \leq \alpha, \end{cases}$$

а динамика биомассы популяции леммингов находится по формуле

$$\frac{dL}{dt} = R_L - M_L = p_{Pi}L.$$

$$\text{Здесь } p_{Pi} = \begin{cases} a_2(b_{10}\widehat{g}_1\widehat{g}_2^2) - b_5\widehat{g}_3^2, & \text{если } V < \alpha, \\ -b_2\widehat{g}_3^2, & \text{если } V \leq \alpha. \end{cases}$$

Используем приведенные формулы для получения искомого разностного уравнения. При принятых предположениях оно состоит из трех фрагментов. Первый фрагмент: корма достаточно весь год – происходит линейный рост биомассы леммингов (численности); третий: корма не хватает уже в зимний период, выживают только особи в оптимальном биотопе – биомасса (численность) постоянна в этом диапазоне (горизонтальный участок – “ступенька”); второй фрагмент: переходная зона – корма не хватает в весенний период. Если первый и третий фрагменты имеют простое представление, то при вычислении вида разностного уравнения в переходной зоне получаются громоздкие выражения. Но это никак не оправдано. Как показывают вычислительные эксперименты, переходная зона достаточно узкая. В предположении слабого влияния вариаций в описании этой зоны на динамику численности популяции опишем переходную зону отрезком прямой, соединяющим первый и третий фрагменты. Для этого определим условие перехода в третий фрагмент –

найдем величину B – численность леммингов в конце летнего периода, при которой доступный корм выедается в конце зимы, т.е. в конце зимы биомасса растительности равна α . В силу линейности соответствующего уравнения биомасса растительности аддитивно изменяется от собственных внутриспопуляционных процессов и от выедания леммингами.

Соответствующее уравнение для определения B имеет вид:

$$B = \frac{V_S z - \alpha}{a_1 p_W t_W (1 - \nu) / 2}.$$

Здесь $z = \exp(-a_3 t_W)$ – отношение биомасс растительности в конце и в начале зимы при отсутствии воздействия леммингов, $B(1 - \nu) / 2$ – средняя биомасса леммингов в зимний период.

Разностное уравнение, графическое представление которого дано на рис. 2, связывает численность леммингов в двух соседних годах и для нормированной переменной $\tilde{L} = L / L_{\max}$ имеет вид:

$$\tilde{L}_{n+1} = \begin{cases} P\tilde{L}_n, & \tilde{L}_n \leq 1/P, \\ 1 - r \left(\tilde{L}_n - 1/P \right), & 1/P < \tilde{L}_n \leq B, \\ d, & \tilde{L}_n > B. \end{cases}$$

Здесь $d = \frac{\beta \mu_2}{P}$, $r = \frac{P(1-d)}{BP-1}$, $\mu_2 = \exp(p_P t_P)$ – отношение биомасс леммингов в конце и в начале весны при отсутствии корма в течение всего сезона; β – биомасса леммингов к концу зимы, если бескормица наступила уже зимой (емкость оптимального биотопа).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование / Пер. под ред. Ю.М. Свиричева. М.: Наука, 1976.
2. *Костицын В.А.* Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука, 1984.
3. *Колмогоров А.Н.* Качественное изучение математических моделей динамики популяций. М.: Наука, 1972.
4. *Мюррей Дж.* Математическая биология. Т. 1. Введение. М.-Ижевск: R&C Dynamics, 2009.
5. *Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П.* Динамические системы и модели биологии. М.: Физматлит, 2010.
6. *Саранча Д.А.* Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. М.: МФТИ, 1997.
7. *Форрестер Дж.* Мировая динамика. М.: Мир, 1978.
8. *Рекс S.L.* The hermeneutics of ecological simulation // Biol. Philos. 2008. V. 23. P. 383–402.
9. *Медвинский А.Б., Бобырев А.Е., Бурминский В.А., Криксунов Е.А. и др.* Концептуальная математическая модель водных сообществ озер Нароч и Мястро // Биофизика. 2009. Т. 54. Вып. 1. С. 120–125.

10. *Новосельцев В.Н.* Математическое моделирование в биологии: системы, способные жить и умирать // *АиТ.* 2006. № 2. С. 3–26.
Novosel'tsev V.N. Mathematical Modeling in Biology: Systems Capable to Live and Die // *Autom. Remote Control.* 2006. V. 67. No. 6. P. 835–855.
11. *Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А.* Математическая модель динамики численности популяции леммингов (*Lemmus Dicrostonyx*) и ее использование для описания популяций Восточного Таймыра // *Экология.* 1986. № 2. С. 43–51.
12. *Александров Г.А., Арманд А.Д., Белотелов Н.В., Ведюшкин М.А. и др.* Математические модели экосистем. Экологические и демографические последствия ядерной войны / Под ред. Дородницына А.А. М.: Наука, Гл. ред. физ.-мат. лит., 1986.
13. *Pitelka F.A., Batzli G.O.* Population cycle of lemmings near Barrow, Alaska: a history review // *Acta Theriologica.* 2007. V. 52. No. 3. P. 323–336.
14. *Чернявский Ф.Б.* Лемминговые циклы // *Природа.* 2002. № 10. С. 34–40.
15. *Turchin P.* Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis. Princeton and Oxford: Princeton university press, 2003.
16. *Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Чигерев Е.Н., Юрезанская Ю.С.* О некоторых свойствах одномерных унимодальных отображений // *ДАН.* 2010. Т. 430. № 1. С. 23–28.
17. *Глушков В.Н., Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Юферева И.В.* Компьютерные методы анализа математических моделей экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2006.
18. *Лобанов А.И., Саранча Д.А., Старожилова Т.К.* Учет сезонности в модели Лотки–Вольтерра // *Биофизика.* 2002. Т. 47. Вып. 2. С. 325–330.
19. *Бибик Ю.В., Попов С.П., Саранча Д.А.* Неавтономные математические модели экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2004.
20. *Саранча Д.А., Сорокин П.А., Фролова А.А.* Математическое моделирование динамики численности популяции животных. М.: ВЦ РАН, 2005.
21. *Перминов В. Д., Саранча Д. А.* Об одном подходе к решению задач популяционной экологии // *Математическое моделирование.* 2003. № 11. С. 45–53.

Статья представлена к публикации членом редколлегии В.Н. Новосельцевым.

Поступила в редакцию 19.07.2010