

Современные проблемы биосферы



**Математическое
моделирование
сложных
биологических
систем**

„Наука”

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ





Редколлегия серии "Современные проблемы биосферы"

Председатель — академик А.Л. ЯНШИН

Члены редколлегии:

доктор географических наук С.А. ЕВТЕЕВ (зам. председателя),

академик В.Е. СОКОЛОВ (зам. председателя),

Т.Н. КАСТРЕЛЬ (отв. секретарь),

доктор геолого-минералогических наук Э.М. ГАЛИМОВ,

доктор географических наук М.Г. ГРОСВАЛЬД,

доктор экономических наук А.А. ГУСЕВ,

доктор юридических наук О.С. КОЛБАСОВ,

академик Б.Н. ЛАСКОРИН,

доктор физико-математических наук А.М. МОЛЧАНОВ,

академик АН СССР Н.Т. НЕЧАЕВА,

доктор геолого-минералогических наук В.С. ПРЕОБРАЖЕНСКИЙ,

доктор геолого-минералогических наук В.Т. ТРОФИМОВ,

академик А.В. ФОКИН,

академик И.Т. ФРОЛОВ,

доктор исторических наук Г.С. ХОЗИН,

доктор философских наук О.Н. ЯНИЦКИЙ



Математическое моделирование сложных биологических систем

Материалы X Всесоюзной школы

Ответственный редактор
доктор физико-математических наук
А.М. МОЛЧАНОВ

Сборник содержит статьи, написанные по материалам лекций и докладов участников X Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, проводившейся Научным советом АН СССР по проблемам биосферы. Статьи посвящены анализу структуры и функционирования биологических систем на разных уровнях организации методами математического моделирования. Основное внимание при этом уделено исследованию экологических систем.

Для широкого круга специалистов, использующих математические и вычислительные методы при исследовании биологических систем и для математиков-прикладников.

Табл. 11. Ил. 39. Библиогр.: 197 назв.

Рецензенты: Т.А. Оя, Б.Я. Виленкин

Научное издание

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ Материалы X Всесоюзной школы

Утверждено к печати Научным советом по проблемам биосферы
Серия "Современные проблемы биосферы"

Редактор издательства Р.Л. Цыбульская. Художественный редактор И.Ю. Нестерова
Технический редактор Н.М. Бузова. Корректор И.Г. Мартынова
Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 37657

Подписано к печати 22.11.88. Т — 18687. Формат 60×90/16. Бумага книжно-журнальная
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная. Усл.печ.л. 9,0. Усл.кр.-отт. 9,5. Уч.-изд.л. 10,4
Тираж 1350 экз. Тип. зак. 799. Цена 1р. 40к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

М 2001040000-482 223-88—IV
042(02)-88

© Издательство "Наука", 1988

ISBN 5-02-004686-8

В книге рассматриваются материалы X Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем. Первая такая школа была организована в 1972 г. чл.-кор. АН СССР А.А. Ляпуновым, последующие проводились с интервалами год-два секцией математического моделирования и системного анализа Научного совета АН СССР по проблемам биосферы. Интересы участников школ связаны с экологическими проблемами, но не исчерпывались ими. Труды некоторых школ были изданы. Десятая школа как бы подводит некоторые итоги.

1. Совместная работа математиков и биологов оказывает стимулирующее воздействие на разработку математического аппарата (в частности, теории бифуркации) и программного обеспечения ЭВМ. Ощутимо также обратное влияние на постановку полевых и экспериментальных исследований.

2. Опыт построения и исследования математических моделей биологических процессов на одних уровнях организации оказывается полезным для понимания совсем иных, казалось бы, процессов на других уровнях организации. Например, методы и результаты, полученные в математической иммунологии, оказываются интересными экологами, и наоборот. Поэтому специалисту в области математического моделирования не следует замыкаться в рамках какой-либо одной конкретной биологической дисциплины.

3. В настоящее время наблюдается обнадеживающая тенденция к комплексному анализу пространственно-временной организации функционирования целостных систем. Изолированное изучение пространственной структуры, с одной стороны, или временной кинетики биологических объектов — с другой, постепенно, как можно надеяться, изживает себя.

4. Ожидавшегося несколько лет назад синтеза имитационного и собственно математического моделирования не произошло. Можно даже усмотреть дальнейшую поляризацию этих подходов. Развитие вычислительной техники (в первую очередь появление персонекомпьютеров и совершенствование средств диалога человек—ЭВМ) определило "гибридизацию" имитационных моделей с экспертными системами. Имитационная модель в современном понимании представляет собой не самоцель, а средство, позволяющее заменить машинным экспериментом эксперимент натуральный. Условия машинного эксперимента могут быстро и в широких пределах изменяться. Модель при этом, естественно, должна быть максимально приближена к реальному объекту. С другой стороны, исследования фундаментальных особенностей функционирования биологических объектов методами математического моделирования требуют, как правило, сильной идеализации и пренебрежения конкретными деталями.

Главный результат можно видеть в том, что за минувшие со времени проведения первой школы полтора десятка лет в стране возникло неформальное научное сообщество естествоиспытателей и математиков, способных понимать друг друга и плодотворно совместно работать.

Самоорганизация разметки при эпителиальных морфогенезах

Б.Н. Белинцев, Л.В. Белоусов, А.Г. Зарайский, Д.А. Савич

Институт молекулярной биологии АН СССР
Московский государственный университет
Институт биоорганической химии АН СССР

Введение

Одним из ведущих формообразующих механизмов в эмбриогенезе является деформация эпителиальных пластов: складки выпячивания, изгибы и т.д. Деформации эпителиев часто предшествуют и обеспечивают запуск тканеспецифичных дифференцировок [1–3]. Данный тип морфогенетической активности характеризует стандартная последовательность более элементарных преобразований. Прежде всего осуществляется разметка — в эпителиальной ткани выделяется область, которой пока только предстоит проявить морфогенетическую активность. В этой области клеточный пласт заметно толще, чем в окружающих, за счет удлинения клеток в нормальном направлении (морфологической поляризации) (рис. 1). Затем следует активное движение именно этих клеток, которое и приводит к деформации пласта в целом [1–3].

Образование поляризованных клеточных доменов, постепенно обособляющихся от окружающих тангенциально растягиваемых клеток, можно считать универсальным началом едва ли не всех морфогенезов многоклеточных животных. Наиболее типичные и общие примеры — образование зародышевых пятен, щитков или полосок при меробластических типах

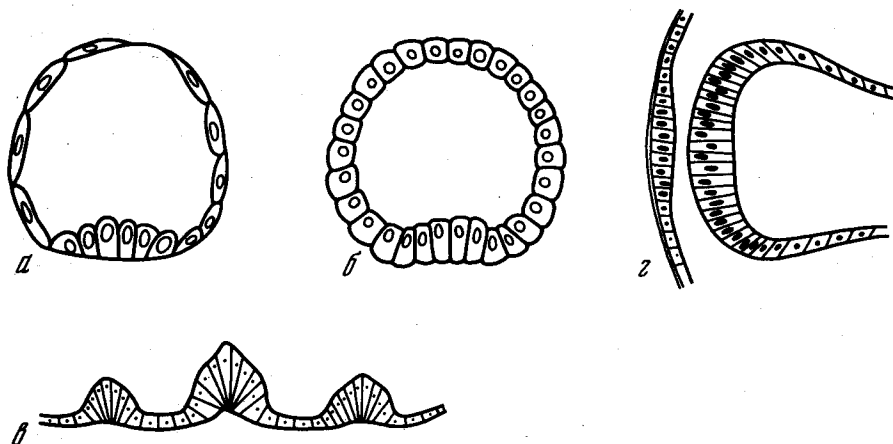


Рис. 1. Некоторые примеры расчленения эпителиальных стенок зародышей на домены поляризованных и неполяризованных клеток

а — ранний зародыш *Eriperipatus trinidadensis* (Protracheata); б — поздняя бластула *Toxorhynchites brevipes* (морской еж); в — глазные зачатки в эктодерме зародыша *Limulus* (Arthropoda); г — линза и зачаток глаза зародыша позвоночных

развития (например, у насекомых); обособление поляризованных клеток презумптивной энтодермы перед началом и в процессе ее инвагинации от растягиваемой эктодермы; поляризация клеток нервной пластинки перед началом нейруляции; образование эктодермальных плакод органов чувств, апикальных гребешков парных конечностей и т.п.; поляризация клеток осевой мезодермы перед началом сомитогенеза [4–6] (см. рис. 1).

Начальные условия выделения поляризованных доменов различны: в раннем развитии они могут быть связаны с актами соплазматической сегрегации (бластула-гастрола морского ежа [44]), позже — с индукторами. Важно, однако, отметить, что практически ни в одном из случаев начальные условия не определяют границ будущих доменов. В ряде случаев (почкование у асцидий) локальных начальных условий вообще не удается обнаружить и можно говорить о “чистой” самоорганизации доменов.

Наши вопросы относятся именно к фазе вычленения областей поляризованных клеток. При этом мы будем интересоваться не столько причиной и механизмом деформации клеток, сколько координацией этой формы их активности. Почему, возникая локально в определенном месте пласта, она распространяется далее, но лишь до вполне определенного предела? Могут ли деформации клеток сами организоваться в клеточной массе, или эта организация подчинена специальному внешнему контролю?

Цель работы — обоснование наблюдаемого формирования надклеточной упорядоченности в эмбриональном материале исходя из его более элементарных свойств.

Экспериментальные предпосылки модели

1. Поляризация эмбриональных клеток — активный процесс, требующий затрат метаболической энергии.

Экспериментально поляризация клеток в ткани индуцируется при нарушении механического равновесия в интактном зародыше путем рассечения ткани или эксплантации ее фрагментов [7]. Подобные операции вызывают активные деформации эмбрионального материала, в ходе которых изменяется форма отдельных клеток так, что увеличивается площадь межклеточных контактов на участках поверхности фрагмента [8–11].

Деформации этой категории характеризуются латентным периодом порядка нескольких минут и полностью подавляются при угнетении метаболизма — понижении температуры, добавлении ингибиторов АТФ или цианида [7]. На этом основании их относят к категории активных [7]. Из анализа гистологических препаратов следует, что описанные деформации клеток сопровождаются не только деформацией клеточной мембраны, но и более глубокими перестройками всего цитоскелета [8–11].

2. Поляризация клетки — переход типа “все или ничего”.

Достаточно полное феноменологическое описание активной деформации клеток получено в экспериментах с клеточными культурами на искусственном субстрате (пластик, стекло) [12]. Большинство видов эмбриональных клеток формирует прочный адгезионный контакт с поверхностью.

Адгезия клеток к подложке не есть простое прилипание, но активный процесс псевдоподиального прикрепления, сопровождающийся деформацией клетки, подобной ее деформации в эпителиальном пласте [12]. В ли-

температуре представлена обширная экспериментальная информация о реорганизации цитоскелета, сопровождающей распластывание и адгезию клеток [12, 13]. Однако эта информация пока не внесла достаточную ясность в понимание активного поведения клетки. Вопрос о силах, заставляющих клетку распластываться по подложке, остается неясным. Но некоторые сведения, касающиеся общего характера процесса, необходимые и достаточные для нас на данном этапе, получить удастся.

Важно, что процесс распластывания имеет характерные черты перехода типа "все или ничего". Если говорить лишь об устойчивых состояниях, а не о промежуточных нестабильных формах, то их для клетки в заданных условиях два: шарообразное — без адгезии и распластанное — с насыщающей адгезией. При различных вариациях условий взаимодействия клетки с подложкой (например, при изменении плотности мест связывания на подложке [14]) в качестве асимптотического всегда обнаруживается одно из двух названных альтернативных состояний. Данные по кинетике распластывания указывают на существование определенного периода задержки (5 мин) в состоянии без адгезии, по истечении которого процесс прикрепления протекает кооперативно [14].

Названные факты нетривиальны, поскольку молекул, ответственных за адгезию на клеточной поверхности, вполне макроскопическое количество (10^5 – 10^7). При этом до образования связи с подложкой эти молекулы относительно свободно и независимо друг от друга диффундируют в плоскости мембраны [16]. Исходя из этого можно было бы ожидать практически непрерывный спектр состояний прикрепления клетки. В действительности их нет.

Таким образом, обсуждаемое поведение клетки представляет собой фазовый переход (типа первого рода) — кооперативную смену макроскопического состояния. Природой этого перехода только начинают интересоваться [17]. Но уже сам факт такого перехода независимо от понимания его механизма позволяет приписать клетке два альтернативных, существующих в одних и тех же условиях и устойчивых (по крайней мере в малом) состояния. Поскольку переходы между этими состояниями связаны с деформацией клетки, можно говорить о присущей ей механической активности.

Нетривиальность морфологической поляризации проявляется еще и в том, что соответствующая способность в эмбриональном материале возникает и сохраняется только в определенные, ограниченные интервалы развития [47]. При этом данную способность приобретает большое количество клеток, в том числе и те, которые в норме никогда не поляризуются [47]. Так, у морского ежа могут поляризоваться все клетки зародыша на стадии бластула-гастрюла, а в норме поляризуется лишь вегетативная часть бластулы [18]. В зародышах амфибий на стадии нейрулы и ранней хвостовой почки способны к поляризации практически все клетки, но эта способность проявляется лишь в опытах по эксплантации [18].

3. Упругие напряжения в эмбриональном материале.

В опытах по эксплантации, проводившихся в условиях, когда исключены активные механохимические процессы, типа описанных выше, выявлена дополнительная категория деформаций [7]. Эти деформации можно считать пассивными. Для них характерно отсутствие латентного периода —

обнаруживаются немедленно после нарушения интактности эмбрионального материала [7].

Пассивные деформации отражают наличие в интактной ткани предсуществующих упругих напряжений [7]. Помимо механической упругости клеточной мембраны, вместе с прилегающим кортикальным цитоскелетом, ее внешним носителем, является специальная форма внеклеточного матрикса, общая для ряда эпителиев — базальная ламина. Ей, а также специализированным структурам межклеточных контактов обязаны когерентные свойства эпителиальной ткани. Пассивные деформации зародышевого материала являются именно таким свойством.

4. Упругие напряжения порождаются активными деформациями клеток.

Если изолировать фрагмент эмбриональной ткани, предсуществующие механические напряжения в нем немедленно релаксируют. Однако со временем (порядка получаса [19]) такой же процедурой рассечения, как и в предыдущем случае, их вновь регистрируют [19]. Эта повторная регистрация напряжений сопряжена с появлением в массе клеток ограниченного числа морфологически поляризованных. Разумеется, в отличие от пассивного сброса напряжений их повторная генерация — процесс активный, т.е. АТФ-зависимый.

Фактор генерируемых упругих напряжений в принципе способен играть роль дальнего действия сигнализации — механическую активность данной клетки должны почувствовать другие на значительном расстоянии от нее. Подобное дальнее действие является одной из наиболее общих предпосылок самоорганизации макроскопического порядка [48]. Более конкретно рассматривается ниже.

5. Упругие напряжения контролируют "дальний порядок" активной деформации клеток в массе.

Наличие дальнего порядка — главная отличительная черта интактной эмбриональной ткани по сравнению с тканью, целостность которой нарушена. В стенке бластулы морского ежа поляризованы клетки в пределах зоны (вегетативная полоска) с детерминированным местоположением и фиксированными границами. Наличие глобального контроля клеточных процессов проявляется здесь в подавлении поляризации способных к этому клеток боковой стенки [18]. При нарушении целостности зародыша простым местным рассечением упругие напряжения в нем релаксируют и при этом он лишается всяких признаков дальнего пространственного порядка. Вместо стандартного расчленения на компартменты обнаруживают хаос клеточных деформаций [18]. С восстановлением целостности в ходе процесса регенерации восстанавливается и исходный тип организации [18].

На счет глобальной регуляции клеточных процессов относится и свойство размерной инвариантности (скейлинг) развития зародыша — его способность сохранять пропорции частей при вариации размеров целого. Подробнее это рассматривается ниже.

6. Ближние взаимодействия клеток. Контактная поляризация.

Хаотичность клеточной поляризации в ткани без натяжений (п. 5) проявляется лишь в относительной независимости поведения удаленных друг от друга клеток. Но ближние корреляции механической активности при этом не нарушаются — соседние клетки преимущественно сохраняют однотипное состояние — деформированное или недеформированное.

Вообще в массе эмбрионального материала никогда не встречаются одиночные поляризованные или неполяризованные клетки, но всегда — целые группы соседних.

За данную кооперативность механической активности клеток в коллективе ответственные контактные межклеточные взаимодействия, такие, что уже поляризовавшиеся клетки индуцируют к поляризации своих ближайших соседей. Это так называемая контактная поляризация клеток [11, 20].

Процессы, аналогичные или полностью соответствующие контактной поляризации клеток, описаны также на культурах [21, 22]. И здесь ближние взаимодействия обеспечивают ближнюю корреляцию направлений осей морфологической поляризации клеток. При этом установлено, что существенно необходимой чертой таких взаимодействий являются адгезионные контакты [22].

Наглядная демонстрация явления контактной поляризации представлена в экспериментах по трансплантации [23]. При подсадке фрагмента зародышевого материала, в норме никогда не поляризующегося (брюшная эктодерма зародыша амфибий) в область поляризованных клеток (спинная эктодерма зародыша), наблюдается распространение фронта контактной поляризации по исходно неполяризованной клеточной массе [23]. Характерная скорость такого распространения, зарегистрированная во многих экспериментах [24], составляет около 1–2 мкм/мин.

Резюмируем представленные фактические сведения сводкой существенных для дальнейшего выводов.

а). Индивидуальные клетки зародышевых эпителиев в период их морфогенетической активности обладают механической активностью. За счет метаболической энергии они способны самопроизвольно деформироваться, обладая двумя дискретными устойчивыми в малом формами: изотропной и морфологически поляризованной.

б). Клеточный материал, рассматриваемый как сплошная среда, обладает чисто механической пассивной упругостью.

в). Механическая активность данной клетки в ткани подвержена контактному влиянию со стороны соседних. Контактные взаимодействия обеспечивают кооперативность поляризации клеток.

Выделенные свойства клеточного материала сами по себе не элементарны. Обуславливающие их субклеточные механизмы, по всей видимости, достаточно сложны. И все же, когда ставится вопрос об организации групповой активности клеток в зародышевой ткани, эти свойства могут рассматриваться как элементарные. Именно на их основе с помощью теоретической модели мы попытаемся обосновать наблюдаемое формирование макроскопической упорядоченности поляризации клеток в эпителии.

Формулировка модели

Рассматривается плоский монослой клеток, сцепленных между собой и с упруго деформируемой подложкой. Каждая клетка пласта моделируется как упругий элемент, релаксированное состояние которого соответствует изотропной форме. Клетки, кроме того, обладают механохимической активностью, следствием которой является наличие наряду с изотропным альтернативного устойчивого состояния. В последнем клетки вытянуты перпендикулярно пласту и сжаты в касательном направлении. Подложкой считается контактирующий со слоем активных клеток зародышевый материал, не проявляющий способности к активным деформациям.

Предлагаемая динамическая модель имеет феноменологический характер. Мы не постулируем какой-либо конкретный внутриклеточный механизм морфологической поляризации. Механическая активность клеток интерпретируется в достаточно общем виде следующим образом.

Вводится скалярный динамический параметр p [19, 25], характеризующий состояние внутриклеточной системы контроля механохимической активности. По предположению в исходном изотропном состоянии клетки $p = 0$ при поляризации в направлении, перпендикулярном пласту, $p > 0$. Подчеркнем, что параметр p вводится не как характеристика формы клетки, а скорее как мера активной силы, генерируемой при ее деформации.

Реально процесс поляризации определяется, вероятно, многими физическими и биохимическими параметрами клетки. О них нам пока известно очень мало. В чисто феноменологическом описании мы поступаем подобно тому, как это делается в феноменологической теории критических явлений в статистической физике [26], а именно выделяем один эффективный параметр — параметр порядка p , который описывает темп-лимитирующую степень свободы внутриклеточной динамики, обуславливающей механическую активность.

Введение феноменологического параметра p имеет целью включение в формальное описание основных наблюдаемых макроскопических черт процесса клеточной поляризации — внутреннего бистабильный контроль и межклеточную кооперативность. Соответствующая математическая модель имеет вид динамического уравнения для p_{ij} (ij — индексы двумерного массива клеток в пласте)

$$dp_{ij}/dt = 1/\tau f(p_{ij}) + \sum_{kl}' \varphi(p_{ij} - p_{kl}). \quad (1)$$

Здесь свойство бистабильности процесса активных деформаций выражается в И-образной форме нелинейной зависимости $f(p)$ (рис. 2). Сумма в (1) берется по ближайшим соседям клетки i, j . Учет контактных взаимодействий в форме второго члена уравнения (1) подразумевает, что функция φ обращается в нуль при нулевом значении аргумента $p_{ij} - p_{kl}$. Иными словами, если соседние клетки поляризованы в равной мере, они не оказывают взаимного поляризующего или деполаризующего влияния.

Ниже будет предполагаться гладкость распределения p_{ij} . Это позволяет: а) считать величины $p_{ij} - p_{kl}$ относительно малыми и использовать для функции φ линейную аппроксимацию $\varphi \approx \varphi' \cdot (p_{ij} - p_{kl})$; б) заменить дискретные клеточные индексы i, j непрерывным радиус-вектором $\vec{r}$, переходя при этом к описанию в терминах скалярного поля $p(\vec{r}, t)$. Считая также, что эффект контактной поляризации изотропен в плоскости $\{x, y\}$, получим вместе (1)

$$\partial p / \partial t = 1/\tau f(p) + D_p \nabla^2 p; \quad D_p = d_{\text{кл}}^2 d\varphi(\rho)/d\rho|_{\rho=0}. \quad (2)$$

Здесь появившийся новый параметр D_p имеет смысл коэффициента переноса поляризации.

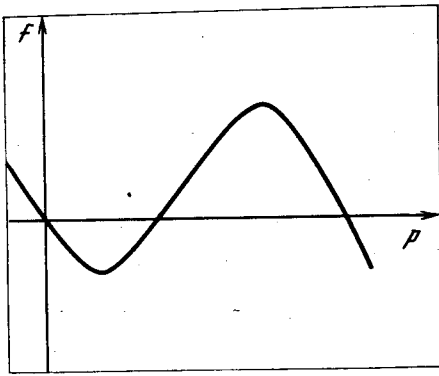


Рис. 2. Характер функции внутриклеточного контроля механо-химической активности $f(p)$

Уравнение (2), не говоря ничего о механизмах клеточной поляризации и ее транслокации, представляется адекватным описанием наблюдаемого явления распространения фронта поляризации по морфогенетически активным тканям. Параметры этого описания τ и D_p могут быть оценены из измерений скорости распространения, о чем будет сообщено в другой работе.

Недостающим в уравнении (2) необходимым элементом описания является контроль динамики $p(\vec{r}, t)$ со стороны механических напряжений.

Естественно считать, что касательные натяжения должны препятствовать активному сжатию клеток (их морфологической поляризации), поскольку при этом должна совершаться дополнительная механическая работа. Внешние сжатия, напротив, должны способствовать поляризации. Такой эффект формально выражается добавлением в уравнение (2) слагаемого, пропорционального следу тензора касательных напряжений:

$$\partial p / \partial t = 1/\tau f(p) + D_p \nabla^2 p - k \text{Tr} \sigma_{ik}. \quad (3)$$

При этом подразумевается, что напряжение сдвига в плоскости клеточного слоя, при котором не изменяется площадь поперечного сечения, никак не сказывается на процессе активного сжатия клеток [27].

В отсутствие внешних сил единственным источником напряжений в пласте являются процессы активных деформаций клеток. Активное деформирующее напряжение, связанное с клеточной поляризацией, в первом приближении можно принять изотропным и пропорциональным степени поляризации

$$\sigma_{ik}^{\text{акт}} = \epsilon \delta_{ik} p. \quad (4)$$

Реакция на это напряжение — вектор касательных смещений $\vec{u}$, может быть найден из условия механического равновесия [19, 27], релаксация к которому, как отмечалось, является быстрым процессом по сравнению с активными деформациями клеток.

Соответствующее условие выглядит следующим образом:

$$-q \vec{u} + \partial \sigma_{ik}^{\text{акт}} / \partial x_k + \partial \sigma_{ik}^{\text{упр}} / \partial x_k = 0. \quad (5)$$

Здесь первое слагаемое представляет собой силу в касательном направлении, действующую на единичную площадку, сдвинувшуюся из исходного положения на вектор $\vec{u}$. Эта сила является реакцией упругой подложки. Второе слагаемое — упругая сила, генерируемая в самом пласте вследствие его неоднородной деформации. Последний член — сила, возникающая из-за неоднородности активных напряжений в пограничных с выделенной площадкой областях пласта.

С учетом линейных соотношений между тензором упругих напряжений $\sigma_{ik}^{\text{упр}}$ и вектором смещений $\vec{u}$ [28] и выражения для тензора активных напряжений (4) [27], условие равновесия (5) переписывается в векторной форме

$$-q \vec{u} + Eh/(1 - \sigma^2) \text{grad div } \vec{u} - Eh/2(1 + \sigma) \text{rot rot } \vec{u} + e \text{grad } p = 0. \quad (6)$$

Этим уравнением определяется поле деформаций $\vec{u}$, генерируемых полем механохимической активности $p(\vec{r}, t)$. Здесь E и σ — упругие постоянные материала клеточного пласта: модуль Юнга и коэффициент Пуассона соответственно; h — толщина пласта; q — коэффициент сдвиговой жесткости подложки.

Величина $\sigma_{ik} = \sigma_{ik}^{\text{акт}} + \sigma_{ik}^{\text{упр}}$, контролирующая динамику распределения $p(\vec{r}, t)$, находится интегральным уравнением (6) (см. "Приложение А") и выражается в виде

$$\text{Tr} \sigma_{ik} = \epsilon/\pi R_d^2 \int K_0(|\vec{r} - \vec{r}'|/R_d) p(\vec{r}', t) d^2 \vec{r}', \quad (7)$$

где $R_d^2 = hE/q(1 - \sigma^2)$.

После подстановки этого выражения в (3) получаем замкнутое описание динамики поля клеточной поляризации $p(\vec{r}, t)$

$$\partial p / \partial t = 1/\tau f(p) + D_p \nabla^2 p - k \epsilon/\pi R_d^2 \int K_0(|\vec{r} - \vec{r}'|/R_d) \times p(\vec{r}', t) d^2 \vec{r}'. \quad (8)$$

Существенной чертой самого процесса и его описания (8) является эффективная нелокальность. В соответствии с выражением (7) локальная поляризация вызывает упругие напряжения в прилегающей неполяризованной области пласта. Этот эффект ощущается до расстояния порядка $\Delta r \sim R_d$ и растет по мере расширения поляризованного домена, препятствуя этому расширению.

Наряду с R_d — характерный масштаб распространения упругой реакции на локальную поляризацию клеток — модель (8) имеет второй характерный пространственный масштаб. Он определяет длину когерентности процесса контактной поляризации клеток и приблизительно оценивается как $R_p = \sqrt{D_p \tau}$. Наличие двух характерных пространственных масштабов является одной из существенных предпосылок спонтанного упорядочения через тьюрингову неустойчивость [48]. В следующем разделе мы убедимся, что таковая действительно имеет место и исследуем околоритическое поведение в больших деталях. Сформулированная модель будет цитироваться ниже как модель I.

Специального внимания достоин вырожденный случай пласта, не взаимодействующего с внешней упругой подложкой (модель II [19]). В этом случае первый член в уравнении механического равновесия (4) отсутствует и, как следствие, — один из двух характерных масштабов (R_d) исчезает (формально $R_d \rightarrow \infty$). Поскольку внутреннего ограничения диапазона дальнего действия теперь в задаче нет, необходимо явно учесть ограниченность размеров пласта.

Для простоты сформулируем соответствующую математическую модель в случае одного пространственного измерения. Пусть выделенный одномерный массив активных клеток протяженностью L граничит на концах

с материалом, лишенным способности к активной морфологической поляризации, но обладающим обычной механической упругостью. В таком окружении края компетентного к поляризации фрагмента должны смещаться при его поляризации, вызывая при этом упругую реакцию. Учтем, кроме того, напряжения в пласте, возникающие за счет внешней силы независимо от поляризации его клеток.

Соответствующее редуцированное уравнение механического равновесия имеет вид

$$d\sigma^{упр}/dx + \epsilon dp/dx = 0. \quad (9)$$

Граничным условием для него является

$$(\epsilon p + \sigma^{упр})|_{0,L} = -q|_{0,L} + F. \quad (10)$$

В выражениях (9), (10) $\sigma^{упр}$ — единственная компонента тензора напряжений в одномерной модели. В левой части равенства (10) стоит выражение для полной (активной плюс упругой) силы на границе поляризующегося слоя клеток. В правой части — упругая реакция внешнего материала — q плюс независимая от поляризации внутренних клеток внешняя сила F .

Интегрируя уравнение (9) с учетом (10) и закона Гука $\sigma^{упр} = E \frac{du}{dx}$, получаем выражение для величины упругих напряжений

$$\sigma^{упр} = \epsilon (qL/(k + qL) \langle p \rangle - p) + F. \quad (11)$$

Соответственно уравнение эволюции распределения $p(x, t)$ будет:

$$\partial p / \partial t = 1/\tau f(p) + D_p d^2 p / dx^2 - k \epsilon qL/(k + qL) \langle p \rangle - F. \quad (12)$$

Здесь $\langle p \rangle$ обозначает среднее по длине пласта

$$\langle p \rangle = 1/L \int p(x, t) dx. \quad (13)$$

В отличие от модельного пласта с упругими внешними связями в каждой точке (модель I) в модели II упругая реакция на локальные процессы активной деформации когерентна для всего пласта. Это обстоятельство отражено в отсутствии весового множителя в нелокальном члене динамики (12). Именно такое дальное действие является источником глобального контроля процессов клеточного уровня и свойства размерной инвариантности в том числе.

Исследование поведения модели I

В исходном состоянии по предположению упругие напряжения отсутствуют и клетки неполяризованы

$$p = p_0 \equiv 0; \quad \sigma_{ik} \equiv 0. \quad (14)$$

Данное состояние, очевидно, удовлетворяет стационарной задаче $\partial p / \partial t = 0$, поскольку значение $p = 0$ является одной из трех нулевых точек функции $f(p)$ (см. рис. 2).

Пока это состояние асимптотически устойчиво, механохимическая активность, хотя в принципе присуща каждой клетке, подавлена в коллективе. Однако вариацией параметров исходное состояние может быть выведено к критической точке потери устойчивости. Эта точка является одновременно и точкой ветвления новых, вообще говоря, пространственно-модулированных состояний. Вопрос о том, когда (при каких значениях параметров) это происходит, решается путем анализа динамики малых по амплитуде возмущений $\delta p(\bar{r}, t) = p - p_0$ исходного состояния (14).

Если не интересоваться поведением в приграничных областях пласта, считая все его линейные размеры существенно превосходящими внутренние характерные размеры задачи R_p и R_d , то нормальными модами линейаризованного уравнения движения для малоамплитудных возмущений являются гармонические $\delta p(\bar{r}, t) = A(t) e^{i\bar{k}\bar{r}}$. Временная зависимость соответствующей амплитуды экспоненциальна

$$\delta p(\bar{r}, t) = e^{\lambda(k)t + i\bar{k}\bar{r}} \quad (15)$$

Вопрос о критической точке выясняется нахождением условий обращения в нуль максимального из λ при всевозможных значениях волнового вектора $\bar{k}$.

Связь временного показателя λ с волновым числом k устанавливается дисперсионным уравнением, которое для данного случая имеет вид

$$\tau \lambda(k) = \alpha - R_p^2 k^2 + E R_d^2 k^2 / (1 + R_d^2 \cdot k^2); \quad \alpha = f'(0) \quad (16)$$

$$E = \epsilon k \tau$$

Предпосылкой неустойчивости тьюрингова типа (когда критической является пространственно-модулированная коллективная мода) является дисперсионная зависимость с максимумом при $k \neq 0$. Необходимый для этого рост декремента λ с волновым числом в области малых значений последнего обеспечивается нелокальной компонентой динамики (третье слагаемое в дисперсионном уравнении (16)) при условии

$$\sqrt{E} R_d > R_p. \quad (17)$$

Таким образом, характерный масштаб распространения упругой реакции на локальную поляризацию клеток (R_d) должен быть достаточно велик по отношению к длине когерентности процесса контактной поляризации клеток (рис. 3).

Каждый из параметров линейаризованной динамики: α, R_p, R_d, E , а также их комбинации в принципе могут исполнять роль критического, т.е. вывести исходное гомогенное состояние к порогу асимптотической неустойчивости. Последний достигается, когда вершина дисперсионной кривой касается оси абсцисс. Это есть тьюрингова неустойчивость, ибо соответствующее волновое число отлично от нуля. Простой анализ выражения (16) дает параметры критической точки

$$\mu_{кр} = 0; \quad \mu = \sqrt{\alpha + 2E} - \sqrt{E} - R_p/R_d \quad (18)$$

и волновое число критической моды

$$k_{кр}^2 = \sqrt{E} / R_p \cdot R_d - 1/R_d^2. \quad (19)$$

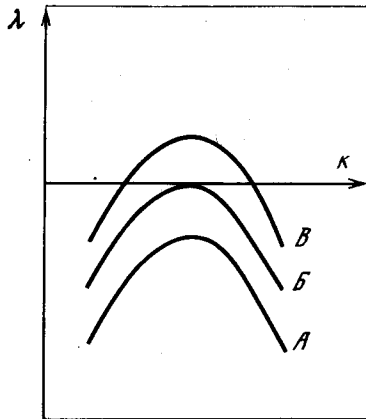


Рис. 3. Форма зависимости $\lambda(k)$ в соответствии с уравнением (16)

A — при докритическом значении бифуркационного параметра μ ; B — в критической точке (18); B — при закритическом значении параметра μ : $\mu > 0$

Рис. 4. Два типа бифуркации макроскопически неоднородных состояний $\bar{p}(x)$ при тьюринговой неустойчивости

a — закритическая бифуркация; б — докритическая бифуркация

Бифуркация пространственно-модулированных режимов. Анализу окрестного поведения вблизи порога неустойчивости Тьюринга посвящена обширная литература [29–31]. Тот факт, что соответствующий анализ, как правило, относится к системам реакционно-диффузионного типа, не мешает нам воспользоваться основными полученными результатами ввиду общности математического описания. Ранее было показано, что кинетические уравнения, по форме очень близкие к (8), получаются путем редукции обычной двухкомпонентной реакционно-диффузионной системы с определенными дополнительными условиями [32, 48].

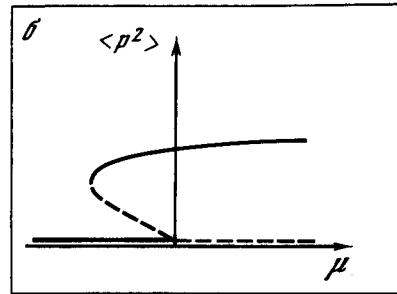
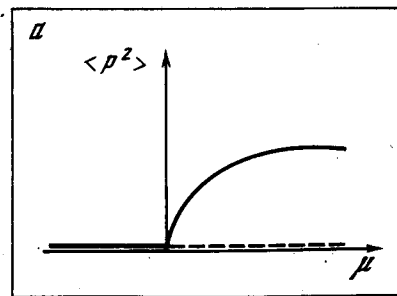
а). Случай пространственной размерности $d = 1$.

В этом случае кинетическое уравнение для $p(x, t)$ трансформируется к виду

$$\partial p / \partial t = 1/\tau f(p) + D_p \partial^2 p / \partial x^2 - kE/2R_d \int e^{-|x-x'|/R_d} p(x', t) dx'. \quad (20)$$

Однако дисперсионные соотношения (16), а также величины параметров в критической точке остаются неизменными.

В общем случае ветвление новых макроскопических состояний в критической точке может быть двух различных типов: докритическим и закритическим. Во втором случае переход к новому макросостоянию за порогом неустойчивости происходит без скачка ("мягкий переход"). В этом случае



бифуркационный анализ может быть проведен традиционными методами теории возмущений [29–31, 33]. Получающиеся таким образом стабильные профили $\bar{p}(x)$ оказываются модулированными критической гармоникой $\cos k_{cr} x$ с амплитудой малой в меру близости к порогу неустойчивости [33] (рис. 4).

На рис. 5 показана эволюция распределения $\bar{p}(x, t)$ к асимптотическому состоянию $\bar{p}(x)$, полученная для данного случая путем численного решения уравнения (20). Отметим, что при генерации пространственного распределения $\bar{p}(x)$ локальным малым по амплитуде начальным возмущением исходного гомогенного состояния дальнейшая эволюция $p(x, t)$ осуществляется путем распространения "волны переброса".

Другой типичный случай картины ветвления — докритическая бифуркация — отличается тем, что новое устойчивое состояние зарождается сразу с конечной амплитудой до порога асимптотической неустойчивости исходного состояния $p = 0$. Форму профиля $\bar{p}(x)$ в данном случае нельзя, как выше, установить путем бифуркационного анализа. Критическая точка $\mu = 0$ вообще не является особой для неоднородного распределения. Соответствующая информация доступна главным образом из численного анализа [34]. Однако в частном случае существенного отличия пространственных масштабов $R_d \gg R_p$ графические полукачественные методы анализа оказываются вполне информативными (см., например, [35]).

В данном случае асимптотические состояния представляют собой доменные структуры с относительно узкой переходной зоной ($\Delta r \sim R_p$) между областями полностью поляризованных клеток $p = 1$ и неполяризованными участками ($p = 0$). Ширина доменов и интервалы между ними недетерминированы параметрами задачи. Определены лишь нижние границы для этих величин [35].

Действительно, если клеточная поляризация индуцируется каким-либо образом локально, подавляющий эффект латеральных натяжений пренебрежим пока мало поляризованных клеток. При этом и если выполнено условие

$$\int_0^1 f(p) dp > 0, \quad (21)$$

эффект контактной поляризации (диффузионный член в уравнении (20)) приводит к расширению поляризованной области путем распространяющегося фронта. Условие (21) хорошо известно как условие распространения стационарного фронта "переброса" [36].

Ограничить это распространение может лишь нарастающий эффект натяжений, определяемый отрицательным нелокальным членом в уравнении (20). Поскольку данный эффект растет от нуля с ростом ширины домена поляризации l_p , он приводит к остановке фронта только при $l_p > l_{min}$. Та же причина — упругие натяжения — препятствует инициации новых центров клеточной поляризации в окрестности $\Delta x \sim R_d$ поляризованной области. Тем самым определяется минимальное расстояние между двумя поляризованными доменами. В разделе "Иллюстрации..." представлены результаты численного анализа, подтверждающие приведенные качественные соображения.

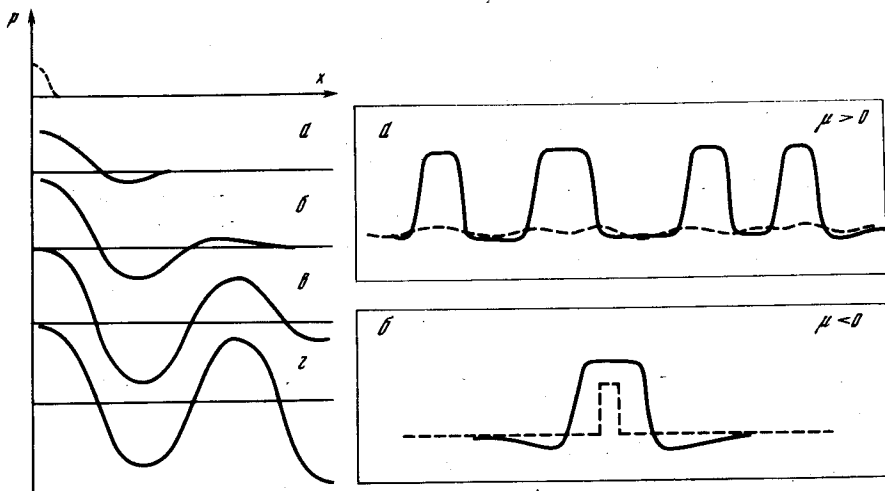


Рис. 5. Эволюция к асимптотическому состоянию $\bar{p}(x)$ за порогом "мягкой" бифуркации состояния $p \equiv 0$ в уравнении (20). Получено численным решением уравнения (20)

$a-d$ — профиль $p(x, t)$ в последовательные моменты времени; пунктир — начальное возмущение $p(x, 0)$. Используемые параметры в безразмерных единицах: $D = 5 \cdot 10^{-3}$, $\tau = 5 \cdot 10^{-2}$; $R_d = 0,1$, $f = 4p + 0,3p^2 - 2p^3$

Рис. 6. Форма асимптотических распределений $\bar{p}(x)$ доменного типа в модели I (20) при $R_p \ll R_d$

a — при закритическом; b — при докритическом значениях параметра μ . Пунктир — начальные состояния $p(x, 0)$

Хотя в критической точке тьюринговой неустойчивости для пространственно модулированных макросостояний никаких пороговых эффектов быть не должно, характер распределений $p(x)$ по разные стороны этой точки различается. В области асимптотической устойчивости однородного состояния $\mu < 0$ поляризованные домены могут сформироваться лишь путем жесткого начального возбуждения. В этой области распределение зон клеточной поляризации определяется распределением внешних стимулов. В частности, при одноцентровой стимуляции формируется уединенный домен поляризованных клеток. В закритической области $\mu > 0$, где однородное поляризованное состояние асимптотически неустойчиво, специального внешнего возбуждения активности клеток не требуется. Расчленение на поляризованные и неполяризованные зоны пласта возникает самопроизвольно. Устанавливающиеся в результате макроскопические паттерны клеточной поляризации при этом, вообще говоря, нерегулярны. Ни ширины поляризованных доменов, ни промежутки между ними не фиксированы однозначно. В то же время такие макросостояния не являются и хаотическими, поскольку обе названные величины имеют определенные нижние пределы.

Предсказать, какой тип ветвления (докритический или закритический) имеет место, можно, исходя из значений коэффициентов нелинейного разложения функции $f(p)$, а также временных показателей кратных гармоник

ческих мод $e^{2ik_{кр}x}$. Последние оказываются сцепленными с критической в решении нелинейной задачи (20). Закритическая бифуркация имеет место, если выполнено условие существенной невырожденности [37]:

$$|\lambda(2k_{кр}) - \lambda(k_{кр})| > \beta^2/\gamma. \quad (22)$$

Здесь параметры β и γ являются коэффициентами разложения функции $f(p)$:

$$f(p) \simeq \alpha p + \beta p^2 - \gamma/3 p^3. \quad (23)$$

В обратном случае

$$1 > (2k_{кр}) - \lambda(k_{кр}) < \beta^2/\gamma \quad (24)$$

бифуркация неоднородных состояний в точке тьюринговой неустойчивости становится докритической [37].

Из уравнения (16) выясняется, что левые стороны неравенств (22), (24) определены величиной отношения R_p/R_d . В случае, если эта величина близка к единице, условие (22) удовлетворяется при конечных значениях β и γ .

В этом случае имеем закритическую бифуркацию пространственно-модулированных распределений $\bar{p}(x)$, обладающих совершенным дальним порядком (пространственной периодичностью). Напротив, когда $R_d \gg R_p$ разница $\Delta\lambda$ мала. Поэтому для любых конечных величин β , γ выполнено условие докритической бифуркации неоднородных распределений $\bar{p}(x)$. Паттерны клеточной поляризации, как уже отмечалось, в данном случае не обладают строгой пространственной регулярностью.

б). Пространственная размерность $d = 2$.

Особенностью тьюринговой неустойчивости для двумерного пространства является то, что определенное вырождение при этом всегда присутствует. Действительно, условием (18), (19) определена только абсолютная величина волнового вектора нормальных мод возмущения $e^{i\vec{k} \cdot \vec{r}}$. При этом его ориентация остается неопределенной. Если на данную ориентационную вырожденность не накладывается вырожденность по значениям волнового числа (т.е. выполнено условие (22)), то решение уравнения (8) вблизи критической точки представляется в общем виде суперпозицией

$$\bar{p}(\vec{r}) = \sum_I W_I e^{i\vec{k}_I \cdot \vec{r}}; \quad |\vec{k}_I| = k_{кр}. \quad (26)$$

Отбор ограниченного числа направлений I плоских волн в суперпозиции (26) осуществляет нелинейность функции $f(p)$. Нетрудно убедиться, что член второго порядка в разложении (23) оставляет лишь тройки одномерных гармоник

$$e^{i\vec{k}_I \cdot \vec{r}}; \quad I = 1, 2, 3,$$

волновые вектора которых образуют правильный треугольник. Тем самым двумерные паттерны клеточной поляризации $\bar{p}(\vec{r})$ должны представлять собой регулярную гексагональную решетку [37, 38]. Следствием ориентационной вырожденности тьюринговой точки является докритический характер зарождения таких состояний [38]. Более детальный бифуркационный анализ здесь не требуется, поскольку он ничем не отличается от бифур-

кационного анализа для реакционно-диффузионных моделей, доступного из литературы [38].

Если же критическая точка вырождена в том смысле, о котором говорилось в предыдущем разделе (т.е. $R_p \ll R_d$), то паттерны $\bar{p}(\bar{r})$ трансформируются так же, как для одномерного случая. При этом характерно нарушение регулярности и ограничения снизу для размеров поляризованных доменов и расстояний между ними.

Негомогенные состояния в модели II

Дальнейшее, выражаемое членом $\langle p \rangle$ в динамике параметра $p(x, t)$, т.е. когерентная упругая реакция всего пласта на локальную активность клеток придает некоторые характерные черты коллективной поляризации клеток.

Особенностью критической точки потери устойчивости исходного неполяризованного состояния является то, что независимо от параметров модели (12) первой неустойчивой модой всегда оказывается гармоника с наибольшей длиной волны. При граничных условиях для параметра p вида

$$\partial p / \partial x|_{0,L} = 0, \quad (27)$$

это косинусоидальная полуволна. В сказанном легко убедиться исходя из выражений

$$\lambda_n = 1/\tau\alpha - D_p k_n^2; k_n = n\pi/L; n = 1, 2, \dots \quad (28)$$

$$\lambda_0 = 1/\tau\alpha - k\epsilon qL/(k + qL),$$

где k_n и λ_n волновое число и соответствующий временной показатель нормальных мод $e^{\lambda_n t} \cos(k_n x)$ линеаризованной динамики в модели (12). Заметим, что в модели I с ограниченным радиусом упругой реакции величина критического волнового числа меняется в зависимости от параметров модели (см. выражение (19)).

Локальный характер бифуркации негомогенных распределений в окрестности порога $\lambda_1 = 0$ выясняется в двухмодовом приближении

$$p = C_1(t) \cos \pi x/L + C_2(t) \cos 2\pi x/L. \quad (29)$$

В рамках этого приближения уравнение (12) дает

$$\dot{C}_1 = \lambda_1 C_1 + \beta C_1 C_2 - 3/4 \gamma (C_1^3 + 2 C_1 C_2^2), \quad (30)$$

$$\dot{C}_2 = (\lambda_1 - 3 D_p \pi^2 / L^2) C_2 + \beta C_1^2 / 2 - 3/4 \gamma (C_2^3 + 2 C_2 C_1^2).$$

Нетривиальные стационарные решения $\{\bar{C}_1, \bar{C}_2\}$ вблизи порога $\lambda_1 = 0$ представляются в виде

$$\bar{C}_2 \approx -\beta \lambda_1 / 3\gamma (\lambda_1 - 3 D_p \pi^2 / L^2 + 2\beta^2 / 3\gamma), \quad (31)$$

$$\bar{C}_1^2 \approx -2/\beta (\lambda_1 - 3 D_p \pi^2 / L^2) \bar{C}_2.$$

Если полный размер пласта L не слишком мал, так что $3 D_p \pi^2 / L^2 < 2\beta^2 / 3\gamma$, то решение (31) существует при $\lambda_1 < 0$, т.е. в докритической

области. Это автоматически означает, что указанное стационарное решение неустойчиво [39] и, следовательно, должно существовать стабильное неоднородное распределение $\bar{p}(x)$, не являющееся продуктом бифуркации исходного состояния. Можно ожидать, что это распределение, как и в случае докритической бифуркации в модели I, имеет доменный характер [19]. В приложении Б проводится анализ выделенного макросостояния такого типа, а именно — состояния с единственной доменной стенкой. Определены значения параметра p на участках плато распределения p_1, p_2 и относительные протяженности этих участков l_1/l_2 . Показана также асимптотическая устойчивость данного состояния.

Важный вывод состоит в том, что названные параметры распределения $p_1, p_2, l_1/l_2$ оказываются размерно-инвариантными. Этот вывод, как мы полагаем [19, 47], имеет непосредственное отношение к обоснованию способности к регуляции пропорций, характерной для процесса регенерации в морфаллактических полях [41].

Из независимости таких характеристик распределения $\bar{p}(x)$, как $p_1, p_2, \langle p \rangle$ от длины отрезка (приложение Б), следует возможность стационарных состояний с произвольным числом доменов и распределением их длин. Естественно, эта произвольность ограничивается условием малости ширины переходной области $\delta \sim R_p$ по отношению к размерам доменов l_1, l_2 . Одновременно это означает, что все макросостояния, в которых участков непрерывного плато более двух (мультидоменные структуры), являются состоянием безразличного равновесия. Единственным асимптотически устойчивым состоянием является бинарное расчленение.

Несмотря на подвижность границ доменов в мультидоменных структурах, одна глобальная характеристика должна оставаться неизменной. Независимо от полного размера и детального характера распределения $\bar{p}(x)$ средняя величина $\langle p \rangle$, а вместе с ней и отношение совокупных протяженностей областей поляризованных и неполяризованных клеток однозначно определено. Названные характеристики во всех мультидоменных структурах такие же, как в выделенной, асимптотически устойчивой структуре бинарного членения.

Иллюстрации, полученные путем численного решения уравнения (12)

Средствами аналитического исследования мы не можем судить об эволюции распределения $p(x, t)$ вне достаточно малых окрестностей асимптотических состояний, т.е. за пределами применимости линейного приближения. Вопрос о том, как система приходит к этим состояниям, начиная "издалека", может проясниться лишь путем численного анализа.

Основные результаты этого анализа таковы. В широкой области значений параметров $\tau, D_p, k\epsilon$ асимптотическое состояние типа бинарного членения является притягивающим. На рис. 7 показана эволюция профиля к единому асимптотическому распределению $\bar{p}(x)$ при различных вариантах начальной функции $p(x, 0)$. Эта эволюция, как видно, имеет однотипный характер. Она проходит через относительно быструю фазу формирования фронта и медленную завершающую фазу его поступательного перемеще-

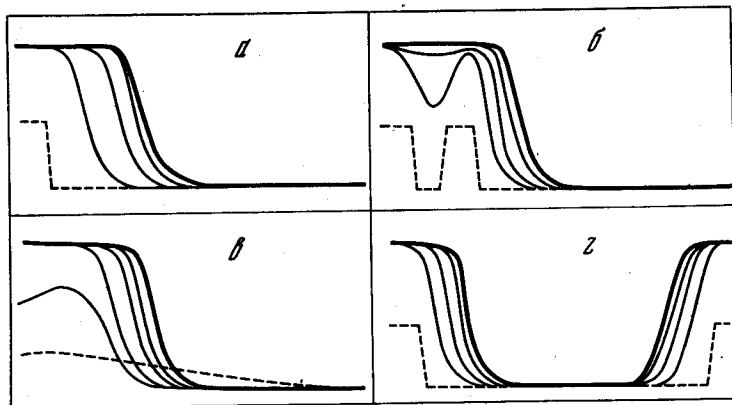


Рис. 7. Эволюция распределения $p(x, t)$ в модели II при различных начальных условиях (пунктир)

Жирные линии — асимптотические профили $\bar{p}(x)$. Численное решение уравнения (12) при значениях параметров в безразмерных единицах $D = 5 \cdot 10^{-3}$; $\tau = 5 \cdot 10^{-2}$; $f = -3,5p + 15p^2 - 10p^3$

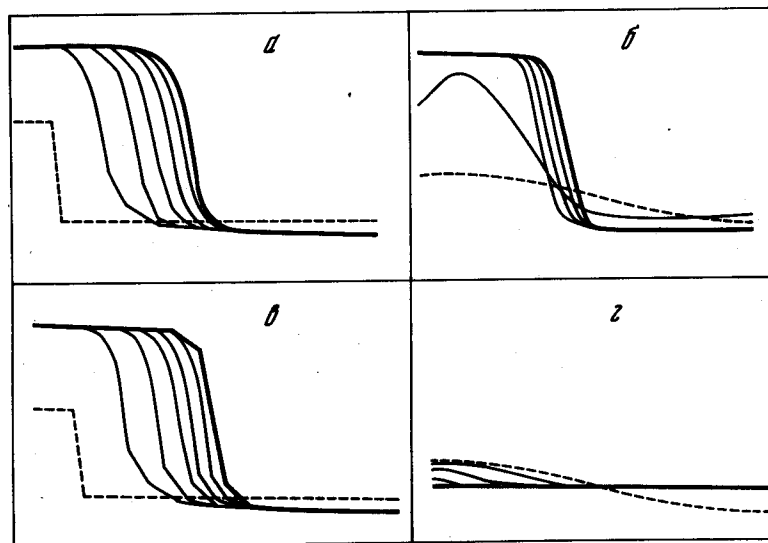


Рис. 8. Эволюция распространения $p(x, t)$ в модели II при двух значениях бифуркационного параметра λ_1

а, б — асимптотически неустойчивое исходное состояние $p \equiv 0$; в, г — состояние $p \equiv 0$ метастабильно. Во втором случае малоамплитудные возмущения релаксируют (г), в первом — выводят к доменной структуре $\bar{p}(x)$ (в). Параметры те же, что и на рис. 7. Функция $f(p)$ в случае в, г: $f = -3,5p + 15p^2 - 10p^3$, в случае а, б: $f = 0,5p + 15p^2 - 10p^3$

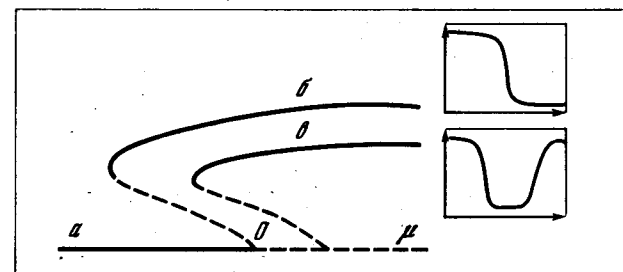


Рис. 9. Диаграмма стационарных состояний для модели II. Сплошные линии соответствуют устойчивым, пунктирные — неустойчивым ветвям решений уравнения (12). Ветви а, б, в соответствуют неполяризованному состоянию и состояниям с одним (б) и двумя поляризованными доменами (в)

ния без изменения формы вплоть до остановки в положении, предсказываемом выражением (Б7).

При вариации параметра α , входящего в выделенный бифуркационный параметр λ_1 , удается разграничить области метастабильности и асимптотической неустойчивости исходного состояния $p \equiv 0$.

При $\lambda_1 < 0$ неполяризованное состояние и состояние с доменной поляризацией сосуществуют как альтернативные, устойчивые в малом решения, переходы между ними нуждаются в стимулах конечной амплитуды (рис. 8, в, г). В области неустойчивости $\lambda_1 > 0$ тот же переход к доменной поляризации может осуществляться и сколь угодно малым по амплитуде неоднородным возмущением (рис. 8).

Рис. 7, г иллюстрирует возможность формирования при соответствующей инициации структур членения пласта с двумя и более доменами поляризации. Обобщением приведенной информации об асимптотических состояниях уравнения (12) и переходах между ними является диаграмма, показанная на рис. 9.

Сопоставление с биологическими данными

Как уже отмечалось в вводной части работы, образование доменов поляризованных клеток — универсальное морфогенетическое явление. Именно это событие размечает последующие морфогенезы, потому что поведение поляризованных и неполяризованных участков эпителиев резко отличается друг от друга. Как правило, первые образуют инвагинационные выпячивания.

Модель, представленная нами, позволяет трактовать организацию эпителиев перед началом морфогенетических движений — вычленение в них зон морфологической поляризации клеток — как первичное событие, не требующее какой-либо предварительной разметки. Главным результатом работы является демонстрация того факта, что соответствующая самоорганизация зародышевой ткани есть продукт коллективной динамики механически активных клеток. При этом предполагаемые более элементарные свойства зародышевого материала можно считать вполне надежно обоснованными в эксперименте. На биологических примерах этого раздела мы продемонстрируем описательные возможности модели.

Морфогенезы покровных структур. Процессы закладки различных структур кожного покрова — волос, щетинок, перьев, желез, чешуек — осуществляются в результате взаимодействия эпидермиса с клетками мезенхимы в подстилающей дерме [42]. Формирование всех этих придатков начинается однотипно: в эпидермисе возникают утолщения — плакоды, под которыми конденсируется мезенхима [42]. Далее происходит либо выпячивание, либо втягивание эпидермиса, и от этого зависит, какая программа дальнейшего развития будет в нем включена [42].

На том основании, что возникновение плакод в эпидермисе регистрируется прежде заметной конденсации мезенхимы [42], можно предположить ведущую роль эпидермиса в организации паттернов кожного покрова. Наиболее распространены два типа таких паттернов: гексагональные решетки (таково, например, расположение перьев) и нерегулярные паттерны — волоски, щетинки.

Отмечено, что формирование гексагональной решетки плакод, как в случае перьевых зачатков, происходит не одновременно на всей поверхности кожи, но распространяющимся фронтом от позвоночника в латеральных направлениях [42].

Дополнительной деталью для структур нерегулярного типа является ограниченность снизу и сверху расстояний между соседними зачатками [34].

Сеть акорных филамент в дерме и базальная ламина могут рассматриваться как носители пассивной упругости, беря на себя роль подложки в модели I. В литературе на основании факта существования "полей ингибирования" в окрестности каждого зачатка с дополнительным предположением о том, что радиус распространения ингибиторного поля нефиксирован, но имеет некоторое распределение [34].

Мы в результате проведенного исследования можем уточнить физическую природу ингибиторного поля. В окрестности сформировавшейся эпидермальной плакоды возникновение другой подавляется вследствие тангенциальных натяжений. При этом даже однозначный радиус действия подавляющего эффекта натяжений (как в нашей модели) приводит к макроскопическим распределениям плакод с нефиксированными, но ограниченными сверху и снизу расстояниями, если генерация соответствующей активности клеток осуществляется статистически.

Из проведенного исследования модели I при сопоставимых значениях характерных длин R_p и R_d естественным образом вытекают наблюдаемые черты процесса формирования гексагональной решетки перьевых зачатков. При этом наблюдаемая пространственно-временная упорядоченность обосновывается на базе экспериментально документированных свойств клеточного материала и не нуждается в предположениях о "детерминационных волнах" [42] или "запрограммированной временной последовательности развития зачатков" [42].

Отметим, что согласно предлагаемой интерпретации, ведущая роль в пространственной организации морфогенеза покровных структур отводится механохимической активности клеток эпидермиса. Но при этом дерма, исполняющая роль пассивной подложки, должна влиять на тип макроскопической упорядоченности через параметр q , определяющий величину характерного радиуса дистантных взаимодействий R_d . Этим наша интер-

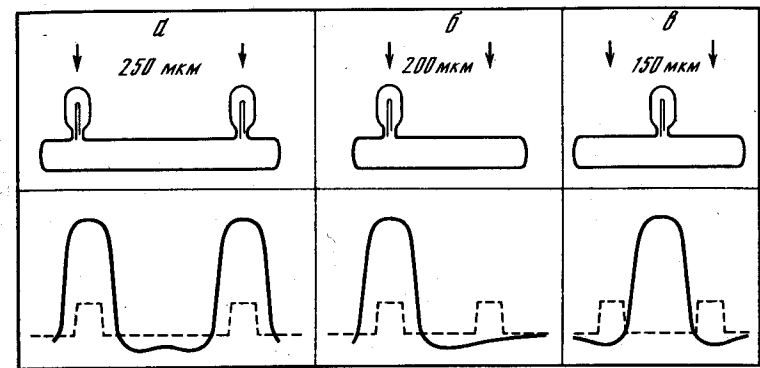


Рис. 10. Схема опытов по механической индукции почкования у гидроидов [43] а–в и их интерпретация в рамках модели I. Стрелки на рис. А–В соответствуют местам приложения нажимов. На рис. а–в показаны полученные численным решением уравнения (20) асимптотические профили $\bar{P}(x)$ (сплошные линии) и соответствующие начальные условия (пунктир). Безразмерные параметры, использованные при вычислениях $D = 5 \cdot 10^{-3}$; $\tau = 5 \cdot 10^{-2}$; $p_d = 0,4$; $f = 0,5p + 15p^2 - 10p^3$

претация отличается от интерпретации Остера и др. [42], в которой ведущая роль отводится механизму самопроизвольного расслоения мезенхимы.

Эксперименты по индукции почкования на морских гидроидах Пликкер в опытах с использованием механической стимуляции почкования гидроидов [43] наглядно продемонстрировал проявление полевых черт морфогенеза. Эти опыты интересны для нас тем, что позволяют сделать некоторые количественные оценки параметров модели. Схема опытов дана на рис. 10.

При воздействии на столон двумя механическими стимулами, каждый из которых в отдельности индуцирует морфогенез боковой почки, наблюдается следующая "интерференционная" картина. При близком приложении стимулов генерируется только одна почка, причем расположенная между местами воздействия. Таким образом, оказывается, что локализация внешнего стимула морфогенеза не совпадает с локализацией морфогенетического отклика на него. Это свидетельствует о том, что процесс морфогенеза становится существенно автономным после внешней инициации. Внешний индуцирующий сигнал включает коллективный клеточный процесс, исход которого определяется не столько самим сигналом, сколько групповыми свойствами реагирующего клеточного материала.

При увеличении расстояния между точками внешней индукции (рис. 10, б) снова формируется одна растущая почка, но локализована она уже на одном из мест воздействия. Отклик в месте приложения второго подавляется. На еще больших удалениях оба стимула оказываются результативными.

Отмечалось, что первым наблюдаемым событием при почковании гидроидов является формирование домена колонообразных клеток в эктодерме столона. На этом основании мы можем пытаться интерпретировать приведенные результаты в рамках представленной модели самоорганизующейся механохимической активности клеток. Рис. 10, а–в, полученный

путем численного решения уравнения (20) при разных вариантах начальных условий, имитирующих внешние стимулы, демонстрирует соответствующую описательную силу модели.

Качественное объяснение приведенных результатов численного анализа таково. При малом взаимном удалении начальных очагов поляризации (порядка или меньше длины когерентности процесса контактной поляризации R_p) за счет эффекта контактной поляризации происходит индукция механической активности клеток в области между местами инициации. Затем зона клеточной поляризации сужается за счет нарастающих тангенциальных натяжений. Если же расстояние между начальными стимулами к поляризации больше характерной длины кооперативности R_p , но не превышает характерного радиуса распространения упругой реакции R_d , то определяющим оказывается именно эффект взаимного подавления зародышей поляризации. Оба очага поляризации в силу этого эффекта не могут сосуществовать — сохраняется лишь один. При удалении на расстояния, превышающие R_d , эволюция каждого из начальных очагов поляризации происходит независимо от другого.

Из приведенной интерпретации следует оценка для двух характерных размеров, являющихся феноменологическими параметрами модели: $R_p \leq 150$ мкм; $R_d \approx 250$ мкм.

Эксперименты по регенерации зародышей морского ежа. Наиболее полное описание явления дришевских регуляций дано в экспериментах на зародышах морского ежа. Установлено, что такие регуляции возможны не позднее, чем на той стадии (поздняя бластула), когда устанавливается стабильное расчленение стенки зародыша на поляризованную вегетативную пластинку и неполяризованную анимальную часть [47]. Регуляция после удаления части эмбрионального материала связана как с пропорциональным уменьшением зоны поляризации в вегетативной области, так и с тем, что в поляризацию вовлекаются участки анимальной области, нормально в ней не участвовавшие.

Приведем несколько более детальную картину процесса регуляции. Если произвести операцию не позже стадии средней бластулы, то регенерационный процесс отчетливо распадается на две фазы. Первая из них состоит в замыкании раны и характеризуется значительной вариабельностью возникающих форм. Хотя распространение клеточной поляризации имеет место на этой стадии, в ней отсутствуют черты глобального контроля. Очаги поляризации могут спонтанно формироваться в произвольных местах, размеры поляризованных областей недетерминированы, их границы размыты [18].

Вторая фаза регенерации после замыкания раны характеризуется включением глобальной регуляции, которая обеспечивает правильную крупномасштабную структуру распределения поляризованных и неполяризованных клеток [18]. Описанное изменение характера регуляционного процесса, очевидно, связано с восстановлением целостности зародыша [18].

Способностью продолжить нормальное развитие после заживления раны обладает не любой фрагмент бластулы. Критичным является наличие в этом фрагменте выделенной группы клеток — микромеров, которая в норме располагается на вегетативном полюсе зародыша. Так, восстановления нормального развития не наблюдается, если изолирована группа ани-

мальных blastomeres на стадии дробления или анимальная часть бластулы [44]. Но после подсадки в такую, неспособную развиваться редуцированную бластулу микромеров ей сообщается соответствующая способность [44]. При этом количество микромеров может не играть роли [44].

С другой стороны, при трансплантации в анимальную область нормального зародыша дополнительной группы микромеров наблюдается характерное удвоение структур [44].

Из приведенных данных, очевидно, можно сделать два качественных вывода: все клетки стенки бластулы на рассматриваемой стадии способны к активной морфологической поляризации; механические натяжения в стенке (релаксирующие при ее рассечении) существенны для организации дальнего порядка процессов клеточного уровня.

Для более основательной интерпретации опытов можно привлечь модель, предложенную в данной работе. Клеточную стенку бластулы можно представить как изолированный (от упругой подложки) эпителиальный пласт. Наличие тургора в полости бластулы должно препятствовать сокращению ее поверхности. Грубо это можно имитировать условием постоянства площади пласта. Тем самым вариант модели II кажется адекватным в первом приближении.

Неспособность анимальной полубластулы к морфогенетической активности указывает на то, что однородное неполяризованное состояние стенки является относительно устойчивым. На языке модели этому соответствует область бифуркационного параметра левее критической точки на диаграмме рис. 9. На этом же языке микромерам отводится роль затравочной поляризации клеток. Этого достаточно для интерпретации опытов по подсадке микромеров, цитированных выше.

Двухфазность регуляционного процесса мы относим на счет эффекта тангенциальных натяжений. В отсутствие таких натяжений (замкнутая или замкнутая, но сморщенная из-за недостаточного тургора бластула) нелокального члена в динамике клеточной поляризации нет. Фронты контактной поляризации могут спонтанно зарождаться и распространяться в таком пласте, но при этом не возникает отрицательной обратной связи, контролирующей такое распространение. По этой причине клеточная поляризация лишена черт макроскопической упорядоченности. Округление замкнутого зародыша на второй фазе регенерационного процесса свидетельствует о возникновении тургора в его полости, а следовательно, и о появлении тангенциальных натяжений в ограничивающей эпителиальной стенке. Натяжения, во-первых, стабилизируют однородное неполяризованное состояние клеточного пласта и, таким образом, стирают картину хаотической поляризации первого этапа; и, во-вторых, являются источником отрицательной обратной связи (член $-\langle p \rangle$), способной обеспечить глобальный контроль клеточной активности. Проявлением этого контроля является размерная инвариантность макроскопической структуры членения пласта на зоны морфогенетической активности клеток, что было продемонстрировано в разделе "Негомогенные состояния..."

Морфогенез амфибий. Как было показано ранее [7], в морфогенезе амфибий от стадии поздней бластулы до хвостовой почки может быть прослежена последовательность нескольких полей натяжения: поля поздней бластулы-гастролы, нейрулы, а также нескольких более локальных

полей, выявляемых на стадии хвостовой почки — поля хвостовой области, жаберно-головного района и т.д. Несмотря на ряд специфических различий, в основе каждого из этих полей лежит один и тот же фундаментальный топологический элемент, который описывается и нашей моделью: группа активно поляризованных клеток, ориентированных под значительными углами (хотя и не всегда точно перпендикулярно) к поверхности пласта и окружающими их клетками, тангенциально растянутыми первыми. Каждое последующее поле создается за относительно короткий период (менее чем за 1 ч) и остается затем топологически неизменным в течение нескольких часов. Именно эти поля необходимы для обеспечения дальнего порядка в морфогенетических процессах [7].

Построение каждого такого нового поля можно рассматривать как явление самоорганизации, контролируемое, однако, начальными условиями, задаваемыми предшествующими морфогенезами. Например, начальные условия для формирования нейруляционного поля — кранио-каудальное растяжение—латеро-медиальное сжатие материала спинной стенки, вызванное гастрюляционными движениями. Последующая массовая клеточная поляризация в презумптивной нервной пластинке может быть в соответствии с нашей моделью прямым результатом этого сжатия. Тот факт, что нервная пластинка (рассматриваемая как домен поляризованных клеток) резко отделена от окружающих тангенциально растянутых клеток в поперечной, а не продольной плоскости, также соответствует модели, поскольку она постулирует распространение волны поляризации именно в поперечной плоскости (совпадающей с направлением исходного сжатия клеток).

На зародышах амфибий нетрудно проверить одно из основных предсказаний модели: релаксация ткани (устранение тангенциальных натяжений) должна способствовать клеточной поляризации. В наших опытах удавалось наблюдать значительную поляризацию клеток в районах, нормально растянутых и неполяризованных уже через несколько минут после их релаксации путем надразов. Более подробно эти результаты будут опубликованы позже.

Заключение

При формулировке настоящей модели мы стремились удовлетворить условию не привлекать в качестве постулатов сущностей, которые нельзя уже сейчас обосновать доступными экспериментальными данными. Другим, столь же существенным требованием, была простота формального описания, т.е. использование по возможности минимального числа параметров и уравнений. При этом мы старались не вводить параметры и переменные, не доступные прямой количественной оценке в эксперименте.

При такой постановке задачи неизбежны значительные огрубления. Наиболее уязвимым звеном модели является представление механохимической активности клеток единственной динамической переменной, физический смысл которой мы не умеем пока однозначно определить. Мы рассчитываем, что этот смысл выяснится по мере дальнейшего развития теории, когда удастся обосновать способность к активным изменениям формы клеток на уровне молекулярных и надмолекулярных перестроек.

Вполне вероятно, что динамическая модель цитогеля, разрабатываемая в последнее время Остером и др. [45], сыграет роль затравки при построении такой теории.

Однако остающаяся неопределенность в данном месте не препятствует тому, чтобы охарактеризовать используемые параметры модели экспериментальным путем. Параметр p — мера клеточной поляризации — важен для нас лишь как мера активной силы, генерируемой клеткой. Эту силу можно попытаться измерить, например, методом рассечений. Используемая в формальной модели функция $f(p)$, характеризующая триггерные свойства процесса активной деформации клеток, также доступна для экспериментального анализа. В частности, можно предложить с этой целью исследование зависимости скорости распространения фронта поляризации клеток от величины внешней, тангенциально растягивающей пласт силы.

Последний (не по значению) вопрос, который должен быть затронут в связи с предлагаемой моделью, касается общего положения об универсальности механизма спецификации позиционной информации в морфогенетических полях. В многочисленных вариантах трансплантационных экспериментов с зародышами показано, что организация пространственного порядка в полях различных эмбриональных зачатков осуществляется под контролем одинаковых механизмов [41]. Именно это обстоятельство в эмбриологической литературе принято относить на счет универсальности механизма спецификации позиционной информации. В представленной модели такая спецификация или разметка морфогенетической активности зародышевых клеток является продуктом коллективной динамики клеточной поляризации. Предложенный механизм пространственной самоорганизации эмбрионального материала, очевидно, может быть универсальным в той мере, в какой контактный перенос поляризации может осуществляться между нормально неконтактирующими тканями. Имея в виду фундаментальность механохимической формы активности зародышевых клеток, это кажется вполне естественным. Гистологические наблюдения в трансплантационных экспериментах на зародышах амфибий дают обоснование этим общим качественным соображениям [23].

Литература

1. Wessels N.K. // Evolution and development. B.; N.Y.: Springer, 1982. P. 115–154.
2. Nardi J.B. // Differ. 1981. Vol. 20. P. 97–109.
3. Wessels N.K. Tissue interactions and development. N.Y.; Menlo Park, 1977. 380 p.
4. Гурвич А.Б. Атлас и очерк эмбриологии позвоночных и человека: Практ. медицина. 1909. 340 с.
5. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Неполноусые. М.: Наука, 1981. 208 с.
6. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.
7. Belousov L.V., Dorfman Ya.G., Cherdantsev V.G. // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1975. Vol. 34. P. 559–574.
8. Reggio H., Condrier E., Louvard D. // Membranes in growth and development. N.Y.: Liss, 1982. P. 115–130.
9. Misek D.E., Bard E., Rodriguez-Boulant E. // Cell. 1984. Vol. 39. P. 537–541.
10. Belousov L.V., Naumidi I.I. // Cell Differ. 1983. Vol. 12. P. 191–198.
11. Белоусов Л.В., Лучинская Н.Н. // Цитология. 1984. Т. 25. С. 939–944.

12. Васильев Ю.М., Гельфанд И.М. Взаимодействие нормальных и неопластических клеток со средой. М.: Наука, 1981. 220 с.
13. Spooner B.S. // BioScience. 1975. Vol. 25. P. 440–451.
14. Weigel P.H., Schaar R.L., Köhlenschmidt M.S. et al. // J. Biol. Chem. 1979. Vol. 254. P. 10830–10838.
15. Edelman G.H. // Science. 1983. Vol. 219. P. 450–457.
16. Poo M.M., Poo W.J., Lam J.W. // J. Cell Biol. 1978. Vol. 76. P. 483–501.
17. Bell G.I., Dembo M., Bongrand P. // Biophys. J. 1984. Vol. 45. P. 1051–1064.
18. Белоусов Л.В., Богдановский С.Б. // Онтогенез. 1980. Т. 11. С. 467–475.
19. Белинцев Б.Н., Белоусов Л.В., Зарайский А.Г. // Там же. 1985. Т. 16. С. 5–14.
20. Черданцев В.Г. // Там же. 1977. Т. 8. С. 335–360.
21. Middleton C.A. // Exp. Cell Res. 1977. Vol. 109. P. 349–359.
22. Yamada K.M., Olden K., Hahn L.-H. // Cell surface. L.; N.Y.: Acad. press, 1980. P. 43–78.
23. Belousov L.V. // W. Roux' Arch. Develop. Biol. 1980. Vol. 188. P. 1–7.
24. Петров К., Белоусов Л.В. // Онтогенез. 1984. Т. 15. С. 643–648.
25. Белинцев Б.Н., Белоусов Л.В., Зарайский А.Г., Волькенштейн М.В. // ДАН СССР. 1985. Т. 281. С. 708–711.
26. Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Статистическая физика. М.: Наука, 1976. 583 с.
27. Белинцев Б.Н., Савич Д. // Биофизика. 1985. Т. 30. С. 284–291.
28. Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Теория упругости. М.: Наука, 1965. 202 с.
29. Acemiy J.F.G., Nicols G. // Bull. Math. Biol. 1975. Vol. 37. P. 589–601.
30. Haken H. // Rev. Mod. Phys. 1975. Vol. 47. P. 67–103.
31. Kuramoto Y., Tsusuki T. // Progr. Theor. Phys. 1975. Vol. 54. P. 687–699.
32. Belintsev B.N., Livshitz M.A., Volkenstein M.V. // Ztschr. Phys. B. 1981. Bd. 44. S. 345–351.
33. Белинцев Б.Н., Лифшиц М.А., Волькенштейн М.В. // ДАН СССР. 1981. Т. 257. С. 487–491.
- 33a. Belintsev B.N., Livshitz M.A., Volkenstein M.V. // Phys. Lett. A. 1981. Vol. 82. P. 375–377.
34. Meinhardt H. Models of biological pattern formation. L.; N.Y.: Acad. press, 1982. 230 p.
35. Кернер Б.С., Осипов В.В. // ЖЭТФ. 1978. Т. 74. С. 1675–1686.
36. Франк-Каменецкий Д.А. Диффузия и теплопередача в химической кинетике. М.: Наука, 1967. 491 с.
37. Лифшиц М.А. // Биофизика. 1984. Т. 29. С. 699–705.
38. Nitzan A., Ortoleva P. // Phys. Rev. A – Gen. Phys. 1981. Vol. 21. P. 1735–1755.
39. Sattinger D.H. // Arch. Ration. Mech. and Anal. 1971. Vol. 43. P. 154–168.
40. Wolpert L. // J. Theor. Biol. 1969. Vol. 25. P. 1–45.
41. Sengel Ph. Morphogenesis of skin. Cambridge: Univ. press, 1976. 315 p.
42. Plückert G. // Developmental biology of coelenterates. Amsterdam: Elsevier: North-Holland, 1980. P. 185–193.
43. Horstadius S. Experimental embryology of echinoderms. Oxford: Clarendon press, 1973. 374 p.
44. Oster F.G. // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1984. Vol. 83. P. 329–340.
45. Oster F.G., Murray J.D., Harris A.K. // Ibid. 1983. Vol. 78. P. 83–125.
46. Белинцев Б.Н., Белоусов Л.В., Зарайский А.Г. // Онтогенез. 1985. Т. 16. С. 437–449.
47. Белинцев Б.Н. // Успехи физ. наук. 1983. Т. 141. С. 55–101.

Приложение А

Уравнения (3)–(6) дают замкнутое описание коллективной динамики клеточной поляризации в модельном пласте. Однако это описание может быть редуцировано до одного динамического уравнения следующим образом.

Тензор механических напряжений, контролирующих распространение клеточной поляризации, в соответствии с (3), имеет две составляющие:

активную, связанную с внутриклеточной динамикой, и пассивную – чисто упругую

$$\sigma_{ik} = \sigma_{ik}^{\text{акт}} + \sigma_{ik}^{\text{упр}}. \quad (\text{A1})$$

Первая выражается через значение параметра поляризации p соотношением (4). Вторая связана с вектором деформации $\bar{u}$ выражением [28]

$$T\sigma_{ik}^{\text{упр}} = E/(1-\sigma) \operatorname{div} \bar{u}. \quad (\text{A2})$$

Величина $\operatorname{div} \bar{u}$ находится интегрированием уравнения (6). Беря операцию div от этого уравнения, имеем

$$-\Omega + R_d^2 \Delta \Omega + A \Delta p = 0, \quad (\text{A3})$$

где использованы обозначения

$$\Omega = k T \sigma_{ik}^{\text{упр}}; \quad R_d^2 = Eh/q(1-\sigma^2); \quad A = \epsilon k E/q(1-\sigma^2). \quad (\text{A4})$$

Решение уравнения (A3), стремящееся к нулю при $r \rightarrow \infty$ представляет в виде

$$\Omega = \frac{A}{\pi R_d^2} \int K_0(|\bar{r}-\bar{r}'|/R_d) \Delta p(\bar{r}', t) d^2 \bar{r}', \quad (\text{A5})$$

где $K_0(\rho)$ – функция Макдональда, являющаяся решением уравнения

$$-K_0 + R_d^2 \Delta K_0 = \pi \delta(\rho). \quad (\text{A6})$$

Следующие преобразования позволяют исключить дифференциальный оператор Δp из интеграла (A5):

$$\int K_0 \Delta p d^2 \bar{r}' = \int \operatorname{div} K_0 (\nabla p) d^2 \bar{r}' = \int \operatorname{div} (K_0 \nabla p) d^2 \bar{r}' - \int \nabla K_0 \nabla p d^2 \bar{r}' \quad (\text{A7})$$

Первый интеграл в правой части (A7) заменяется контурным интегралом

$$\int \operatorname{div} (K_0 \nabla p) d^2 \bar{r}' = \oint_L K_0 (\bar{n} \nabla p) dl \quad (\text{A8})$$

и исчезает при граничном условии

$$\nabla_n p|_L = 0. \quad (\text{A9})$$

Второй интеграл в (A7) преобразуется аналогичным образом

$$\begin{aligned} -\int \nabla K_0 \nabla p d^2 \bar{r}' &= -\int \nabla (p \nabla K_0) d^2 \bar{r}' + \int p \Delta K_0 d^2 \bar{r}' = \\ &= -\oint_L \bar{n} p \nabla K_0 dl + \int p \Delta K_0 d^2 \bar{r}'. \end{aligned} \quad (\text{A10})$$

Функция K_0 быстро убывает с ростом аргумента $K_0 \approx \sqrt{\pi/2} \rho e^{-\rho}$. Поэтому для точек, удаленных от границ пласта на расстояния $\gg R_d$, первый интеграл в правой части (A10) пренебрежимо мал. Наконец, используя определение функции K_0 (уравнение (A6)), имеем

$$\int p \Delta K_0 d^2 \bar{r}' = -p(\bar{r}) + 1/\pi R_d^2 \int K_0(|\bar{r}-\bar{r}'|/R_d) p(\bar{r}', t) d^2 \bar{r}'. \quad (\text{A11})$$

Окончательно получаем

$$k T \sigma_{ik} = k \epsilon / \pi R_d^2 \int K_0(|\bar{r}-\bar{r}'|/R_d) p(\bar{r}', t) d^2 \bar{r}'. \quad (\text{A12})$$

Приложение Б

Бистабильность локальной динамики ($f(p)$) плюс фактор кооперативности, представленные в уравнении (12), как известно [36], задают асимптотическое состояние типа доменных стенок. Однако без дополнительных дальнедействующих механизмов не возникает устойчивых местоположений таких стенок. Если стенка сформировалась на достаточном удалении от границ, она движется с постоянной скоростью в том или ином направлении в зависимости от знака интеграла $\int f dp$. Фактор дальнедействия $-\langle p \rangle$ оказывается достаточным для фиксации стенки в однозначно определенном положении.

Состояние с единственной покоящейся стенкой в уравнении (12), удаленной от границ отрезка $[0, L]$ на расстоянии, существенно превосходящее ширину переходной зоны $\delta \sim \sqrt{D_p \tau}$, характеризуется значениями параметра p в двух доменах p_1 и p_2 и координатой стенки по отношению к границам. Для произвольной И-образной функции $f(p)$ указанные характеристики могут быть найдены следующим образом.

К граничным условиям (27) добавляются дополнительные

$$p_{xx}|_{0,L} = 0, \quad (B1)$$

диктуемые требованием гомогенности распределения $p(x)$ в пределах доменов. Уравнение для стационарного распределения $p(x)$

$$1/\tau f(\bar{p}) + D_p \bar{p}_{xx} - k\epsilon qL/(K + qL) \langle \bar{p} \rangle = 0 \quad (B2)$$

для участков плато вблизи границ записывается в виде

$$f(\bar{p}) = E \langle \bar{p} \rangle; \quad E = k\epsilon qL/(K + qL). \quad (B3)$$

Считая здесь $\langle \bar{p} \rangle$ пока неопределенным параметром: $C = E \langle \bar{p} \rangle$, мы можем представить равенство (B3) графически (см. рис. 11). Значение аргумента функции f на уровне C для падающих ветвей кривой $f(p)$ задают значения степени поляризации p_1 и p_2 в доменах.

Далее определяется константа C (т.е. $\langle \bar{p} \rangle$). Первый интеграл уравнения

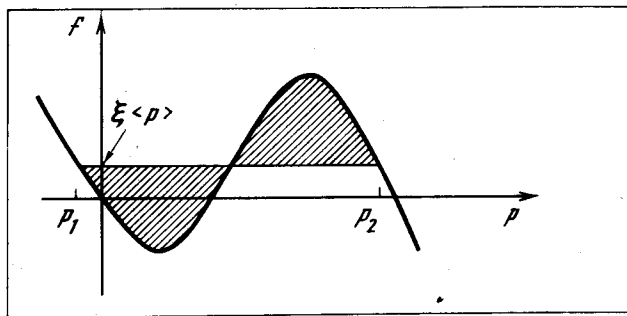


Рис. 11. Графическое определение параметров p_1 , p_2 , $\langle p \rangle$, характеризующих доменные паттерны $\bar{p}(x)$ в модели II

(B2) вместе с граничными условиями (27) дает равенство

$$\Delta \Phi - C \Delta p = 0, \quad (B4)$$

где

$$\Delta \Phi = \int_{p_1}^{p_2} f(p) dp; \quad \Delta p = p_2 - p_1. \quad (B5)$$

На графике рис. 11 этому равенству соответствует условие равенства заштрихованных площадей. Очевидно, этим условием константа однозначно определена.

С найденными значениями p_1 , p_2 и $\langle p \rangle$ из равенства

$$\langle p \rangle = p_1 + \Delta p x; \quad x = l_2/L \quad (B6)$$

и (B4) определяется размер поляризованного домена l_2

$$l_2 \approx L \cdot \Delta \Phi / E (\Delta p)^2. \quad (B7)$$

В предельном случае жесткого закрепления границ пласта $qL \gg K$ отношение l_2/L оказывается независимым от полного размера L . Таким образом, пропорции доменного членения — отношение размеров поляризованной и неполяризованной областей — оказываются инвариантными по отношению к общему размеру пласта.

Вопрос об устойчивости описанного макросостояния по отношению к естественным малым возмущениям профиля $\bar{p}(x)$ решается аналитическим путем по Белинцеву. Удастся показать, что именно бинарная структура (состояние с единственной доменной стенкой) асимптотически устойчива.

УДК 910.1 : 536.75

Самоорганизация земной поверхности (географическая синергетика)

А.Д. Арманд

Институт географии АН СССР

Современная наука о самоорганизации — синергетика [8] — возникла на основе изучения главным образом физических, физико-химических, отчасти биологических явлений. Между тем географическая среда как в природной своей части, так и в социальной может быть способна дать наибольшее разнообразие примеров возникновения порядка и структуры на месте хаоса и однообразия. Попробуем обратить внимание на некоторые из них в настоящей статье.

Все системы, которые по традиции относятся к географическим, возникают и существуют благодаря непрерывному или периодическому притоку солнечной или теллурической энергии. Самоорганизация — это работа, которая не может совершаться без достаточного энергетического обеспечения. Чтобы энергия была направлена на увеличение порядка, а не наобо-

рот, требуется наличие еще некоторых условий, о которых будет сказано в конце, после рассмотрения примеров.

Для наведения порядка в хаосе феноменов географической синергетики вводится рабочая, предварительная классификация этих явлений, возможно, недостаточно строгая с позиций логики.

Образование пассивных статических структур в изотропной среде

К структурам этого типа можно отнести прежде всего сеть трещин, возникающих на высохшей глинистой поверхности. Трещины образуют полигоны с числом сторон от 3 до 8, чаще 5–6. Размеры полигонов варьируют в довольно узких пределах, средний размер зависит от свойств субстрата. Возникновению трещин предшествует образование изотропного двумерного напряжения в поверхностном слое глинистого осадка в результате сокращения его площади. С помощью трещин происходит разрядка напряжения, которая захватывает полосу по обе стороны трещины с шириной n , равной "расстоянию релаксации" (рис. 1). Появление соседней трещины происходит не ближе, чем на расстоянии n от первой и не дальше, чем $2n$. Таким образом, первая трещина, прошедшая в самом слабом месте высыхающего осадка, задает направление и положение, хотя не жестко, для серии подобных образований в своей окрестности. Поскольку напряжение изометрично по плоскости, аналогичная серия возникает перпендикулярно или под большими углами к первой, формируя полигоны. Мелкие неоднородности осадка и поверхности, одновременность высыхания нарушают правильность сети, однако закономерность проявляется как тенденция и обнаруживается статистическими методами.

Аналогичная правильность наблюдается обычно в расположении трещин, рассекающих горные породы. Они образуются под действием тектонических сил или при остывании магматических тел. Интервалы между трещинами регулируются все тем же расстоянием релаксации. Особенно выразителен радиально-концентрический рисунок трещин, так называемая "черепаховая структура", наблюдающийся на поверхности куполообразных складок, брахиантиклиналей. Система тектонических трещин нередко проявляется в рисунке гидрографической сети.

Более или менее регулярное повторение одних и тех же структур на однородной поверхности земной суши — обычный признак того, что поверхность самоорганизовалась в так называемую однородную, или корпускулярную [4], систему. Как и при образовании трещин, размеры ячеек задаются горизонтальными взаимодействиями между элементами системы. В качестве таких ячеек могут выступать водосборные бассейны первого порядка, нивальные кары. Известную правильность можно обнаружить в расположении степных западин. Механизм, регулирующий расстояния между понижениями, состоит в ветровом переносе и накоплении снега [2]. Некоторый минимальный промежуток необходим для того, чтобы во время метели с этого участка могло быть снесено достаточное для образования следующей западины количество снега. В однажды наметившихся местах концентрации твердых осадков начинается расслоение и просадка почвы, вырастают польны, степные кустарники, задерживающие снег, и дальше

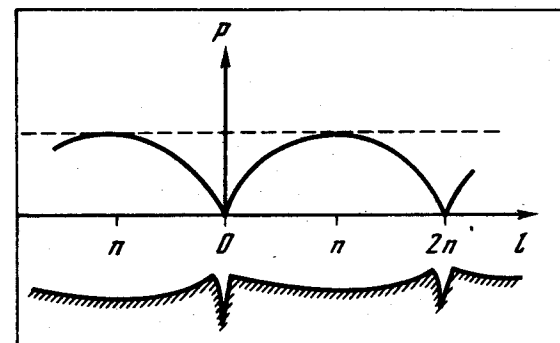


Рис. 1. Распределение напряжений над трещинами высыхания глинистых грунтов p — величина напряжения; l — расстояние; n — расстояние релаксации

развитие западины идет по схеме самоусиления. Таким образом, расстояние релаксации физического напряжения заменяется здесь расстоянием, на котором прекращается действие "конкуренции" за ресурс — за снег или, если речь идет о водосборах, за воду.

Конкуренция (уже без кавычек) за свет, влагу и питательные вещества почвы может быть причиной возникновения регулярных (относительно) расстояний между деревьями в лесу. Иногда, впрочем, в фитоценозах берет верх другая форма самоорганизации — кластеризация, или стягивание растений в одновидовые группы, куртины, парцеллы.

Своеобразные формы самоорганизации образуются на переувлажненной поверхности суши. Сырые луга и низовые болота покрываются кочками — приподнятыми над общей поверхностью дернинками из плотнокустовых злаков или осок. Сеть кочек и разделяющих их ложбинок нередко позволяет заметить определенную правильность в их взаимном расположении. Вариации размеров (диаметров и высот) кочек также невелики. Никогда не удавалось наблюдать, чтобы кочки, разрастаясь в ширину, смыкались в единую поверхность. Очевидно, расчленение поверхности сырых лугов на два уровня — устойчивое свойство, вытекающее из природы этих образований. Можно предполагать, что стремление растений приподнять свою корневую систему над уровнем близкой к поверхности грунтовой воды вызывается физиологической потребностью обеспечить дыхание корневых волосков. С другой стороны, минеральное и водное питание растений не позволяют им строить слишком высокие "пьедесталы", иначе начинается голодание растений. Распределение кочек на поверхности регулируется, по-видимому, тем, что при слишком тесном смыкании их друг с другом затрудняется отток лишней воды в ложбинки, повышается общий уровень водного зеркала и все преимущества приподнятых участков дернового слоя пропадают.

Аналогичный механизм приводит к росту моховых кочек, поднимающихся над уровнем соседних мочажин на верховых сфагновых болотах, когда размеры болота достаточно велики, так что фильтрация воды к краям болота затруднена.

Несмотря на явные отличия этих форм поверхности от трещинных полигонов, их объединяет способность элементарных образований (кочек и трещин) к "дальнодействию". Каждая малая форма, однажды возникнув, предотвращает образование подобных форм в непосредственной близости от нее, на расстоянии, меньшем "расстояния релаксации". Одновременно избыток накопленной в биологической или механической форме энергии не дает промежуткам становиться слишком большими. Отсюда — возникновение пространственной регулярности в своеобразных диссипативных структурах.

Образование активных статических структур в изотропной среде

Следующая группа самоорганизующихся систем отличается от предыдущей достаточно условно лишь тем, что в них присутствует элемент, ответственный за выбор места, живое существо. От множества "решений" этих активных элементов зависит, насколько закономерным будет строение всей развернутой на площади системы. Так, при выборе мест для гнезд, птицы (среди прочего) принимают во внимание расстояние до "соседей" того же вида. При нанесении сети гнездовых участков на карту обнаруживается неслучайность расстояний между ними. То же относится к размещению кормовых и охотничьих участков некоторых животных, особенно живущих в постоянных норах: сурков, песцов и др. Регулярным размещением отличается сеть муравейников, а также сети метеостанций, почтовых отделений, сельских советов.

Несколько более сложную структуру образуют люди, расположившиеся для отдыха на пляже. По данным П. Хаггета [7], расстояния между загорающими тяготеют к трем максимумам распределения. Меньше всего расстояния между влюбленными, образовавшими пары. Следующий интервал образован собравшимися в компании знакомыми и, наконец, наиболее удалены друг от друга незнакомые отдыхающие.

Пример из совершенно другой области. Кучи листьев, собранных уборщиками в осеннем саду, подобно норам животных или гнездам птиц, демонстрируют наличие определенного механизма взаимного "отталкивания".

Все эти системы в той или иной мере проявляют тенденцию к плотнейшей упаковке своих элементов, постулированную теорией центральных мест А. Кристаллера [6]. Элементарной ячейкой, согласно теории, является шестиугольник, в вершинах и центре которого располагаются "центральные места". Этот термин автор относил прежде всего к предпрятиям торговли, однако теория применима также к центрам, выполняющим и другие функции и просто к населенным пунктам. Расположение реальных городов и деревень определяется многими факторами, но среди них играют свою роль и механизмы, регулирующие взаимное удаление элементов однородных систем. Для сети сельских населенных пунктов таким механизмом, очевидно, служит естественная потребность крестьян в пахотных, пастбищных и других угодьях. При этом принцип "платы за расстояние" требует располагать деревню (хутор, выселки), как можно ближе к середине площади угодий, нору, гнездо — к середине кормового участка. Отсюда и воз-

никает неслучайность взаиморасположения жилья людей и животных, пространственная самоорганизация.

Принципиально та же закономерность действует при формировании структуры расположения домов внутри сельских и даже городских поселений. Вопреки господствующим здесь силам "сжатия" или, если угодно, "взаимного притяжения" дома располагаются на некоторых расстояниях друг от друга или хотя бы периодически перемежаются дворами. Но по мере застройки квартала, когда она проходит стихийно, возникает и начинает "давить" на строителей транспортная проблема, потребность в путях сообщения. Нарастающая напряженность проблемы в некоторый момент разряжается "трещиной" в сплошном массиве жилья — переулком. Несколько кварталов, разделенных переулками, ограничиваются более широкой магистралью, улицей. Как и при растрескивании земли, размер элементарной ячейки — квартала — определяется расстоянием релаксации, преломленным в этом случае через сознание людей.

Динамические равновесные структуры в однородной среде

Структуры, о которых пойдет речь ниже, обладают способностью существовать в подвижной среде, непрерывно обновляя слагающее их вещество, но сохраняя при этом форму. Экспериментальным аналогом таких форм служат ячейки Бенара, образующиеся при нагревании масла на плоском противне. Бугорки над выходящими струями жидкости и впадины над нисходящими самоорганизуются в сеть с правильным чередованием тех и других по площади противня. В природе подобное чередование типично для полигональных почв, возникающих в полярных и высокогорных районах поверх слоя многолетней мерзлоты.

Полигональные мерзлотные формы отличаются большим разнообразием. Неодинаковы, по-видимому, и процессы, приводящие к их формированию. Ход процессов не всегда достаточно ясен, но по крайней мере образование некоторых из них можно представить себе следующим образом. Несмотря на обычный для зоны тундры и полярной пустыни избыток влаги, эти территории изредка также подвергаются засухам, происходит пересушивание и растрескивание илистых, глинистых, суглинистых и супесчаных грунтов. В последующем выпадение дождей приводит к заполнению трещин водой и неполному их смыканию. Осенние морозы превращают трещины в ледяные клинья, которые, замерзая и растаивая в течение многих сезонов, постепенно расширяют и углубляют заполненные льдом трещины. После их смыкания с горизонтом многолетней мерзлоты образуется система ячеек, замкнутых льдом со всех сторон, кроме дневной поверхности. Ежегодно сезонная мерзлота герметически запечатывает ячейки также и сверху. Расширение льда при продолжающемся осенью промерзании грунта создает в сужающемся объеме талой земли повышенное давление. В результате поверхность в середине ячейки приподнимается, иногда происходит прорыв "крышки" и излияние насыщенной водой грунтовой массы на поверхность, ее растекание от середины к краям. Повторение этого процесса в течение многих лет ведет к циклическому движению почвенной массы в каждой из ячеек в центре — кверху, по краям — компенсационное погружение вниз. Внешние "кипящие почвы" имеют вид полигональной сети ложбинок,

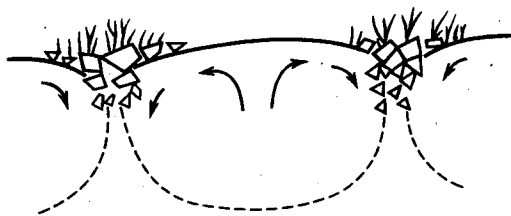


Рис. 2. Схематический разрез через ячейку полигональной почвы в зоне многолетней мерзлоты. Стрелками показано движение грунта; пунктир — граница мерзлоты

разделяющие выпуклые глинистые "медальоны", лишенные в середине растительного покрова (рис. 2). Тундровые растения в ложбинках и по краям медальонов создают термическую изоляцию поверхности и способствуют, таким образом, сохранению мерзлотных перегородок между ячейками. Однажды возникнув, структура полигональных почв сама себя поддерживает до тех пор, пока климат позволяет существовать многолетней мерзлоте.

В тех случаях, когда грунт, кроме мелких фракций, содержит также камни, движение почвы дополняется и подчеркивается их вымораживанием и сортировкой. Камни в полигонах приподнимаются осенью вместе с включающей их замерзающей землей. Весной идет послойное протаивание и проседание грунта, но камни, некоторое время связанные с еще сохранившейся внизу мерзлотой, отстают от проседания. В итоге каждого годового "вздоха" они несколько приподнимаются относительно грунта и наконец оказываются вытолкнутыми на поверхность. Одновременно происходят радиальные пульсации в пределах каждой ячейки, в результате чего каменный материал из полигональных почв оказывается в форме валиков собранным по бордюрам полигонов. Так как движение крупных камней идет быстрее, чем мелких, то одновременно происходит еще и сортировка их по размерам. Ландшафт полигональных тундр, возникших в результате самоорганизации, неизменно поражает своей геометрической правильностью, создавая впечатление работы разумных существ.

Процесс, близкий к тому, который формирует ячейки Бенара, в ясные летние дни образует структуру кучевых облаков. При подогревании снизу как жидкость, так и воздух в нижней атмосфере выталкивается вверх и, преодолев уровень выравнивания давления, растекается в стороны. Охлажденные наверху массы устремляются вниз. Поскольку снижение температуры и соответственно увеличение давления происходит лишь на некотором расстоянии от центра восходящего потока — автоматически возникает более или менее регулярное чередование струй воздуха или жидкости, направленных вверх и направленных вниз.

Синоптики постоянно имеют дело с относительно устойчивыми атмосферными структурами более крупного размера — циклонами и антициклонами. Здесь также имеют место вертикальные перемещения воздуха, возникающие в результате направленного нагревания и охлаждения. Но главная особенность связанных с этим образований — спиральное вихревое движение воздушных масс к центру низкого давления или от центра высокого давления. Вращение — результат действия ускорения Кориолиса на центробежные и центростремительные ветры. Серии вихрей, имеющих в диаметре несколько сот километров, постоянно движутся в пределах

умеренных поясов Земли в целом с запада на восток. Атмосферная система умеренного пояса по наблюдениям наиболее устойчива при одновременном функционировании семи циклонов, хотя в разные моменты число их может меняться от 3 до 9.

Образование неоднородностей в анизотропной среде

Анизотропия среды — это в интересующих нас случаях или поток воды, воздуха, грунта, или уклон поверхности, создающий возможность такого движения. В такой среде центральная симметрия форм или сетей, возникающих в ходе самоорганизации, должна, очевидно, уступить место осевой симметрии. В некоторых случаях подобные условия приводят лишь к трансформации структур, аналогичных описанным выше, иногда же образуются специфические формы.

Болота с моховыми кочками, если они располагаются на пологом склоне, оставляют впечатление общего медленного сползания торфяного и минерального грунта по уклону. В этих случаях кочки преобразуются в гряды, ориентированные по простиранию склона, и вся поверхность грядово-мочажинного болота становится полосатой. Горизонтальные поверхности мочажин представляют собой как бы площадки ступеней. Весь перепад высот сосредоточивается на моховых грядах, которые играют роль плотин для полужидкого грунта мочажин. На грядах могут расти деревца, так что едва ли вся система болотных террас действительно движется со сколь угодно значительной скоростью, но фильтрация воды в одном направлении происходит постоянно в летнее время.

В зоне многолетней мерзлоты, если двигаться от плоских водоразделов к пологим склонам, можно бывает проследить все стадии преобразования каменных многоугольников в каменные полосы. Перемычки многоугольников, направленные по простиранию склона, разрываются, и поверхность оказывается поделенной между чередующимися параллельными полосами камней и мелкозема. Полосы направлены по линии наибольшего уклона. При таком преобразовании мерзлотных форм, очевидно, становится невозможной полная изоляция отдельных ячеек посредством стенок из промерзшего грунта, возникающая в определенный сезон. Однако механизм вымораживания и сортировки каменного материала работает в равной степени как на горизонтальных, так и на наклонных поверхностях.

Самоорганизация в подвижной среде часто оформляется в виде волнового процесса и связанных с ним материальных форм. Ритмичная рябь слоистых и перистых облаков — это отражение волн, осложняющих поверхности раздела воздушных масс разной плотности. Ветровая и волновая песчаная рябь, дюны и барханы — еще примеры запечатленных волновых процессов на границах двух сред. Рябь возникает в результате взаимодействия мелкой неровности на песчаном, илистом или галечном дне потока и образующимся в его "тени" вихрем. Эта пара, связанная обратной связью, сначала положительной, а потом отрицательной, может существовать в единственном числе. Скоро, однако, информация о возникшем возмущении распространяется вниз по течению и в стороны, формы ряби удлиняются и "размножаются". Каналами передачи информации в "неорганизованную"

среду служат, с одной стороны, гармонические колебания водной среды, с другой — прыгающие по дну, или "сальтирующие", песчинки. После образования неровности траектории песчинок собираются в пучки, которые обеспечивают строительным материалом гряды, возникающую на ровном дне ниже по течению. Самоусиление в системе "песчаная гряд-водный вихрь" в некоторый момент сменяется самоторможением и происходит стабилизация микрорельефа, внешне напоминающая стиральную доску. Пока система "живет", материал песчаных гряд непрерывно обновляется, а вся "стиральная доска" медленно смещается вниз по течению. Об устойчивости такой структуры свидетельствует то, что она способна восстанавливать гряды, разрушенные, "стертые" каким-либо внешним фактором. С изменением направления течения гряды адаптируются к новым условиям, перестраиваясь в направлении, перпендикулярном потоку. Вне потока система гряд постепенно разрушается.

Своеобразной модификацией волновых структур, спонтанно возникающих в природе, являются речные излучины, меандры. Механизм взаимодействия потока и русла, формирующий характерную конфигурацию равнинных рек в плане, до сих пор подвергается обсуждению, однако колебательный характер процесса достаточно очевиден. Известно, что при некоторых режимах вращательное, спиральное движение жидкостей и газов более устойчиво, чем прямолинейное, ламинарное. На протяжении речного русла происходят ритмические переключения из одного относительно устойчивого состояния в другое. Когда поток вращается вправо относительно направления течения, одновременно происходит его закручивание против часовой стрелки относительно горизонтальной оси. Здесь, на участках течения, называемых плесами, интенсивно идет углубление русла и подмыв вогнутого берега реки. К концу плеса запас энергии, приводящий к вращению, истощается, на перекате происходит аккумуляция наносов и переключение вихревого движения на противоположное — влево по течению и по часовой стрелке. Система работает по схеме триггера с двумя квазистабильными состояниями. Автоматическое регулярное переключение триггера можно объяснить задержкой в контуре отрицательной обратной связи. Суть ее состоит в том, что как правое, так и левое вращение потока через некоторое время приводит к существенному отклонению русла от направления максимального уклона всей речной долины, в результате чего дальнейший поворот становится энергетически необеспеченным. Поскольку процесс переключения является следствием поступательного движения воды в русле, весь колебательный процесс развертывается в пространстве в форме речных излучин. В "живом" состоянии излучины, как и песчаная грядь, медленно сползают вниз по долине.

Образование пространственно-временных автоколебательных структур

Образования, рассматриваемые ниже в отличие от предыдущих, можно назвать "точечными". Решающим моментом для их функционирования оказывается не "дальнодействие" в пространстве, а саморегулирование на месте. Соответственно существенным параметром для этих структур

становится не "расстояние релаксации", а время релаксации или характерное время в его более широком понимании.

Классическим примером автоколебательных природных структур можно считать гейзеры с их строго по часам работающим механизмом. В каждом цикле извержение кипящей воды из подземной полости связано с переходом через критическую точку, когда давление пара в перегретом выше 100° кипятке преодолевает давление столба воды. После выбрасывания первых капель возникает автокаталитический процесс, быстро доводящий мощность струи до максимальной. Истощение избытка энергии возвращает систему в спокойное состояние, пока не накопится новый объем воды и температура не поднимется до критической. Условием ритмичной работы гейзеров служит постоянный приток трещинных вод в замкнутые подземные полости и столь же постоянный приток теллурического тепла. Гейзер — прерыватель, поставленный природой на пути этих двух потоков, который действует по принципу отрицательной обратной связи с задержкой.

Аналогичное предыдущему квантующее устройство представляет собой периодически разряжающиеся сифоны, которые иногда можно встретить в карстовых пещерах. Здесь, правда, источником энергии служит не подземное тепло, а гравитационная энергия притекающей в сифон воды. Карстовые озера Новгородской области, время от времени исчезающие в понорах, а затем снова наполняющиеся, очевидно, также связаны с естественной дренажной системой через какой-то, пока не исследованный, прерыватель.

Пример колебательной системы дают пульсирующие ледники типа ледника Медвежий на Памире. Раз в несколько лет они теряют устойчивость и, дробясь на глыбы, с катастрофической скоростью устремляются вниз по долине. Продвижение может удлинить язык на сотни метров, даже на километры, но затем лед останавливается и медленно тает, сокращаясь до прежнего предела. По-видимому, определенное сочетание рельефа ледникового ложа и свойств самого льда (температура, пластичность) способствует некомпенсированному накоплению ледяной массы, приводящему к периодическим "разрядкам".

Автоколебания могут считаться нормальным состоянием также для систем совершенно другой природы — экологических. Хорошо известны естественно возникающие осцилляции в системе хищник—жертва, особенно типичные для неразветвленных трофических цепей. Лесоводам известны периодически наступающие снижения сомкнутости древостоев, особенно монодоминантных. Их причиной служит задержка возобновления лесобразующей породы вследствие подавления подроста материнским полом взрослых деревьев. При всем отличии от рассмотренных выше биотических систем дискретизация процесса (смены поколений) обуславливается здесь тем же самым механизмом отрицательной обратной связи с задержкой. Задержка зависит от конкретных свойств древесных пород, от 45—50 лет в елово-пихтовых лесах Восточной Сибири до 200 лет в дубравах Дальнего Востока. В полидоминантных лесах колебания могут проявляться не в изменениях сомкнутости, а в преобладании то одного, то другого вида деревьев. Например, для карпатских горных лесов харак-

терна происходящая время от времени взаимная смена пихты и ели в качестве доминирующей породы. Дубравы средней полосы европейской части СССР в течение определенного периода истощают почву и для восстановления ее плодородия нуждаются в периодических сменах дубовых лесов лесами из липы, клена и других пород. В таежной полосе осцилляции могут принимать форму "блуждающих полей", которые образуются при ветровалах, способствующих обновлению перестойного леса.

Более сложной формой пространственно-временной организации является мозаика приростов биомассы в сибирских лесах [1]. Феномен состоит в том, что, как обнаружено исследованиями Института леса, прирост древесины колеблется с периодичностью примерно в четыре года. По площади территории леса расчленилась на небольшие участки таким образом, что в соседних участках усиление и замедление прироста наступает в противоположных фазах. Можно предполагать существование некоторого механизма обратной связи, вызывающего эти осцилляции и, кроме того, неясное пока дальное действие, которое приводит к некоторому ингибированию роста по соседству с группой деревьев, находящихся в фазе ускорения.

В тундре близ северной границы леса установлены автоколебания, период которых составляет первые сотни лет [3]. Речь идет о том, что фактором, лимитирующим рост древесной растительности, здесь может стать глубина залегания многолетней мерзлоты. Мерзлота же, в свою очередь, чувствительна к составу наземной растительности. Условия, благоприятные для поселения лиственницы, формируются, например, на южных склонах тундровых бугров. Зимой с них сдувается снег, моховой покров, лишенный снегового одеяла, гибнет, и в летние месяцы "плешины" обнаженного грунта хорошо прогреваются. Если на доступном для переноса семян расстоянии имеется лиственничный лес, то велика вероятность поселения деревьев на лишенном мха участке тундры. Со временем, однако, сама древесная растительность становится аккумулятором снега. Под пологом низкорослых деревьев вновь поселяется мох, что способствует подъему уровня мерзлоты и гибели леса. Цикл, управляемый отрицательной обратной связью, повторяется.

Проводящие сети, волновые структуры, фронты

Средой, проводящей колебания, может быть любая плотная среда, а также вакуум. Поверхности раздела воды и воздуха, водных и воздушных масс разной плотности передают поперечные волны. Более интересен случай передачи импульсов в так называемых активных средах. Их отличие в том, что распространение волн в активной среде сопровождается подпитыванием энергией, запасенной не в источнике возмущения, а в каждой точке, которой достигает воздействие. Перемещающийся фронт разрядки этой энергии не дает волне затухнуть, а способен, наоборот, усилить ее.

В географической среде такими свойствами может обладать население из любых типов организмов: трав, деревьев, животных, людей, если они достаточно густо покрывают поверхность земли. Волны в этой среде могут иметь механическую природу (в толпе у входа в метро), биологическую (распространение колорадского жука, дубовой листовёртки и других

вредителей сельского и лесного хозяйства, эпизоотии, эпидемии и т. п.). Возможны также информационные волны: распространение слухов, паники, анекдотов, моды и др. Этими процессами занимается дисциплина, названная ее создателем шведским географом Т. Хегерстрандом "диффузией нововведений".

Довольно обычным примером распространения волн в активной среде может служить вегетативное размножение растений с помощью усов, побегов, корневищ и т. п. В случае наступания, допустим, плотнокустовых злаков их расселение может иметь вид движения четко обозначенного фронта. Это может быть волна наступления сильных конкурентов, подавляющих сопротивление аборигенов или растений-пионеров, осваивающих новую территорию. В обоих случаях "активность" среды определяется тем, что ресурсы питания наступающий вид не приносит с собой, а находит на захваченной территории: это и питательные вещества почвы, и влага, и энергия солнечных лучей. Равномерно во все стороны с постоянной скоростью происходит разрастание накипных лишайников по поверхности скал и валунов. В центре, из которого началось расселение, таллом через несколько лет отмирает, тогда как внешний край продолжает наступать увеличивающимся кольцом. Поверхность внутри кольца, по-видимому, из-за отравления метаболитами должна пройти стадию рефрактерности, прежде чем в центре может возникнуть новый очаг разрастания. Можно бывает наблюдать одновременно несколько концентрических кольцевых или фестончатых фигур, образованных телами лишайников. По внешнему виду они напоминают рисунок, возникающий в реакции Белоусова-Жаботинского, что не случайно, так как в обоих случаях процесс управляется изоμοфными структурами обратных связей.

Аналогичные описанным структуры образуются при распространении из одного очага гифов грибов, обитающих в верхних горизонтах почвы. На поверхности в этих случаях плодовые тела размещаются в форме "ведьминых колец". Похожая картина может быть связана и с некоторыми высшими растениями. Так, кусты вереска имеют тенденцию разрастаться в ширину, тогда как средняя часть куста отмирает. Аэрофотосъемка позволяет обнаружить кольца и фестоны, напоминающие фигуры реакции Жаботинского, на изображениях озер Западной Сибири и Казахстана. От островов и берегов, разрастаясь, наступает на поверхность озер плавающая растительность. Зыбкий покров сплавины, как и в предыдущих случаях, распространяется в активной среде. Только при сближении фронтов, наступающих с противоположных берегов озера, движение замедляется из-за увеличения скорости зажатого с двух сторон водного потока. В тыловой части сплавины не происходит возврата к открытой водной поверхности. Смена идет в другом направлении: следом за первым фронтом наступает полоса гигрофитных видов (вахты и др.), осоки и, наконец, кустарников и деревьев, в других случаях — сфагновых мхов.

Более сложную картину последовательно наступающих поясов или зон наблюдают географы-урбанисты, исследующие разрастание современных мегаполисов. С увеличением населения города и усовершенствованием средств транспорта происходит центробежное разбегание рекреационных и хозяйственных зон: однодневного отдыха, дачной застройки, домов отдыха и пионерских лагерей, пригородного сельского хозяйства, го-

родов-спутников, промышленной и жилой застройки и т. п. Волна максимальной плотности населения в последние десятилетия "оторвалась" от центров крупнейших городов и начала двигаться к периферии. Центральные части мегаполисов все больше приобретают статус деловых, а затем и музейных центров, вытесняя жителей. По данным Б.Б. Родомана (доклад в Московском филиале ВГО), центробежное смещение городских функций имеет также тенденцию к спиральному закручиванию. Превращение населенных центров в кольцевые структуры хорошо воспроизводится моделью роста городов, о которой упоминается в книге И. Пригожина ([5]. с. 136). Упомянутая модель интересна тем, что в нее введено предположение о положительном и отрицательном пространственном взаимодействии (дальнодействии) освоенных населением и хозяйством территорий.

Следующий природный феномен не имеет характера фронта, но возникновение его прямо связано с существованием активной проводящей среды. Речь идет о тропических циклонах, тайфунах. Устойчивость и разрушительная мощь этих атмосферных вихрей обуславливается тем, что на своем пути они "питаются" огромными запасами энергии, накопленной тропической и субтропической атмосферой в форме неустойчивой тропосферной стратификации. По пути циклона происходит "разрядка" аккумуляторов, сконцентрировавших солнечную энергию. Питаемый этой энергией механизм положительной обратной связи непрерывно восстанавливает разность давлений между осевой частью и периферией циклонов, не давая заполниться барическому минимуму. И только с перемещением в более высокие широты, где кончается энергетическая "подкачка", тайфун рассыпается.

Автоматическое возникновение иерархических структур

Биологам, занимающимся этологией высших животных, хорошо известна тенденция к формированию иерархических отношений в случайно и неслучайно возникших группах животных одного вида. Среди живущих стадами или стаями приматов, хищных, копытных обычно выделяется лидер, нередко сразу оформляется и "очередь" претендентов на первое место в случае выхода лидера из игры. Еще сильнее выражена эта тенденция в человеческих коллективах, особенно оказавшихся в критической ситуации. Можно, однако, проследить процесс рождения иерархических структур даже в таких системах, где сознательная самоорганизация этого типа полностью исключена. Так, в загущенных посадках или посевах древесных пород какого-либо вида (а они почти всегда загущены) скоро выделяются более конкурентоспособные особи. Они вырываются вверх, перехватывая свет у соседей, а также тесня их корнями под землей. Отставшие в росте растения образуют второй ярус. Они могут много лет прозябать в угнетенном состоянии, однако это необходимый компонент биоценоза, его резерв. В случае гибели деревьев верхнего яруса эти "неудачники" в минимальные сроки заполняют образовавшиеся пробелы. В многовидовых сообществах эволюция закрепила эту форму самоорганизации — многоярусную структуру ценозов — в генетических кодах видов.

Значительно сильнее повлияло на облик географической среды возник-

новение иерархии населенных пунктов. Этот многовековой и многоэтапный процесс можно в рамках упрощенной схемы представить себе следующим образом. Первоначально человеческие поселения охотников, скотоводов, земледельцев концентрировались лишь в наиболее благоприятных местах — по берегам рек, озер и морей, оставляя не занятыми большие пространства. Часть из этих пространств использовалась эпизодически, но не принадлежала к постоянной "питающей" области какого-то населенного пункта. С развитием земледелия и ростом населения все меньше оставалось земель, не освоенных и не поделенных в качестве сельскохозяйственных угодий между пользователями. Важным моментом в развитии социальной структуры явилось "смыкание" зон влияния деревень, исключающее дальнейшее экстенсивное расширение. Продолжающийся рост населения при неизменной теперь ресурсной базе создал потребность в разрядке растущей в связи с этим напряженности с продуктами питания. В разные исторические эпохи в разных местах поиски выхода из затруднения велись в разных направлениях. Имели место миграции, колонизация отдельных территорий, отхожие промыслы. Эпидемии и войны, неурожайные годы не раз служили невольной разрядке, уменьшая плотность населения. В последние столетия заметную роль стала играть интенсификация сельскохозяйственного труда в связи с применением, например, более совершенных орудий земледелия. Но наряду с этим важное место в ослаблении напряженности уже давно стали занимать попытки сменить занятие и таким образом найти для части населения на старом месте новую "экологическую нишу". Традиционными направлениями здесь были ремесло и торговля. Более подготовленными к такой смене оказывались, естественно, наиболее богатые и многолюдные деревни и села. Обнесенные оборонительным частоколом, крепостной стеной они переходили в разряд городов, составляющих следующий уровень иерархии населенных пунктов. Для своего существования эти поселения должны были иметь зону влияния, в которой они вели торговлю, обслуживали продуктами ремесленного труда, вербовали пополнение. После оформления системы городов в самостоятельный ярус, произошло смыкание их зон влияния. Дальнейший рост становился возможным лишь при повторении процесса: возникновении следующего яруса городов с более трудоемкими, сложными производствами, требующими особенно высокой квалификации, или, как мы теперь сказали бы, культуры производства. Конечно, это становилось возможным только в результате одновременного развития технологии различных промышленных производств и производительности труда крестьян, которые вынуждены были кормить все более высокую "непродовольственную" пирамиду. Неоднократное повторение описанного процесса привело к многоступенчатой иерархии городских и сельских населенных пунктов в современных развитых странах. Урбанисты выделяют до семи ярусов поселений, отмечая, впрочем, условность разделения их на категории. Тем не менее неравномерность в развитии городов, ставшая по многим соображениям нежелательной, все увеличивается и почти не поддается контролю. Наглядным методом исследования этой неравномерности является кривая Ципфа, ранжирующая города какого-либо государства по их людности.

Главным механизмом, ведущим к автоматическому возникновению и усложнению иерархической структуры населенных пунктов, можно считать

положительную обратную связь, автокаталитический процесс, который дает преимущество каждому поселению, случайно поднявшемуся над средним уровнем. Функция этого преимущества нелинейно растет с увеличением различий в количестве населения. Одновременно процесс иерархического расслоения усиливается известным подавлением роста городов и деревень, попавших в зону влияния более сильного конкурента, т. е. наличием "дальнейдействующей" отрицательной обратной связи.

Самоорганизация географической среды

Таким образом, рассмотренный выше набор примеров — далеко не полный — показывает широкое распространение в пределах географической среды явлений самоорганизации, возникновения упорядоченных структур на месте хаоса или однородности. Естественно, встает вопрос, какие условия способствуют возникновению "ядер порядка", их росту и стабилизации? Сейчас трудно говорить о необходимом и достаточном наборе условий, но по крайней мере некоторые из них можно назвать с достаточной определенностью. Попробуем обозначить эти предпосылки самоорганизации.

1. Поток свободной энергии. Порядок, организованность — категории информационные, если понимать информацию широко, как один из членов триады: энергия—вещество—информация. Тем не менее всякое изменение количества порядка — это, как уже говорилось, одновременно и чисто физическая работа, требующая затраты энергии. Упорядоченность географических систем "оплачивается" из двух источников — электромагнитного излучения Солнца и энергии земных недр. В трансформированном виде энергия может принимать форму потоков ветра, воды или твердых частиц — по уклону рельефа, может трансформироваться в потенциальную энергию приподнятых масс воды, плотного газа, горных пород, химической или фазовой неравновесности вещества.

2. Само собой разумеется, что для того чтобы произошло "упорядочение", необходима некая вещественная среда, способная менять свои состояния под действием потока энергии. От нее требуется немного. Если жидкость, газ, взвесь, пластическое или сыпучее вещество — нужна способность "течь", способность составляющих их частиц к организованному направленному перемещению. Для твердых частиц или относительно стабильных структур, таких, как вихри или человеческие поселения, — способность менять и фиксировать взаимное расположение.

3. Для процесса самоорганизации важна также изначальная неопределенность состояний частиц, элементов потенциальной системы, возможность сознательного или несознательного выбора поведения в точках бифуркации. Если перестройка системы, в том числе сопровождающаяся усложнением и увеличением порядка, происходит по заранее заданной программе, то, очевидно, следует говорить об "организации", но не "самоорганизации". К первому случаю надо отнести процессы саморегулирования, такие, как автоматическое поддержание нейтрального баланса воды в бессточном озере, автоматический самоконтроль численности популяции.

4. Наконец, самоорганизация невозможна без некоторого внешнего для системы "решающего устройства", которое может определить, будет

вновь возникшая система с ее порядком существовать дальше или будет разрушена, разложена на составляющие элементы, разупорядочена. Можно представить себе это устройство как некий испытательный стенд, на котором сохраняются лишь достаточно устойчивые к внешним воздействиям структуры. Испытание, следовательно, ведется по критерию устойчивости к возмущениям, или широко понимаемой "жизнеспособности". Таким универсальным стендом служит сама среда, в которой оказывается любая только что "родившаяся" структура. В каждом конкретном случае "новичку" преподносится своя "программа испытаний", но представить себе реальную систему, полностью изолированную от "шума" со стороны среды, невозможно. Все сколько-нибудь упорядоченные структуры просеиваются на этом естественном (а иногда и сознательно сконструированном) сите. Источником возмущений на молекулярном уровне становится тепловое движение микрочастиц, на макроуровне — колебания климата и погоды, конкуренция со стороны других самоорганизующихся систем того же порядка (речных долин, организмов, экосистем, человеческих коллективов), преобразования в суперсистеме (тектонические подвижки) и т. п.

На этапе "испытаний" новых систем в игру вмешивается их способность к саморегулированию. Если возникающая структура более или менее случайно включает в себя контур обратной связи — это сразу придает ей автономию по отношению к состояниям среды, а следовательно, и устойчивость к возмущениям. Когда поток внешних воздействий, в том числе и поток энергии, питающей систему, контролируется отрицательной связью ($\pm$), система получает способность снижать интенсивность возмущений или адаптироваться к ним без структурных перестроек. Обратная связь автокаталитического типа ($\ddagger$) позволяет системе достигать с ускорением и сохранять экстремальное состояние, например максимальную плотность растительного покрова, вопреки флуктуациям среды. Конкурентная связь ($-$) поддерживает одно из двух альтернативных состояний. Таким образом, обратные связи в системах намного повышают их жизнеспособность. Не случайно эти структуры почти всегда обнаруживаются при исследовании процессов самоорганизации. Для систем, обладающих колебательными свойствами, важным критерием отбора становится частота собственных колебаний, обусловленная опять-таки отрицательной обратной связью. Отбор по частоте в эволюционной ретроспективе позволил растениям и животным умеренных и высоких широт наилучшим образом адаптироваться к суточным и годовым геофизическим ритмам.

Из сказанного можно сделать вывод, что весь процесс самоорганизации сводится к двум этапам: к созданию избыточного набора вариантов структур и последующему отбору наиболее жизнеспособных среди них. По отношению к живым организмам — это дарвиновский закон мутаций и естественного отбора. Обобщенный на процессы возникновения абиотических, социальных и идеальных (мысленных) систем этот закон позволяет объяснить поступательное восходящее развитие окружающего нас мира. Когда речь идет об эволюционных процессах разного ранга, для последовательного материалистического мышления, по-видимому, нет альтернатив.

Сформулированных выше четырех условий самоорганизации оказывается недостаточно при изучении географических явлений. Дело в том, что в поле зрения географов попадают преимущественно те примеры упорядоченных структур, которые имеют пространственное выражение и могут быть, например, изображены на карте. Поэтому пятым, факультативным, условием самоорганизации мы должны назвать дальное действие. Если существует механизм передачи воздействий на расстояние — физический, биологический, психологический, — то возникают структуры, развернутые в пространстве, в частности по поверхности Земли. Часто они дополняются разверткой во времени: таковы волновые и некоторые другие структуры. Связи в пространстве могут быть односторонними и обратными, от их типа зависит геометрия возникающих систем. Пространственная отрицательная обратная связь ведет к взаимному "отталкиванию" элементов, например населенных пунктов. При положительной пространственной обратной связи наблюдается "стягивание" взаимодействующих единиц в точку, при смене типа обратной связи — уравнивание на некотором расстоянии, необходимым посредником проб и ошибок. Самоорганизация географических систем связана с реализацией принципа платы за расстояние, позиционного принципа Б.Б. Родмана, принципа платы за точность и некоторых других.

При объяснении всего многообразия социальных и природных систем, оформляющих поверхность нашей планеты, можно исходить из существования двух типов процессов: самоорганизации и управления. Управление — сознательное и несознательное — географической средой осуществляется человеком. В широком смысле слова управлением можно назвать влияние климата, рельефа и геологического строения территории на ландшафт, возникающий в рамках, заданных этими компонентами. Во всех случаях управление сужает диапазон неопределенности при возникновении нового порядка. Вообще говоря, любая "память" системы ограничивает неопределенность и сферу действия самоорганизации: генетические наследственные программы организмов, традиции, юридические законы, набор используемых технологий в обществе и т. п. Тем самым самоорганизации отводится роль отделочника на построенном здании. Если, однако, внимательней взглянуть в мотивы, руководящие людьми при составлении планов преобразования природы, в процессы эволюции живого вещества, в геотектонические и планетарные процессы формирования земной поверхности, то и здесь обнаружится, что крупномасштабные структуры возникают, повинаясь закону самоорганизации. Следовательно, в конечном счете географическая среда вместе со всем своим содержимым представляет собой не что иное, как иерархию самоорганизующихся систем.

Литература

1. Джансеитов К.К., Кузьмичев В.В., Кибардин Ю.В. // ДАН СССР. 1976. Т. 226, № 3. С. 695–697.
2. Кремер А.М. // Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистические методы их изучения. М.: Наука, 1970. С. 68–80.
3. Крючков В.В. Чуткая Субарктика. М.: Наука, 1976. 137 с.
4. Малиновский А.А. // Организация и управление: (Вопр. теории и практики). М.: Наука, 1968. С. 105–138.

5. Пригожин И. От существующего к возникающему: Время и сложность в физических науках. М.: Наука, 1985. 328 с.
6. Хаггетт П. Пространственный анализ в экономической географии. М.: Прогресс, 1968. 392 с.
7. Хаггетт П. География: Синтез современных знаний. М.: Прогресс, 1979. 685 с.
8. Хакен Г. Синергетика. М.: Мир, 1980. 808 с.

УДК 577.4+338.45:62–50+51

Математическое моделирование региональных эколого-экономических систем

А.Б. Горстко, Г.А. Угольников

Ростовский государственный университет им. М.А. Суслова

При моделировании сложных эколого-экономических объектов необходимо учитывать антропогенные факторы. Взаимодействие природных и социально-экономических объектов следует рассматривать в рамках единой эколого-экономической системы, охватывающей воздействие человеческой деятельности на природную среду и влияние природных факторов на общество. Особое значение эколого-экономический аспект приобретает на региональном уровне природопользования.

Высокая степень сложности исследования эколого-экономической системы региона заставляет считать едва ли не единственным средством анализа математическое моделирование. При этом на одно из важнейших мест выдвигается вопрос о критериях оптимальности развития эколого-экономической системы, и прежде всего об оценке состояния природной среды региона и его антропогенной динамики.

Одним из возможных подходов к решению этого вопроса является попытка выявления скалярного критерия — экономической (денежной) оценки природных ресурсов и условий. Конечно, наличие единственного критерия весьма удобно, поскольку позволяет поставить и решить задачу скалярной оптимизации социально-экономического развития региона. Однако далеко не все природные ценности могут получить денежное выражение. Часто требуется оценить качественные (психофизиологические, эстетические) свойства ландшафтов; при этом, как правило, прибегают к балльным показателям на основе экспертных оценок.

Важную группу критериев составляют переменные, характеризующие состояние компонентов экосистемы и фундаментальные биогеоценотические процессы. К числу таких переменных относятся содержание гумуса и элементов минерального питания в почве, биомасса растительности, величина стока и др. Иногда оказывается удобным образовать специальные функции от существенных переменных, принимающие значения на некоторой шкале (единичный отрезок, десятибалльная шкала и т.п.). Такие функции называют индексами качества природной среды. Существуют и другие способы оценки состояния окружающей среды: санитарно-гигиенические нормативы (предельно допустимые концентрации, выбросы, нагрузки), методы теории полезности и др.

На наш взгляд, задача оптимизации эколого-экономической системы региона является принципиально многокритериальной, причем каждая подсистема — социальная, экономическая и экологическая — должна оцениваться имманентной группой критериев.

Поскольку в настоящей работе описывается модель антропогенного воздействия на экосистему региона, то наибольшее внимание уделяется экологическим критериям. Следует отметить, что экологические оценки носят социальный характер, поскольку качество среды выступает важнейшей составляющей качества жизни и всегда оценивается с позиций конкретного общества.

Сравнивая наборы экологических показателей, мы можем выделить множество Парето в пространстве состояний экосистемы региона — множество экологической допустимости. Тогда задача оптимизации социально-экономического развития региона по социально-экологическим критериям сводится к выбору такого варианта развития, который не выводит экосистему за пределы допустимого множества.

Так как состояние природной среды постоянно изменяется под действием как естественных, так и техногенных факторов, для изучения этого процесса построена модель динамики экосистемы в условиях антропогенного воздействия. Переменными состояниями модели служат вышеупомянутые экологические характеристики — аргументы индексов качества.

Предлагаемая модель оценки экологических последствий развития региона включает три основных блока: биологический, экономический и оценочный.

Биологический блок содержит модели фундаментальных биогеоэкологических процессов: *B1*: биологический круговорот биогенных элементов; *B2*: динамика органического вещества почвы и растительности; *B3*: гидрологический цикл.

Территория региона разбивается на районы, в каждом из которых природные условия считаются однородными, при этом используются данные различных типов географического районирования. В свою очередь, территория каждого района предполагается состоящей из зон леса, луга и поля (речь о сухопутных экосистемах). Для каждой из перечисленных зон рассматриваются специфические процессы естественного развития экосистемы и антропогенного воздействия. Имеются процессы, общие для всех зон.

При рассмотрении биологического круговорота (блок *B1*) описывается движение важнейших биогенных элементов — азота, фосфора и калия — в почве и растительности. Эти процессы во многом определяют формирование плодородия почвы, прирост биомассы растений, а следовательно, и вторичную продуктивность, обеспечивающую жизнедеятельность человека.

Уравнения блока *B1* носят однотипный характер для всех зон и элементов-биогенов. Например, для круговорота азота в лесной зоне уравнение баланса принимает вид

$$NF(t + \Delta t) = NF(t) + NFALLF(\Delta t) + NLITF(\Delta t) - NASSF(\Delta t) - NRF(\Delta t), \quad (1)$$

где $NF(t)$ — содержание азота в лесной почве в момент t ; $NFALLF(\Delta t)$ —

поступление азота с опадом за время Δt ; $NLITF(\Delta t)$ — поступление азота из подстилки за время Δt ; $NASSF(\Delta t)$ — расход азота на образование чистого прироста фитомассы за время Δt ; $NRF(\Delta t)$ — смыл азота с территории лесной зоны за время Δt .

В блоке *B2* рассматриваются два основных процесса динамики органического вещества в почве и растительности: *B21*: продукционный процесс; *B22*: трансформация органического вещества в почве.

В случае лесной экосистемы описание продукционного процесса фактически сводится к описанию динамики древесного запаса. Для ее формализации используется следующая зависимость:

$$PF(t) = PF(t_0) e^{t \ln[1 + (1 - 0.009t) ZM / PF(t_0)]}, \quad (2)$$

где ZM — текущий прирост по запасу наличного древостоя [4].

Для луговой экосистемы отдельно рассматривается динамика зеленой фитомассы, массы живых корней и массы ветоши. Соответствующие уравнения модели имеют вид

$$PM(t + \Delta t) = PM(t) + GAM(\Delta t) - GBRM(\Delta t) - FALLM(\Delta t), \quad (3)$$

где $PM(t)$ — зеленая фитомасса; $GAM(\Delta t)$ — общий прирост зеленой фитомассы; $GBRM(\Delta t)$ — затраты зеленой фитомассы на дыхание; $FALLM(\Delta t)$ — масса опада зеленой фитомассы (все величины — за время Δt);

$$RM(t + \Delta t) = (1 - QR - QF) RM(t) + RWF \cdot RTF (GAM(\Delta t) - GBRM(\Delta t)), \quad (4)$$

где $RM(t)$ — масса живых корней в момент t ; $RWF, RTF \in [0, 1]$ — коэффициенты, характеризующие прирост корней в зависимости от влажности и температуры; $QR, QF \in [0, 1]$ — коэффициенты расхода массы корней на дыхание и опад;

$$SDM(t + \Delta t) = (1 - QSDM - QSDF) SDM(t) + FALLM(\Delta t), \quad (5)$$

где $SDM(t)$ — масса ветоши в момент t ; $QSDM, QSDF \in [0, 1]$ — коэффициенты минерализации ветоши и ее поступления в подстилку.

Более подробно уравнения (3)–(5) описаны в [3]. Описание динамики фитомассы для зоны поля осуществляется аналогично.

Трансформация органического вещества в почве описывается следующей системой уравнений

$$\begin{aligned} LIT(t + \Delta t) &= (1 - Q15 - Q12) LIT(t) + Q31 \cdot FR(t) + Q41 \cdot MET(t), \\ HUM(t + \Delta t) &= (1 - Q25) HUM(t) + Q12 \cdot LIT(t) + Q32 \cdot FR(t) + \\ &+ Q42 \cdot MET(t), \\ FR(t + \Delta t) &= (1 - Q31 - Q32 - Q35) FR(t) + FP(\Delta t), \\ MET(t + \Delta t) &= (1 - Q41 - Q42 - Q45) MET(t) + FY(\Delta t), \\ CO_2(t + \Delta t) &= Q15 \cdot LIT(t) + Q25 \cdot HUM(t) + Q35 \cdot FR(t) + Q45 \cdot MET(t) - \\ &- FM(\Delta t), \end{aligned} \quad (6)$$

где $LIT(t)$ — масса подстилки в момент t ; $HUM(t)$ — масса гумуса в

момент t ; $FR(t)$ — масса свежих корневых остатков и остатков зоонаселения в момент t ; $MET(t)$ — масса продуктов метаболизма почвенной флоры и фауны в момент t ; $CO_2(t)$ — концентрация углекислого газа в почвенном воздухе в момент t ; $FP(\Delta t)$ — количество поступающих в почву растительных, животных и микробных остатков за период Δt ; $FY(\Delta t)$ — масса продуктов жизнедеятельности растительного и животного мира почвы за период Δt ; $FM(\Delta t)$ — количество углекислого газа, выделившегося из почвы за период Δt ; QIJ — обобщенные коэффициенты потоков органического вещества из формы I в форму J , которые отражают как микробиологическую активность почвы, так и ее механические, физико-химические и прочие характеристики, усредненные за некоторое время [1].

Этот процесс происходит примерно одинаково для всех рассматриваемых зон (разумеется, при этом различаются коэффициенты QIJ). Трансформация органического вещества в почве тесно связана с его динамикой в растениях, например в случае луга:

$$FPM(\Delta t) = QSDF \cdot SDM(t), \quad (7)$$

где $FPM(\Delta t)$ — количество отмерших растительных, животных и микробных остатков, поступивших в почву за время Δt , а $QSDF$, $SDM(t)$ — определены в формуле (5).

Заметим, что в этой подмодели, кроме почвы и растительности, учтено также влияние животных и микроорганизмов, что способствует более полному описанию биологических процессов.

Гидрологический цикл (блок В3) моделирует взаимодействие "дождь—растительность—почва—река". Основной целью его изучения является расчет стока в реку с территории леса, луга и поля.

Модель гидрологического цикла в лесной экосистеме включает следующие подмодели: 1) поглощение осадков кронами деревьев; 2) инфильтрацию; 3) просачивание воды в глубинные слои; 4) эвапотранспирацию; 5) водную эрозию лесных почв.

При формализации этих процессов использованы результаты [6].

Уравнение для стока с территории леса имеет вид

$$WRF(\Delta t) = QWF \cdot PR(\Delta t) - WPF(\Delta t) + QR1F \cdot WIF(\Delta t) + QR2F \cdot WBF(\Delta t) - WEF(\Delta t), \quad (8)$$

где $WRF(\Delta t)$ — величина стока с территории леса за время Δt ; $PR(\Delta t)$ — количество атмосферных осадков, выпадающих над территорией региона за время Δt ; QWF — доля осадков, выпадающих над территорией леса; $WPF(\Delta t)$ — количество осадков, задержанное пологом леса; $WIF(\Delta t)$ — количество влаги, проникшее с поверхности почвы в ее верхние слои за время Δt ; $QR1F$ — доля этого количества, идущая на формирование стока; $WBF(\Delta t)$ — количество воды, просочившееся за время Δt из верхних слоев почвы в глубинные; $QR2F$ — доля этого количества, идущая на формирование стока; $WEF(\Delta t)$ — объем эвапотранспирации за время Δt .

Для описания динамики водного режима луговой экосистемы используется модификация модели, приведенной в [2]. Уравнение для стока

с территории луга (поля) имеет вид

$$WRM(\Delta t) = WSM(\Delta t) + QR1M \cdot W1M(\Delta t) + QR2M \cdot W2M(\Delta t), \quad (9)$$

где $WRM(\Delta t)$ — величина стока с территории луга за время Δt ; $WSM(\Delta t)$ — величина поверхностной составляющей стока за время Δt ; $W1M(\Delta t)$ — запас влаги в слое почвы глубиной 0–50 см в период Δt ; $QR1M$ — его доля в стоке; $W2M(\Delta t)$ — запас влаги в слое почвы глубиной 50–100 см в период Δt ; $QR2M$ — его доля в стоке.

Водная эрозия луговых почв описывается следующим уравнением

$$SEM(\Delta t) = QE1M \cdot RUNOFM(\Delta t) \cdot MCM \cdot e^{-QE2M \cdot FYTO(t)}, \quad (10)$$

где $SEM(\Delta t)$ — количество луговой почвы, смытой вследствие эрозии за время Δt ; $RUNOFM(\Delta t)$ — коэффициент, отражающий влияние поверхностного стока в период Δt ; MCM — коэффициент, отражающий влияние состава почвы; $FYTO(t)$ — общая фитомасса луговых растений в момент t ; $QE1M$, $QE2M$ — эмпирические коэффициенты.

В результате процессов, происходящих в экосистеме, ее состояние некоторым образом изменяется, т.е.

$$B : BGC(t) \longrightarrow BGC(t + \Delta t), \quad (11)$$

где $BGC(t)$ — вектор состояния экосистемы в момент t , компонентами которого являются описанные выше существенные экологические переменные; B — оператор воздействия совокупности процессов $B1$, $B2$, $B3$ на состояние экосистемы; Δt — временной шаг в модели, равный одному году.

Важнейшей частью описываемой модели, определяющей ее специфику, следует считать рассмотрение антропогенного воздействия на состояние экосистемы региона. Выделяются следующие основные аспекты этого процесса: $A1$: загрязнение окружающей среды; $A2$: потребление природных ресурсов; $A3$: восстановление природных ресурсов и охрана среды.

Хотя в действительности естественные биогеоценотические процессы и процессы антропогенного характера неразрывно связаны, при моделировании приходится их разделять, что отражено путем введения биогеоценотической (блоки $B1$ – $B3$) и антропогенной (блоки $A1$ – $A3$) частей модели.

Предполагается, что в первом приближении антропогенное воздействие может быть описано с помощью линейных моделей. При рассмотрении временных интервалов порядка 10–15 лет это ограничение не приводит к существенному искажению действительности, позволяя зато учесть большое число разнородных процессов и обеспечить модель необходимой информацией.

Как и биогеоценотические процессы, антропогенное воздействие рассматривается дифференцированно для различных компонент среды.

Так, блок загрязнения $A1$ включает следующие подмодели: $A1L$: загрязнение атмосферы; $A1P$: загрязнение растительности; $A1S$: загрязнение почвы; $A1W$: загрязнение воды.

При этом учитывается распространение загрязняющих веществ в биосфере и процессы самоочищения. Например, загрязнение атмосферы

описывается следующим уравнением:

$$POLL_i^k(t + \Delta t) = POLL_i^k(t) + \sum_{j=1}^{N1L_k(\Delta t)} A1L_{ij}^k(\Delta t) \pm \sum_{m=1}^{ND_k} A1PR_{im}^k(\Delta t) + A1PR_i^k(\Delta t), \quad (12)$$

где $POLL_i^k(t)$ — количество загрязняющего вещества i -го вида в атмосфере над k -м районом в момент t , $N1L_k(\Delta t)$ — число источников загрязнения воздуха в k -м районе в период Δt ; $A1L_{ij}^k(\Delta t)$ — величина выброса i -го загрязняющего вещества j -м источником за время Δt ; $A1PR_i^k(\Delta t)$ — содержание i -го загрязняющего вещества в атмосферных осадках в период Δt ; ND_k — число районов, смежных с k -м; $\pm A1PR_{im}^k(\Delta t)$ — количество i -го загрязняющего вещества, перемещенное с воздушными массами из k -го района в m -й и обратно за время Δt .

Загрязнение лесной растительности в k -м районе моделируется следующим образом

$$POLF_i^k(t + \Delta t) = POLF_i^k(t) + \sum_{j=1}^{N1F_k(\Delta t)} A1F_{ij}^k(\Delta t) + A1PRF_i^k(\Delta t) \pm A1FS_i^k(\Delta t) - ASF_i^k(\Delta t), \quad (13)$$

где $POLF_i^k(t)$ — содержание загрязняющего вещества вида i в растительности в момент t в k -м районе, $N1F_k(\Delta t)$ — число источников загрязнения леса, функционирующих в k -м районе в период Δt ; $A1PRF_i^k(\Delta t)$ — количество i -го загрязняющего вещества, поглощенного растительностью из атмосферных осадков за время Δt ; $\pm A1FS_i^k(\Delta t)$ — количество i -го загрязняющего вещества, поступающего из растительности в почву и обратно за время Δt ; $ASF_i^k(\Delta t)$ — количество i -го загрязняющего вещества, ассимилированное растениями за время Δt , и т.д.

Процесс ресурсопотребления (блок A2) отображается в модели уравнениями вида

$$RES_i^k(t + \Delta t) = RES_i^k(t) - \sum_{j=1}^{N2_i^k(\Delta t)} A2_{ij}^k(\Delta t), \quad (14)$$

где $RES_i^k(t)$ — объем i -го ресурса в k -м районе в момент t ; $N2_i^k(\Delta t)$ — число потребителей i -го ресурса, функционирующих в k -м районе в период Δt ; $A2_{ij}^k(\Delta t)$ — величина потребления i -го ресурса j -м потребителем за период Δt в k -м районе.

В качестве ресурсов рассматриваются: полезные ископаемые, строительные материалы, лесные, водные, сельскохозяйственные ресурсы и др.

Мероприятия по охране окружающей среды, восстановлению и культивированию природных ресурсов, входящие в состав блока A3, отличаются большой разнородностью и неоднозначностью воздействия на экосистему. В их число при моделировании включены следующие процессы: лесовосстановление и лесоразведение, мелиорация, уход за почвой и внесение удобрений, борьба с болезнями и вредителями, охрана чистоты атмосферы и гидросферы и др.

Общее воздействие антропогенной деятельности на состояние экосистемы региона выражается следующей схемой

$$A : BGC(t + \Delta t) \rightarrow BGC'(t + \Delta t), \quad (15)$$

где $BGC(t + \Delta t)$, $BGC'(t + \Delta t)$ — вектор состояния экосистемы в момент до и после учета антропогенного фактора; A — оператор антропогенного воздействия (блоки A1–A3).

Основной целью создания модели является анализ и количественная оценка антропогенной динамики средообразующих факторов экосистемы. Будем оценивать важнейшие средообразующие факторы с помощью индексов качества следующего вида

$$I = I_0 \cdot \Phi, \quad (16)$$

где I — индекс качества средообразующего фактора (компоненты экосистемы); I_0 — биологическая составляющая индекса качества; Φ — штрафная функция загрязнения.

Рассматриваются оценки важнейших средообразующих факторов: воды, почвы, растительности и атмосферы. Все индексы принимают действительные значения на отрезке от 0 (наихудшее значение) до 10 (наилучшее). Большее значение индекса соответствует более высокому качеству данного природного компонента.

Индексы качества представляют собой функции важнейших биологических характеристик — переменных состояния предлагаемой модели: для почвы — содержания гумуса, элементов минерального питания и гидrolитической кислотности почвы; для растительности — фитомассы лесных, луговых и агроэкосистем; для воды — стока с территории района и его дисперсии.

При определении структуры и значений параметров функций были использованы результаты работы [5]. Содержательные исследования подтверждают, что использованные переменные действительно несут определяющую долю информации о состоянии соответствующей компоненты экосистемы. Все изменения, происходящие с указанными важнейшими переменными как в результате естественных процессов (блоки B1–B3), так и вследствие деятельности человека (блоки A1–A3), будут отражаться на изменении значений соответствующих индексов качества, что послужит индикатором состояния изучаемой компоненты природной среды.

Штрафная функция загрязнения Φ призвана отразить ухудшение состояния окружающей среды в результате деятельности человека. Предполагается, что в случае единственного загрязняющего вещества POL штрафная функция имеет следующий вид

$$\Phi(POL) = \begin{cases} 1, & POL < SL, \\ \frac{PDK - POL}{PDK - SL}, & SL \leq POL \leq PDK, \\ 0, & POL > PDK, \end{cases} \quad (17)$$

где SL — уровень чувствительности к загрязнению; PDK — предельно допустимая концентрация загрязняющего вещества.

В случае нескольких загрязняющих веществ $POL_1, \dots, POL_n$ можно рассматривать следующую функцию загрязнения

$$\Phi = 1/n \sum_{i=1}^n \Phi(POL_i), \quad (18)$$

где $\Phi(POL_i)$ определяется по формуле (17).

Возможны и другие виды функций загрязнения. Функция загрязнения Φ принимает значения на отрезке $[0, 1]$: таким образом, при минимальном загрязнении ($\Phi = 1$) индекс качества компоненты среды совпадает со своей биологической составляющей I_0 , т.е. определяется только естественными причинами, а при максимальном загрязнении ($\Phi = 0$) значение индекса обращается в ноль.

Представляется целесообразным следующее использование имитационной модели. Разрабатываются альтернативные варианты (сценарии) социально-экономического развития региона, каждому из которых в модели соответствует определенный набор значений переменных и параметров блоков $A1-A3$. На базе естественнонаучных данных и экологического мониторинга идентифицируется биогеоценотическая часть модели (блоки $B1-B3$). Далее, для каждого сценария в результате реализации модели на ЭВМ рассчитываются индексы качества компонентов среды. Эксперты (лица, принимающие решения) анализируют полученные результаты на экологическую и социально-экономическую допустимость и в режиме диалога вносят необходимые коррективы в первоначальный сценарий.

Таким образом, модель служит инструментом предпланового обоснования решений по региональному развитию с учетом долговременных социальных, экономических и экологических последствий.

Л и т е р а т у р а

1. Бондаренко И.Ф., Журавлев О.С., Швытов И.А. // Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. С. 136–141.
2. Гильманов Т.Г. // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975. Т. 1. С. 88–91.
3. Гильманов Т.Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах: М.: Изд-во МГУ, 1978. 168 с.
4. Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: Прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 171 с.
5. Крутько В.Н., Пегов С.А., Хомяков Д.М., Хомяков П.М. Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. Препр. М.: ВНИИСИ, 1982. 36 с.
6. Экологические системы: Адаптивная оценка и управление. М.: Мир, 1981. 397 с.

УДК 517.9:577.472

Моделирование динамики трофического состояния озера Севан

В.В. Селютин, Е.В. Ушканова

НИИ механики и прикладной математики РГУ

Неблагоприятные изменения в экосистеме Севана, выражающиеся прежде всего в массовом цветении планктонных водорослей, появлении дефицита кислорода, резком снижении запасов знаменитой севанской форели, а также ухудшении ряда показателей качества воды, естественно связывать со значительным (до 20 м) понижением уровня озера. Как известно, это снижение было вызвано осуществленным с середины 30-х годов спуском части озерных вод в р. Раздан. Следует отметить, что деградация Севана была сознательно запрограммирована, так как конечной целью спуска являлось уменьшение площади озера (полная ликвидация мелководной части — Большого Севана), и, как следствие, увеличение КПД водосбора (большая часть притока в озеро испарялась вследствие превышения испарения над осадками). Таким образом, в момент принятия решения о спуске доминировала водохозяйственная точка зрения. Спуск был рассчитан на достаточно длительный период, с тем, чтобы с максимальной пользой расходовать дополнительную воду на нужды гидроэнергетики и орошения. Однако, во-первых, в силу ряда субъективных причин спуск производился чрезвычайно высокими темпами (до 1,3 м/год), что значительно снизило эффективность использования разданского стока, во-вторых, благодаря росту общественного самосознания и экологизации экономической политики возобладало единственно правильное отношение к Севану — как к уникальному высокогорному озеру, хранителю чистой пресной воды, жемчужине Армении, а не как к резервуару — испарителю. Благодаря принятым мерам — переброске части стока из бассейна Аракса и снижению попусков в Раздан в настоящее время удалось стабилизировать и даже несколько повысить уровень озера.

Однако было бы неправильно сводить севанскую проблему только к вопросам регулирования стока и уровня. Следует считаться с тем, что, помимо уровня, за последние 50 лет стали ощутимы и другие виды антропогенного воздействия, в первую очередь поступление биогенных веществ и поллютантов как с водосбора, так и из атмосферы.

Таким образом, севанская проблема включает следующие задачи:

- 1) прогноз экологического состояния озера в зависимости от изменения уровня воды и внешних потоков веществ;
- 2) оценка оптимальной величины поднятия уровня воды;
- 3) выбор оптимального управления уровнем (в режиме поднятия).

Первая задача является ключевой и наиболее сложной. Сложность ее определяется междисциплинарным характером оценки состояния водных экосистем (у гидрохимиков, гидробиологов, ихтиологов и гигиенистов существуют не совсем согласующиеся шкалы и критерии оценок), слабостью информационной базы (особенно в довоенный период), относительным несовершенством существующих методов экологического моделирования и прогнозирования.

Вторая задача требует определенного согласования экономических и экологических критериев. Так как стоимость поднятия уровня сильно растет с его увеличением, а улучшение экологического состояния имеет свои пределы, то, очевидно, существует некоторая оптимальная (в экономическом смысле) отметка уровня. В первом приближении можно считать, что оптимальным уровнем является тот, превышение которого не дает ощутимого улучшения выбранного критерия экологического состояния.

Третья задача иерархически связана с двумя предыдущими и заключается в конкретизации мероприятий, влияющих на состояние озера (перевоска вод, уменьшение попусков, очистка сточных вод, обводный коллектор и т.д.) и их сбалансированном сочетании.

Трофический статус озер

Понятие трофического статуса (состояния) водоема до сих пор не имеет достаточно четкого определения. В индексы трофического состояния, предлагаемые различными авторами, входят такие показатели, как концентрация общего азота и фосфора в озере, хлорофилл, первичная продукция, прозрачность, глубина, проточность, биогенная нагрузка, коэффициент удержания, потребление кислорода в гипolimниионе и т.д. [1–10]. На наш взгляд, здесь целесообразно четко выделять группу установочных или входных параметров, которые могут использоваться для предсказания, и группу показателей состояния, непосредственно характеризующих трофический статус (рис. 1). Во второй группе наиболее информативными являются два показателя – первичная продукция и концентрация кислорода в гипolimниионе. Эти показатели мы и будем рассматривать как определяющие трофический статус Севана.

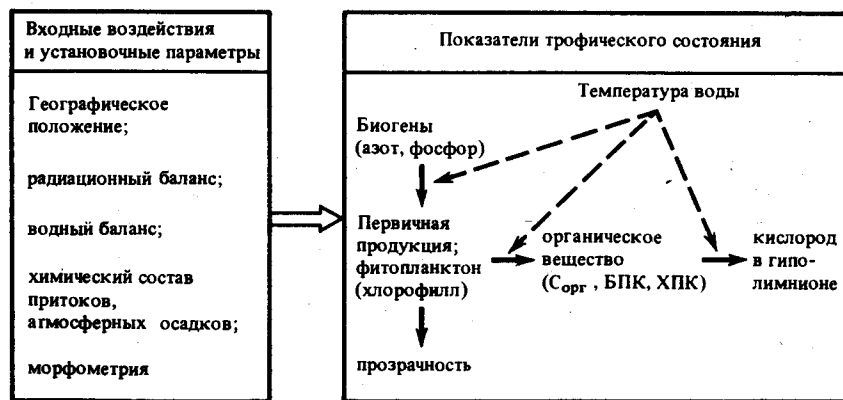


Рис.1. Схема формирования трофического статуса озера
Cорг – органический углерод; БПК – биологическое потребление кислорода; ХПК – химическое потребление кислорода

Редуцированная модель биотического круговорота (медленные переменные)

Предлагаемая модель базируется на ряде теоретических концепций, которые кратко излагаются ниже.

1. Биологическая продуктивность водоемов (более определенно – первичная продукция) определяется совокупностью продукционно-деструкционных процессов, образующих биотический круговорот.

2. Энергетической основой биотического круговорота являются процессы фотосинтеза и окисления (минерализации); вещественной основой – круговорот биогенных элементов, скорость которого определяется по лимитирующему биогенному элементу (как правило, азоту или фосфору).

3. Модельное описание системы связано с совместным применением балансового принципа и кибернетического подхода, что выражается в компартиментализации модели, т.е. представлении озерного круговорота в виде

$$\dot{x} = (P - P^T)e, \quad (1)$$

где $P = (p_{ij})$, $i, j = \overline{0, N}$ – матрица потоков вещества между выделенными переменными (компартаментами), p_{i0}, p_{0j} – обменные потоки с внешней средой, $x \in R_+^N$, $e = (1, 1, \dots, 1)^T$.

4. Определяющим фактором при формировании вектора состояния является учет временного масштаба рассматриваемых явлений. В данной задаче можно выделить три характерных масштаба времени: первичного круговорота ($T_{пк} < 1$ года), спуска уровня ($T_c \sim 10$ лет), внешнего обмена ($T_0 \sim 50$ лет). Соответственно выделяются "быстрые" и "медленные" переменные. К первым относятся фито-, бактерио- и зоопланктон, лабильные органические и минеральные соединения. В качестве "медленных" следует рассматривать переменные, мало изменяющиеся в ходе годового лимнического цикла. К таковым относятся стойкие фракции органического вещества (водный гумус), запасы вещества в донных отложениях, а также агрегированная переменная, объединяющая все быстрые компоненты.

5. Вводя малый параметр $\mu = T_{пк}/T_0$, рассмотрим систему

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y, t, \mu t) + \mu g(x, y, t, \mu t), \\ \frac{dy}{dt} &= \mu h(x, y, t, \mu t), \end{aligned} \quad (2)$$

где x – вектор "быстрых" переменных, y – вектор "медленных" переменных.

В силу квазизамкнутости озерного биотического круговорота представление (2) всегда можно выбрать так, что $\sum f_i = 0$. Проводя операцию усреднения и используя метод "замороженных" коэффициентов, получаем приближенное решение системы "быстрого" круговорота $x = x(q, y, \tau)$ и далее редуцированную модель "медленных" переменных

$$\begin{aligned} dq/d\tau &= \bar{G}(\bar{x}(q, y, \tau), y, \tau), \\ dy/d\tau &= \bar{h}(\bar{x}(q, y, \tau), y, \tau), \end{aligned} \quad (3)$$

где $\bar{G} = \Sigma g_i(x, y, \tau)$, $q = \Sigma x_i$, $\tau = \mu t$.

С учетом п. 1–5 предлагается редуцированная модель динамики фосфора, азота и первичной продукции в оз. Севан.

Вектор состояния модели включает следующий набор "медленных" переменных: Q_N, Q_P – интегральные переменные, объединяющие "быстрые" компоненты, содержащие соединения азота и фосфора; Y – водный гумус, выраженный в $C_{орг}$; B_N, B_P – запасы соединений азота и фосфора в активном слое донных отложений.

Процессы, учитываемые в модели: поступление вещества с речным притоком и атмосферными осадками, сток вещества из озера через р. Раздан, азотфиксация и денитрификация, автохтонное образование органического вещества, оседание органического вещества на дно озера, минерализация, диффузия (ресуспензия) минеральных веществ из донных отложений в воду, безвозвратное захоронение азота и фосфора.

Уравнения модели

$$\dot{B}_N = \sigma_N P_N - \rho_N B_N, \quad (4)$$

$$\dot{B}_P = \sigma_P P_P - \rho_P B_P,$$

$$\dot{Q}_N = 1/H (L_N - \dot{B}_N + U_1 - U_2) - (v_1 - v_2) Q_N - 1/H \cdot 1/n_N (\eta + \xi_N) P_C + kY 1/n_N,$$

$$\dot{Q}_P = 1/H (L_P - \dot{B}_P) - (v_1 - v_2) Q_P - 1/H \cdot 1/n_P (\eta + \xi_P) P_C + kY 1/n_P,$$

$$\dot{Y} = 1/H L_Y - (v_1 - v_2) Y + 1/H \eta P_C - kY,$$

где H – средняя глубина озера; L_N, L_P, L_Y – биогенная нагрузка на озеро (соответственно N, P, C); $v_1 = V_1/V, v_2 = V_2/V$ – проточность; V_1 – объем воды, поступающий в озеро за год (речной приток + осадки); V_2 – объем воды, испаряющийся с поверхности озера за год; V – объем озера; η – доля стойкой фракции в продуцируемом органическом веществе (OB); P_C , P_N, P_P – первичная продукция, выраженная в единицах углерода (C), азота (N), фосфора (P); k – скорость минерализации OB ; U_1, U_2 – потоки азотфиксации и денитрификации;

$$\xi_N = \xi l_N/r_N, \quad \xi_P = \xi l_P/r_P,$$

ξ – доля первичной продукции, поступающая в донные отложения;

$$\sigma_N = \sigma l_N/m_N, \quad \sigma_P = \sigma l_P/m_P,$$

σ – скорость седиментации; ρ_N, ρ_P – скорость ресуспензии N и P ; n_N, n_P – коэффициенты, равные отношению $C:N, C:P$ в стойком OB ; r_N, r_P – коэффициенты, равные отношению $C:N, C:P$ в захороняемом веществе; m_N, m_P – коэффициенты, равные отношению $C:N, C:P$ в оседающем сестоне; l_N, l_P – коэффициенты, равные отношению $C:N, C:P$ в синтезируемом OB .

Формула для первичной продукции

$$P_C = \min \{ (Q_N - Q_N^*) l_{NC} C_N H_0, (Q_P - Q_P^*) l_{PC} C_P H_0 \}, \quad (5)$$

где Q_N^*, Q_P^* – минимальные концентрации азота и фосфора; C_N, C_P – скорость круговорота азота и фосфора; H_0 – толщина продукционного слоя.

В таблице приведены численные значения коэффициентов модели. При идентификации ряда модельных параметров, задании начальных условий

Параметры модели

Параметр	Значение	Размерность	Параметр	Значение	Размерность
η	0,01–0,05	б/р	ρ_N, ρ_P	0,1–0,5	1/год
k	0,1	1/год	Q_N^*	10	мг N/м ³
ξ	0,05	б/р	Q_P^*	1	мг P/м ³
ξ_N	0,034	б/р	c_N, c_P	10	1/год
ξ_P	0,031	б/р	H_0	15	м
n_N	15–20	б/р/мг N	Q_N	129	мг N/м ³
n_P	100–200	б/р/мг P	Q_P	320	мг P/м ³
m_N, l_N, r_N	7	мг C/мг N	Y	2100	мг C/м ³
m_P, l_P, r_P	49	мг C/мг P	B_N	12900	мг N/м ³
σ	0,4	б/р	B_P	1837	мг P/м ³

и входных воздействий были использованы работы [11–14]. Расчет динамики средней глубины озера и соответствующего изменения первичной продукции приведен на рис. 2. Четко виден "всплеск" продукции, который обусловлен следующими факторами: изменением входных концентраций биогенов, увеличением выхода минеральных форм из донных отложений, проявлением динамического эффекта (изменение объема озера в результате спуска), увеличением проточности озера. Далее первичная продукция снижается. В результате счета на установление получено предельное значение первичной продукции, приблизительно в 2,6 раза превышающее ее уровень в допусковой период. Это значение определяется интенсивностью биогенной нагрузки на озеро (в первую очередь фосфором как лимитирующим элементом), а также проточностью озера. Различные значения проточности могут достигаться при использовании разных способов подъема уровня (путем дополнительной переброски воды или сокращения

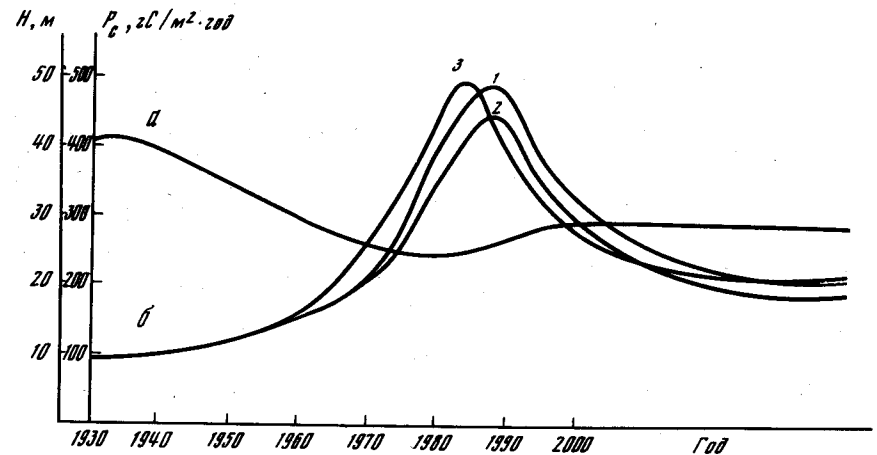


Рис. 2. Динамика первичной продукции (P_C) озера при различных вариантах управления

a – средняя глубина озера; b – первичная продукция (пояснения в тексте)

попусков воды через Раздан), а также их сочетания. Был проведен расчет продукции при разных режимах управления. На рис. 2 цифрами обозначены кривые динамики первичной продукции при: 1 — подъеме уровня воды в озере на 3 м путем дополнительной переброски (рост концентраций биогенов в речном притоке с 1970 г.); 2 — подъеме уровня воды на 3 м путем уменьшения попусков из озера (концентрации биогенов в речном притоке с 1985 по 2000 г. уменьшаются на 10%); 3 — подъеме уровня воды на 3 м путем переброски (рост концентраций биогенов в речном притоке с 1960 г.).

Минимальное предельное значение первичной продукции достигается в случае 2.

Анализ морфометрической структуры озера в связи с изменением кислородного режима

Очевидно, что при изменении уровня Севана происходит перераспределение доли $\delta_h(z^*, \Delta z)$ площадей участков дна, расположенных на определенной глубине, по отношению к площади поверхности озера. Вычисления проводились по формуле

$$\delta_h(z^*, \Delta z) = [S(z^* - \Delta z) - S(z^* + \Delta z)] / S_h(0), \quad (6)$$

где z^* — центр рассматриваемой зоны глубин; Δz — размах зоны; $S(z)$ — гипсографическая функция; $S_h(0)$ — площадь поверхности озера при данном уровне воды h .

При расчетах были использованы результаты гидрографических работ на озере И.А. Киреева [15].

Как известно, в наибольшей степени спуск уровня на 19 м повлиял на морфометрию Большого Севана. Этот факт четко диагностируется формулой (6). Представляется небезынтересным анализ влияния происходящих изменений морфометрии на кислородный режим озера.

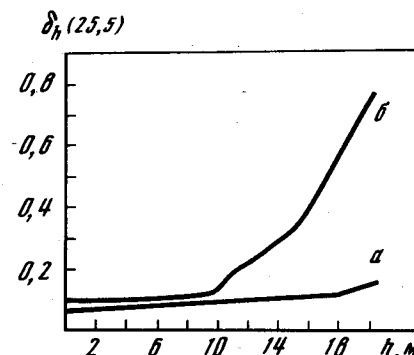
Согласно натурным наблюдениям, явление гипоксии в оз. Севан наблюдается на определенных глубинах, которые мы назовем "опасными". По данным сотрудников Гидрохимического института С.А. Резникова и С.С. Зогули, таковыми являются участки придонных вод на глубине 20–30 м.

Важно отметить, что подобная оценка является достаточно информативным показателем, так как неявно учитывает ряд гидрологических, биохимических и гидродинамических характеристик, присущих озеру. С помощью этой оценки (параметры $z^* = 25$ м, $\Delta z = 5$ м) можно выявить, как изменяется доля "опасных" глубин в зависимости от положения уровня воды в озере (рис. 3).

Из графиков видно, что понижение уровня озера по сравнению с допусковым почти на 20 м привело в Большом Севане к 8-кратному увеличению зоны "опасных" глубин (20–30 м). В Малом Севане это изменение незначительно, причем следует обратить внимание на тот факт, что после максимального понижения воды доля указанных глубин в Малом Севане стала такой, какой была в Большом Севане до спуска (0,1).

Таким образом, при прочих равных условиях (продукции, температуре воды, характере водообмена и т.д.) только снижение уровня воды (до 20 м) приводит в Большом Севане к созданию явных предпосылок для ухудшения кислородного режима.

Рис. 3. Зависимость относительной площади "опасных" глубин от уровня воды
а — Малый Севан; б — Большой Севан; δ_h — доля акватории котловин, соответствующая "опасным" глубинам (20–30 м); h — понижение уровня по отношению к допусковому h , равному 0



Рассуждая аналогично, напротив, повышение уровня воды в озере будет сокращать долю "опасных" глубин в Большом Севане, и, следовательно, вести к снижению гипоксии (даже при неизменной первичной продукции озера). Наиболее эффективен в этом смысле подъем до 3 м от современного уровня (что соответствует уменьшению зоны "опасных" глубин на 35%). При дальнейшем подъеме эффективность снижается; повышение уровня воды более чем на 10 м по отношению к современной отметке совсем не имело бы смысла (с точки зрения сокращения доли "опасных" глубин.)

Выводы

1. Причинами эвтрофирования оз. Севан являются: резкое падение уровня воды ($T_c \ll T_0$); рост суммарного потока азота в озеро; изменение структуры глубин.
 2. Величина первичной продукции после прохождения максимума имеет тенденцию к снижению.
 3. Поднятие уровня: уменьшит долю "опасных" глубин; ускорит процесс снижения уровня первичной продукции.
 4. Предельный (асимптотический) уровень первичной продукции примерно в 2,6 раза превышает ее уровень в 1931 г. (при условии сохранения существующей биогенной нагрузки).
 5. В силу неопределенности части исходной информации полученные количественные оценки имеют оценочный характер, однако качественное поведение модели (4) остается неизменным при вариации параметров.
- Авторы благодарят А.А. Матвеева за полезные обсуждения и предоставленную информацию.

Литература

1. Линдпере А., Стараст Х., Милиус А., Симм Х. // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1985. Т. 34, № 3. С. 239–241.
2. Милиус А. // Там же. 1984. Т. 33, № 2. С. 144–147.
3. Милиус А., Кываск В. // Там же. С. 148–150.
4. Carlson R.E. // Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2. P. 361.
5. Ciecka J., Fabian R., Merilatt D. // Water Resour. Bull. 1979. Vol. 15, N 5. P. 1318–1330.

6. Porcella D.B., Peterson S.A., Larsen D.P. // Proc. Amer. Soc. Civ. Eng. J. Environ. Eng. Div. 1980. Vol. 106, N 6. P. 1151.
7. Reckhow K. // Water Resour. Bull. 1978. Vol. 14, N 4. P. 856–876.
8. Shannon E.E., Brezonik P.L. // Proc. Amer. Soc. Civ. Eng. J. San. Eng. Div. 1972. Vol. 98, N 1. P. 37–58.
9. Walker W.W. (Jr.) // Water Resour. Bull. 1979. Vol. 15, N 6. P. 1463–1473.
10. Yeasted J.G., Morel Francois M.M. // Environ. Sci. and Technol. 1978. Vol. 12, N 2. P. 195–201.
11. Лягги С.Я. // Материалы по исследованию озера Севан и его бассейна. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Ч. 4, вып. 2. С. 9–11.
12. Оганесян Р.О., Парпаров А.С. // Тр. Севан. гидробиол. станции. 1983. Т. 18. С. 5–13.
13. Парпаров А.С. // Там же. С. 14–50.
14. Парпарова Р.М. Особенности круговорота фосфора в озере Севан на фоне изменений его гидрохимического режима в связи с антропогенным воздействием: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов н/Д, 1985. 24 с.
15. Киреев И.А. // Материалы по исследованию озера Севан и его бассейна. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Ч. 5. С. 23–24.

УДК 576.12

Моделирование макроэволюционного процесса на ЭВМ

В.Ф. Левченко, В.В. Меншуткин, М.Л. Цендина

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова

Попытки моделирования эволюционного процесса на ЭВМ предпринимались и ранее [10, 5, 11]. Рассматриваемая модель предназначена для изучения макроэволюционных явлений, в частности особенностей и динамики роста филетических эволюционных деревьев. Главная черта модели — в том, что в ее основу заложены только свойства и дарвиновские принципы взаимодействия популяций.

Макроэволюцию крайне трудно наблюдать в природе, нельзя повторить в опыте. Поэтому имитационное моделирование является практически единственным способом изучения этого процесса. Хотя может показаться, что при наличии жесткого детерминизма, накладываемого программой и техническими особенностями ЭВМ, результаты моделирования можно заранее предсказывать, на практике это оказывается невозможным в силу того, что для этого всякий раз необходимо проделывать исключительно большое количество вычислений и логических преобразований.

Из-за неполноты палеонтологических данных, из-за того, что каждая конкретная реализация при моделировании макроэволюции уникальна (в модели имитируются мутации) можно лишь условно говорить об идентификации результатов. Очевидно, что необходимо обращать внимание на инвариантные по отношению к случайности и к условиям эксперимента универсальные закономерности, структуры, характеризующие феномен. Это является правилом не только при интерпретации результатов моделирования, но и любой познавательной деятельности [8].

Описание модели, терминология

Комплекс программ модели был реализован на Фортране в операционной системе RT 11V05 [РАФОС2] на вычислительной машине "Электроника 100-25". Необходимый объем памяти — порядка 120 килобайт. Граф имитирующей эволюционный процесс программы изображен на рис. 1. Программа работает в диалоговом режиме, ход имитируемого эволюционного процесса можно "регулировать" с помощью специальных параметров.

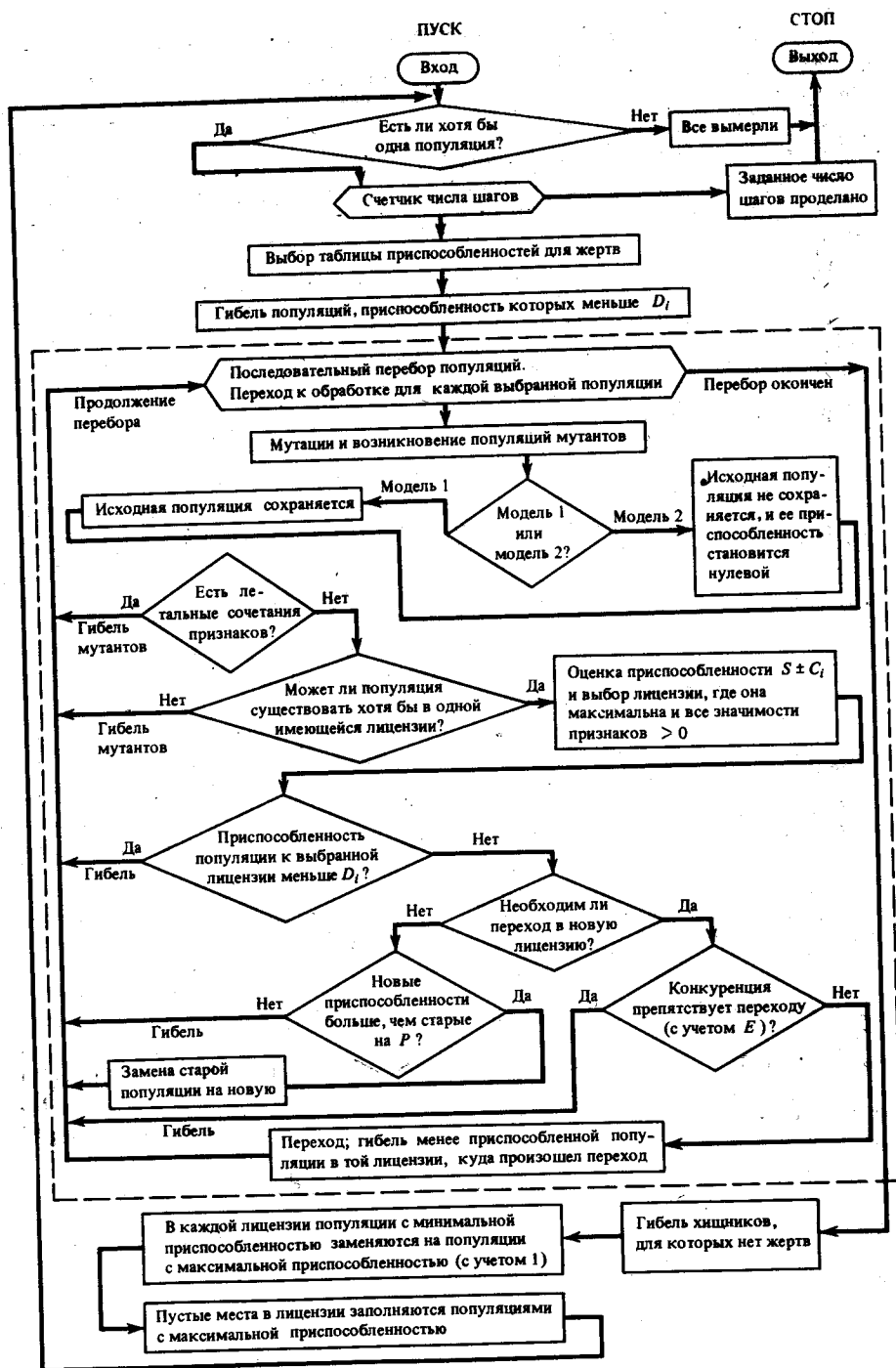
Поскольку модель отражает лишь некоторые аспекты теоретических представлений и реальности, то используемая биологическая терминология имеет условный характер. Под популяциями ниже понимаются временные срезы филетических линий, под мутациями — эволюционные события, приводящие к возникновению новых филетических линий (иногда коротких). В случае изучения макроэволюционных явлений такие допущения не являются слишком грубыми.

В модели предусмотрено 12 вариантов условий среды — лицензий [6, 14], которые могут сохраняться или изменяться на протяжении эксперимента. В каждой из лицензий модели допускается наличие до девяти видов популяций. Экологические ниши [12] группы популяций, сосуществующих в лицензии, составляют групповую экологическую нишу [6, 7]. Внутри групповой экологической ниши имеет место конкуренция. Факт использования популяцией той или иной лицензии означает, что адаптивная зона популяции [13] соответствует предоставляемым условиям. В отличие от экологической ниши лицензии могут быть незанятыми (свободными).

В начале работы программы в какую-нибудь из лицензий помещается, как правило, одна исходная популяция. Каждая популяция описывается 25 свойствами, каждое свойство может иметь от 2 до 9 градаций-признаков. Общее количество градаций — 100, и все они описаны в специальной таблице — матрице признаков (см. раздел 2, табл. 1). Любой из признаков имеет для каждой из лицензий свою значимость, которая может принимать значения от 0 до 10. Приспособленность S конкретной популяции к лицензии определяется как сумма 25 указанных значимостей, которые должны быть больше нуля. Имеется специальная таблица несовместимых признаков (летальных сочетаний). Мутанты с несовместимыми признаками в дальнейшем не рассматриваются. Пример несовместимых признаков: отсутствие черепа и грызущий рот.

Программа работает циклически, причем за каждый цикл — "эволюционный шаг" — у части популяций возникают мутации, происходят переходы популяций из лицензии в лицензию, а также разыгрываются конкурентные взаимоотношения. Для имитации мутаций используется специальная подпрограмма — генератор псевдослучайных чисел. Мутации могут происходить в пределах свойства независимо от других свойств. Для каждого свойства они равновероятны. Общее число мутаций за цикл можно менять посредством задания специального параметра R .

После того как мутация произошла, проверяется не летальна ли она, далее проверяется, к какой из 12 лицензий наиболее приспособлена популяция. Если в результате мутаций появляется такая популяция, которая приспособлена к каким-нибудь лицензиям лучше, чем к той, в которой



она в данный момент находится, то возможен переход из лицензии в лицензию. Переход (только один для каждой популяции мутантов) происходит лишь тогда, когда новая "наилучшая" лицензия свободна или же занята менее приспособленными популяциями. При этом исходная популяция либо сохраняется — см. логическую схему "модель 1" на рис. 1, либо аннулируется — "модель 2". Ниже речь будет идти только о схеме "модель 1", что соответствует рассмотрению популяций большой численности.

Следующим этапом работы программы является имитация конкурентных взаимоотношений. Для этого "просматривается" заполнение каждой из лицензий. Если в лицензии есть свободное место, то оно заполняется наиболее приспособленной популяцией, а наименее приспособленная популяция замещается на наиболее приспособленную.

Таким образом реализованы следующие классические черты, присущие макроэволюционному процессу: а) механизм мутаций или точнее — механизм ветвления филогенетических линий; б) уничтожение нежизнеспособных мутантов; в) способность мутантов создавать новые экологические ниши, переходить из лицензии в лицензию и занимать свободные лицензии; г) конкурентные взаимоотношения внутри групповой ниши лицензии, при которых наименее приспособленные популяции вытесняются.

Для учета экологических взаимоотношений имеется специальная таблица, с помощью которой каждой лицензии хищников ставятся в соответствие лицензии жертв. При появлении хищников значимости признаков жертв меняются (имеется дополнительная таблица значимости признаков последних в случае наличия хищников). Если в результате мутаций появляются хищники, а жертв нет, хищники гибнут.

В результате экспериментов выяснилось, что важны некоторые особенности конкурентных взаимоотношений, в частности возможность сосуществования в одной лицензии популяций с разной, но близкой, приспособленностью. С этой целью в модель введены дополнительные параметры I и P .

Параметр I определяет возможность сосуществования популяций с разной приспособленностью в одной лицензии. В том случае, когда $|S_k - S_n| < I$, где S_k и S_n приспособленности рассматриваемых популяций, конкуренции между ними не происходит. Биологический смысл этого параметра становится понятен, если учесть, что разные особи одной и той же реальной популяции имеют разброс в приспособленностях, а разных — неодинаковую чувствительность к колебаниям условий среды. Для учета отношений между особями одной популяции введен параметр P . В том случае, когда $S_m - S > P$, где S — приспособленность родительской популяции, а S_m — мутантов, более приспособленных к этой же лицензии, происходит замена родительской популяции на новую.

В модель введены также параметры E , D_i и C_i . E определяет дополнительные "трудности" для перехода между лицензиями. Переход возможен, если $S - E > S_{\min}$, где S — приспособленность популяции, "стремящейся" к переходу, а $S_{\min}$ — приспособленность наименее конкурентно-способной популяции в той лицензии, куда предполагается переход. D_i —

Рис. 1. Функциональная блок-схема программы для моделирования макроэволюционного процесса. Пунктиром ограничена область "операции над отдельными популяциями"

порог выживаемости в i -й лицензии (в упрощенном варианте модели был равен нулю). Если приспособленность S популяции меньше D_i , она гибнет. Наконец имеется также возможность увеличивать или уменьшать приспособленности популяций в каждой из лицензий на число C_i (i — номер лицензии). Изменяя параметр C_i на определенных этапах моделируемого эволюционного процесса, можно имитировать колебания условий среды.

Таким образом, для работы модели необходимо задание таблиц приспособленностей, летальных сочетаний признаков, экологических взаимоотношений, а также параметров R , I , P , E , D_i , C_i (последние можно менять в процессе выполнения программы). Значительное число параметров позволяет имитировать множество эволюционных эффектов, тонко зависящих от соотношения между начальными данными. Поскольку полное время, необходимое для имитации того или иного варианта, составляет 5–30 мин, далеко не все возможные сочетания параметров исследованы. Ниже мы остановимся на наиболее типичных и легко воспроизводимых результатах.

Результаты и их обсуждение

Для наглядности в качестве объекта исследования были выбраны хордовые, причем каждая программная мутация соответствовала такой группе изменений в фенотипе, на осуществление которой в природе необходимо порядка 0,5 млн. лет, иногда 1–5 млн. лет (см. таблицу). Первые четыре лицензии — морские, далее три — пресноводные, затем две — для земноводных и, наконец, три — для суши. Исходным видом, как правило, являлась популяция организмов, описание которой в рамках таблицы признаков соответствовало гипотетическому предшественнику ланцетника. Изучение эволюционного процесса проводилось для промежутков времени от нескольких до 200–300 млн лет. Естественно, что комплекс имитирующих программ вполне подходит и для других объектов исследования, в том числе и небиологических, в случае которых можно говорить о случайных дискретных изменениях, конкурентных отношениях и группировании по лицензиям.

Эксперименты с моделью продемонстрировали, что даже в столь хорошо изученном процессе, как дарвиновская эволюция, при моделировании может встретиться ряд неожиданных эффектов. Остановимся в первую очередь на тех, которые наблюдаются при неизменных условиях среды.

Вначале были подобраны такие параметры модели, при которых для времени имитации ~ 300 млн лет наблюдались результаты, сходные с известными из палеонтологии. При этом довольно типичной является следующая картина: мутанты, переходя в другую лицензию и размножаясь там, дают через относительно небольшой промежуток времени (0,5–5 млн лет) таких потомков, мутанты которых возвращаются в исходную лицензию и вытесняют исходный вид (см. рис. 2). Из результатов можно сделать вывод, что "реиммиграция" потомков через непродолжительный промежуток времени — это фактор, заметно влияющий на особенности эволюционного процесса. Не исключено, что именно такого рода относительно кратковременные события ответственны за возникновение некоторых палеонтологических неясностей.

Фрагмент таблицы значимостей признаков для различных лицензий

Признак	№ лицензии											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Размер												
10 см	3	0	3	0	1	1	1	2	2	1	0	0
10–50 см	2	0	3	1	2	3	2	4	4	8	0	3
50–100 см	10	3	5	3	4	5	4	5	5	6	3	4
1–2 м	0	7	6	5	5	4	6	4	4	0	8	6
2–5 м	0	8	7	8	5	3	6	2	2	0	3	5
5 м	0	8	8	7	0	0	0	1	1	0	0	0
Форма												
шаровидная	1	1	5	1	1	4	1	3	3	6	7	3
малоудлиненная	5	4	5	2	4	4	2	3	3	7	8	4
удлиненная	8	9	5	8	8	4	7	4	4	3	2	5
змеевидная	6	5	6	8	6	6	7	5	5	1	1	4
плоская	1	3	8	5	1	8	5	4	4	2	2	1
Дыхание												
примитивные жабры	4	4	4	2	2	2	2	1	1	0	0	0
жабры с крышками	8	8	8	3	3	3	1	3	3	0	0	0
" и примитивные легкие	0	0	0	8	0	8	8	8	8	8	1	1
примитивные легкие	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	5	5
развитые "	3	1	1	1	6	1	1	1	1	1	5	5

Примечание. Лицензии 1 и 2 — морские планктонофаги; 3 — морские бентофаги; 4 — морские хищники; 5 — пресноводные планктонофаги; 6 — пресноводные бентофаги; 7 — пресноводные хищники; 8 и 9 — земноводные; 10 и 11 — мелкие и крупные травоядные грызуны; 12 — хищники на суше.

При изучении влияния степени конкуренции выяснилось, что жесткая конкуренция (малые I и P) приводит к быстрому росту приспособленности и преобладанию процесса специализации над процессами, ведущими к освоению незанятых лицензий. Из рис. 3 видно, что на начальных этапах рост приспособленности происходит быстро, затем темп роста снижается и наблюдаются аperiodические колебания, что свидетельствует о том, что в рамках сложившихся ограничений достигнута предельная степень специализации и "совершенства". Об этом же свидетельствует и увеличение количества летальных мутаций. Задание большей общей частоты мутаций приводит к тому, что указанные эффекты проявляются раньше (см. рис. 3). В итоге при наличии жесткой конкуренции обмен между лицензиями быстро уменьшается (вплоть до полного прекращения), эволюционные деревья почти не дают боковых ветвей и представляют собой линии последовательно сменяющих друг друга все более приспособленных форм. Многие из лицензий остаются при этом незаполненными. Наоборот, снижение конкуренции усиливает взаимообмен мутантами, приводит к картине, насыщенной множеством переходов из лицензии в лицензию, даже когда последние заполнены (см. рис. 4). Средняя приспособленность по каждой из лицензий здесь ниже, чем в первом случае (см. рис. 3).

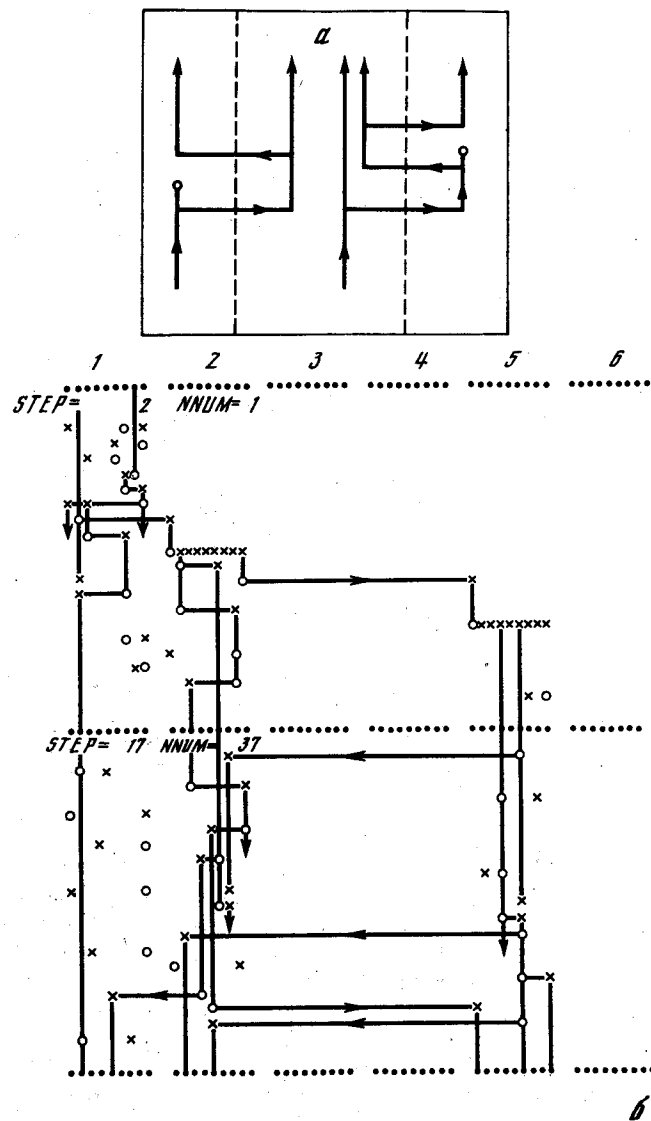


Рис. 2. Примеры эволюционных деревьев, получившихся в результате работы программы

a — примеры вытеснения исходного вида потомками, совершавшими переход в другую лицензию. Пунктиром обозначены границы между лицензиями; *a* — гибель видовой популяции вследствие конкурентной борьбы; *b* — пример подробного дерева, получающегося на дисплее или печатающем устройстве. В отличие от привычной формы время направлено вниз, цифрами по горизонтали обозначены номера лицензий, точками, расположенными в строку — позиции популяций в лицензии. Символ *o* ставится в ту позицию, где произошло событие, приведшее к появлению новой популяции или дублированию имеющейся; символ *x* — в позицию, где появилась новая популяция или дубль более конкурентноспособной. Вручную прорисованы некоторые эволюционные деревья (автоматически это не делалось намеренно, чтобы не перегружать изображение), символ *x* обозначает гибель популяции

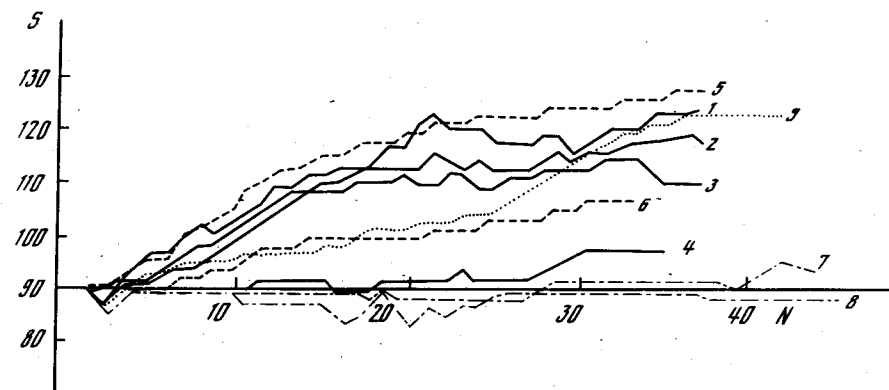


Рис. 3. Графики средней приспособленности по лицензии при разных значениях частоты мутаций R и параметров I и P

По оси абсцисс — номер шага, по оси ординат — приспособленность в условных единицах: 1 — $R = 0,99, I = 10, P = 5$; 2 — $R = 0,85, I = 10, P = 5$; 3 — $R = 0,6, I = 10, P = 5$; 4 — $R = 0,1, I = 10, P = 5$; 5 — $R = 0,85, I = 0, P = 0$; 6 — $R = 0,1, I = 0, P = 0$; 7 — $R = 0,85, I = 50, P = 50$; 8 — $R = 0,1, I = 50, P = 50$; 9 — $R = 0,85, I = 10, P = 10$

При наличии взаимобмена рост средней приспособленности в любой из лицензий зависит от ее роста в других лицензиях. После достижения предельной приспособленности во всех лицензиях наступает фаза "перестановочной" нефинальной [17] эволюции в масштабе всей системы лицензий. При отсутствии взаимобмена наблюдается нефинальная эволюция в каждой из заполненных лицензий. Можно подобрать такие компромиссные параметры модели, при которых будут периодически наблюдаться "вспышки" видообразования, будет временно увеличиваться число переходов (рис. 5). Это происходит после особо удачных эволюционных "изобретений", когда практически сразу появляется множество родственных высококонкурентных видов. Возмущение, вызванное каждым "изобретением", происходящим в какой-нибудь одной лицензии, передается в другие лицензии и постепенно затухает.

Последовательность чисел, получаемая от генератора псевдослучайных чисел, используемая для имитации мутаций, воспроизводима, если при пуске генератора задается одно и то же специальное стартовое число L (в начале работы оно должно быть введено с дисплея). Поэтому при одних и тех же начальных параметрах модели и одном L эволюционные деревья не различаются. При различных значениях L деревья не похожи друг на друга, "виды" иные, однако после достаточно большого числа шагов (например, порядка 200 для варианта 3, см. рис. 4) общая картина заполнения лицензий оказывается сходной для любых L . Это отражает тот факт, что экологическая эволюция в системе с заданными лицензиями предопределена, а филогенетическая эволюция индетерминирована.

Картину постепенного заполнения всех лицензий можно видеть и при пуске программы от исходной популяции "земноводных" или, например, "травоядных" (пример дерева ниже — на рис. 7, *a*). Существенно, что полезные признаки как изначально заданные, так и приобретенные (напри-

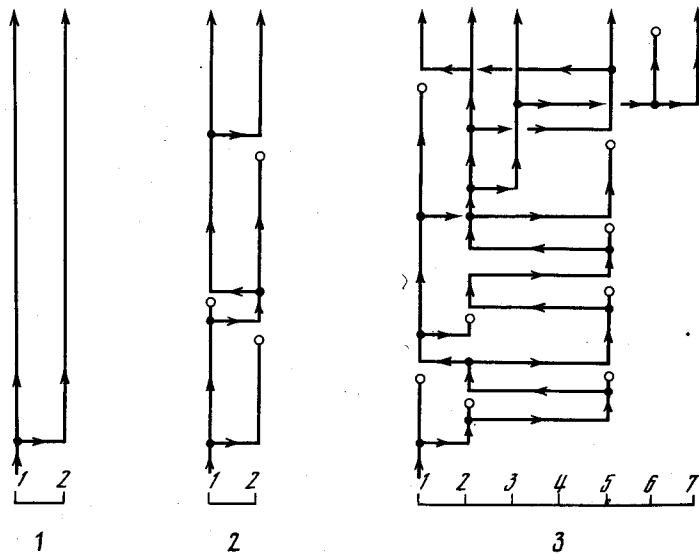


Рис. 4. Примеры эволюционных деревьев при разной степени конкурентных отношений

Отдельные видовые популяции не изображены, вертикальные линии относятся к сложившимся групповым нишам лицензий, на шкалах — номер лицензий. Горизонтальные линии обозначают переходы мутантов между лицензиями; $\circ$ — перестройку групповой реализованной ниши вследствие вселения нового конкурентного вида; 1 — очень высокая конкуренция; 2 — высокая конкуренция сосуществуют популяции с разбросом приспособленностей 1 ($S_{\text{ср}} = 5\%$; $P = 1$); 3 — средняя степень конкуренции (сосуществуют популяции с 20% разбросом приспособленностей). Исходным видом является популяция гипотетического предшественника ланцетника, в конце дерева многие из видов обладают плавниками, развитой нервной системой. Обращают на себя внимание многократные переходы между лицензиями морских и пресноводных планктонофагов, сопряженные с возникновением новых признаков. Интересно происхождение пресноводных хищников из морских бентофагов

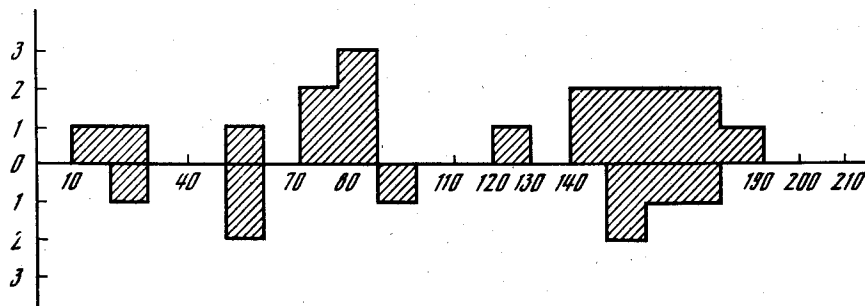


Рис. 5. Колебания среднего числа переходов из лицензии 1 (вверх) и в лицензию 1 (вниз)

По оси абсцисс — номер шага, по оси ординат — среднее число переходов. Промежуток усреднения — 10 шагов.

мер, двухконтурная система кровообращения, внутреннее оплодотворение) обычно уже не теряются в дальнейшем. Эффект каналирования эволюционного процесса объясняется морфогенетическими ограничениями: для замены указанных признаков на другие необходима одновременная перестройка целого комплекса характеристик организма, изменение других признаков, что маловероятно. Неодновременная перестройка невозможна в силу низкой конкурентноспособности промежуточных форм. Очевидно, что с морфогенетическими ограничениями связана и специализация.

Если эволюционисты избегают давать однозначный ответ на вопрос, способствует ли увеличение частоты мутаций ускорению эволюции, то представители других биологических специальностей, популяризаторы, чаще всего отвечают на него утвердительно. Результаты по работе с моделью продемонстрировали, что верно лишь при малой степени конкуренции (в природе, например, после вымирания части популяций сообщества) и не очень глубокой специализации. Нужно также подчеркнуть, что термин "эволюция" трактуется при таком подходе однобоко и подразумевает просто увеличение скорости видообразования. Правильнее говорить, таким образом, что увеличение частоты мутаций является "катализатором" для развития тенденций, определяемых конкуренцией и сложившимися к этому моменту морфогенетическими ограничениями, специализацией.

С увеличением частоты мутаций ускорение ("катализ") видообразования, специализации и ряда иных эволюционных процессов не обязательно происходит линейно. Нормальное протекание ряда процессов возможно только под контролем отбора, и поэтому верхним лимитирующим фактором для их скорости является скорость отбора. В модели она постоянна, так как за один шаг в каждой лицензии вследствие отбора элиминируется не более чем одна популяция (см. раздел 1). Именно поэтому кривые роста средней приспособленности при высоких значениях частоты мутаций отличаются мало (см. рис. 3). Следует отметить, что ситуация с нарушенным отбором вряд ли широко распространена в реальности, поскольку в этом случае дезорганизуются экологические взаимоотношения, что не способствует выживанию большинства членов сообщества дезорганизованной экосистемы.

В природе особенности отбора конкурентные взаимоотношения связаны с величиной, степенью взаимодействия между особями популяций и в конечном итоге определяются процессами саморегуляции экосистем и биосферы. Принцип самосохранения биосферы [7], в частности, требует, чтобы эволюционные процессы не приводили к самопроизвольным массовым вымираниям, распадам экосистем. Это накладывает ограничения на степень взаимодействия и на величины частот мутаций за поколение, позволяет говорить об оптимальных значениях этих величин в земных условиях. Очень малая частота мутаций не будет обеспечивать необходимую скорость эволюционного процесса. Большая частота при условиях жесткой конкуренции приведет к чрезмерной специализации, а это невыгодно, если среда не стабильна. Очень большая частота у всех или даже части популяций вызовет нарушение процессов отбора, дестабилизацию популяций и экосистем, вымирание, что не согласуется с упомянутым принципом. Должно быть, следовательно, некоторое компромиссное соотношение между степенью взаимодействия особей популяций и частотами мутаций за

поколение. Это наводит на мысль о том, что объяснение давно обсуждаемого феномена близости величин частот мутаций за поколение у самых разных видов [1, 16] следует искать не в области генетики (несмотря на то что скорость мутационного процесса для неэкстремальных условий среды закреплена генетически), а в области экологии. Указанный эффект возник из-за близости в значениях параметров, характеризующих взаимодействие особей самых разных уровней экологической пирамиды, или проще из-за подобию взаимодействия на всех уровнях. Нужно уточнить, что при этом не так уж важно, обеспечивается ли один и тот же уровень конкуренции, давления отбора преимущественно внутривидовым или же межвидовым взаимодействием. На это же указывают и результаты моделирования: влияние изменения параметра P на моделируемый процесс в целом такое же, как и от изменений I (см. рис. 3).

На рис. 6 изображен фрагмент эволюционного дерева с символическими изображениями некоторых жизненных форм. Более сложное дерево показано на рис. 7, а. О том, насколько отличается от него дерево, полученное популярным методом кластерного анализа (идея метода заключается в том, что выводы о происхождении делаются по данным о количестве отличий на конечной стадии процесса), можно видеть из рис. 7, б. Удовлетворительное совпадение имеется главным образом в верхней, заключительной части деревьев.

При изучении филогении в реальности могут встретиться случаи, когда имеются только фрагментарные сведения о промежуточных формах. Такая ситуация по тем или иным причинам имеет место, например, в палеонтологии, генетике, эволюционной физиологии. Поэтому представляет интерес вопрос, насколько истинные эволюционные деревья отличаются от деревьев, построенных по неполному числу характеризующих таксон признаков. Это было исследовано с помощью модели. Так как все этапы моделируемого процесса наблюдаемы, построение "истинных" эволюционных деревьев для него не представляет труда. Деревья строились и традиционным для биологии способом с использованием данных либо о всех, либо о части признаков. При этом считалось, что вид не изменился на том или ином этапе эволюции, если среди всех учитываемых признаков имелось совпадение, когда же совпадения не было, в качестве предка выбирался вид с наименьшим числом отличий. Результаты такого рода обработки наглядно продемонстрировали, что эволюционные деревья, построенные по неполному числу признаков, и истинные могут различаться принципиальным образом (см. рис. 8). Из этого напрашивается вывод, что деревья, построенные по данным различных биологических наук, должны рассматриваться не как парадоксально отличающиеся друг от друга, а как взаимодополняющие.

Направленность эволюционного процесса в данной модели объясняется тем, что неявно предусмотрены такие сочетания признаков, при которых приспособленность выше, чем у исходных форм. Механизмы мутаций и отбора способствуют реализации этих сочетаний. Чем более мягкой является конкуренция, тем в более широком диапазоне приспособленностей отбор не чувствителен к колебаниям последней; в пределах этого диапазона изменения отдельных признаков, сочетаний нейтральны, а эволюция не имеет направленности, нефинальна. Рост средней приспособленности по любой лицензии сопряжен с усилением морфогенетических ограничений,

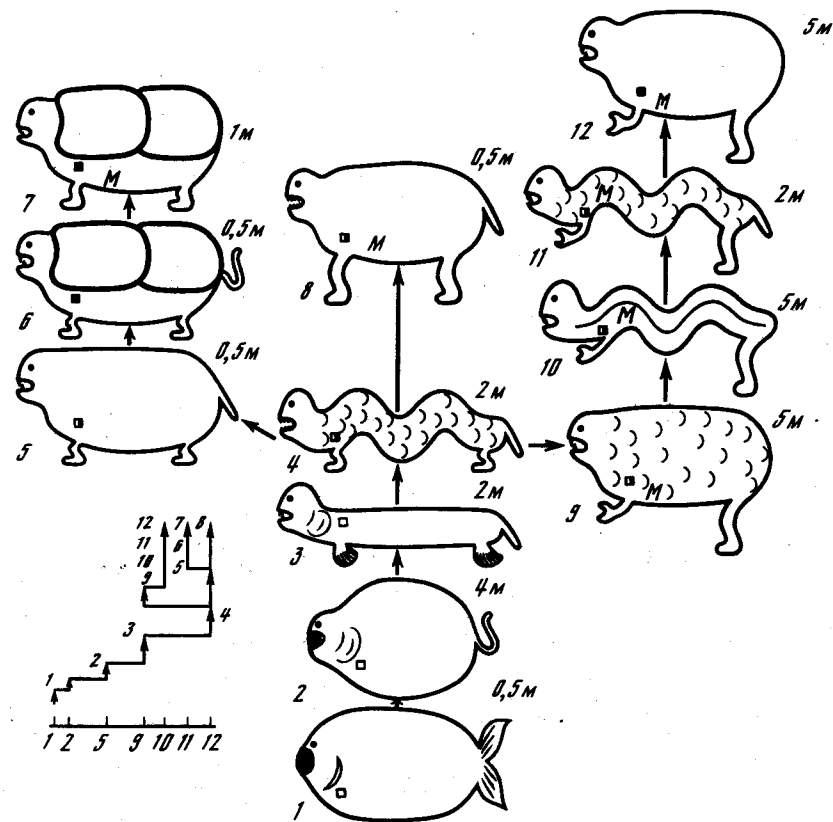
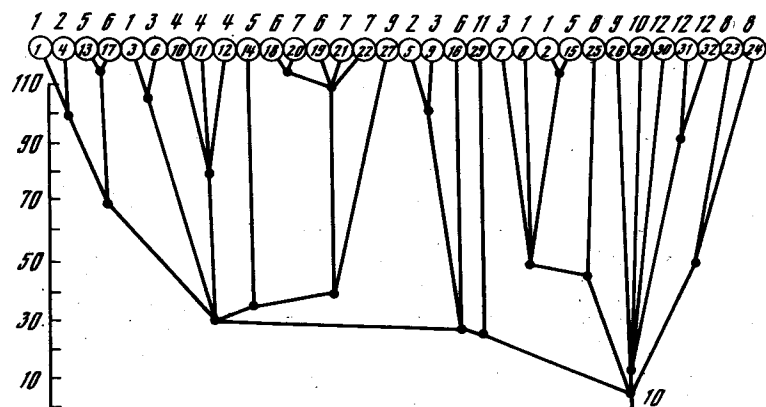


Рис. 6. Схематическое изображение некоторых форм, возникающих в результате машинной эволюции

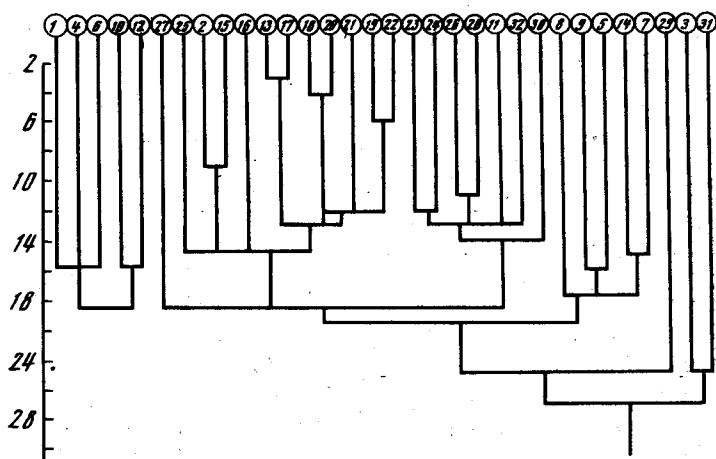
Обведены "дисплейные" изображения. Символ M обозначает наличие млечных желез, незакрашенный квадратик — одноконтурную систему кровообращения, частично закрашенный — двухконтурную с перегородкой, полностью закрашенный — двухконтурную. Внизу слева — упрощенное эволюционное дерево, на котором цифрами обозначены номера "животных". По горизонтали — номер лицензии

увеличением специализации, а это означает, что происходит сужение спектра возможных направлений эволюционного процесса (канализование).

Может показаться, что данная модель подтверждает теоретические представления А.А. Любищева относительно возможности создания эволюционной теории в рамках "естественной системы организмов", если в качестве базиса системы использовать что-то вроде таблицы значимости признаков [9]. Внимательный анализ показывает, что создание такого рода "периодической системы" невозможно, поскольку возникновение нового признака — это следствие самоорганизации, а не результат реализации варианта из когда-то предустановленного дискретного набора (кстати, именно из-за конечности набора признаков в данной модели наступает фаза нефинальной эволюции в масштабе всей системы лицензий).



a



b

Рис. 7. Пример отличия "истинного" эволюционного дерева от дерева, полученного методом кластерного анализа по данным для последнего шага "истинного"

Цифры в кружках — номера популяций; а — "истинное" дерево, по вертикали — номер шага, цифры над кружками — номера лицензий; б — дерево, полученное методом кластерного анализа, по вертикали — количество отличий. Эволюция начинается от "травоядных"

Реально имеется не неизменный набор, а меняющийся во времени континуум возможностей, задаваемый всей системой взаимозависимых живых организмов, биосферой. Процесс специализации способствует выявлению из этого континуума новых признаков и их закреплению. Однако конкретные признаки не предопределены, так как не предопределены уникальные цепи случайных событий, ведущих к тому или иному из них.

Учет экологических взаимоотношений не привел в модели к существенному изменению скорости видообразования, к сколько-нибудь неожидан-

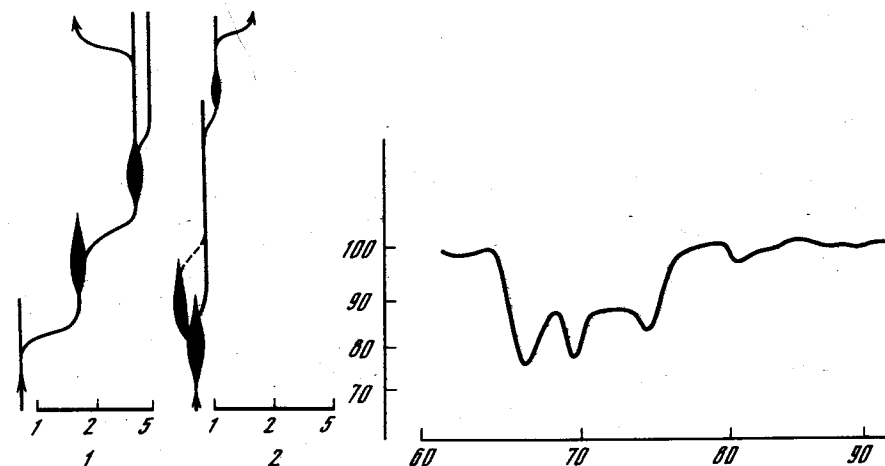


Рис. 8. Пример несовпадения "истинного" эволюционного дерева и дерева, построенного по неполному числу признаков, когда в качестве предка всякий раз выбирается такой, который имеет наименьшее число различий со сравниваемым

На шкалах указаны номера лицензий; ширины зон характеризуют количество дублей популяций в лицензии; 1 — "истинное" эволюционное дерево, полученное при имитации эволюционного процесса; 2 — дерево, построенное по 60% признаков; пунктиром обозначен альтернативный вариант. Исходные виды в лицензии 1 и виды из лицензии 2 в конце деревьев для обоих деревьев одни и те же.

Рис. 9. Изменения видового разнообразия при "ударном" ухудшении условий во всех лицензиях на 65-м шаге

По горизонтали — номер шага; по вертикали — относительное число различающихся популяций, %

ным результатам (хищники не появлялись без жертв, при появлении хищников часть жертв гибла, можно добиться, чтобы хищники "выедали" жертвы и сами гибли), поэтому на них не будем подробно останавливаться. Более интересные данные были получены в экспериментах по изменению условий в лицензиях и изменению порога выживаемости. Увеличение последнего влекло за собой снижение количества переходов, а при "мягкой" конкуренции ускорение роста средней приспособленности. Объясняется это тем, что, чем выше порог, тем большее количество популяций с низкой приспособленностью отбрасывается, а это в первом приближении эквивалентно усилению конкуренции, ускорению процессов отбора. Когда средняя приспособленность по лицензии возрастает, влияние порога на процессы внутри нее уменьшается, однако влияние остается заметным в процессах освоения новых лицензий. Наличие порога замедляет освоение или вообще препятствует ему, поскольку после перехода сохраняются только те популяции, у которых приспособленность высока, а то, что последние таковы, — не самая типичная ситуация [2].

Увеличение или уменьшение приспособленностей всех популяций в лицензии i на число C_i (см. раздел 1) можно интерпретировать как улучшение или ухудшение условий существования внутри нее. Если порог выживаемо-

сти низок, то взаимоотношения между популяциями внутри лицензии сохраняются, если высок, то при ухудшении условий часть популяции гибнет и происходит перестройка структуры лицензии. Если C_i меняются, (причем неодинаково для разных i) наблюдается изменение взаимоотношений между лицензиями.

Были исследованы медленные (раз в 10–20 шагов) и быстрые (на каждом шаге) колебания условий, а также влияние резкого кратковременного (на один шаг) ухудшения условий. Последнее можно интерпретировать как катастрофическое событие, вызванное, например, увеличением вулканической деятельности, падением астероида и т.п. Подразделение на быстрые и медленные колебания связано с конечностью скорости отбора. Только при медленных колебаниях отбор успевает отслеживать изменения в разбросе приспособленностей внутри каждой лицензии и поддерживает этот разброс внутри диапазона $< I$.

Ухудшение условий в случае высокого порога выживаемости приводило к снижению видового разнообразия, уменьшению количества переходов, ускорению специализации. Эффект особенно заметен при жесткой конкуренции. Результат воздействия кратковременного "ударного" ухудшения условий можно видеть на рис. 9. Из него видно, что восстановление равновесного состояния происходит медленно и требует около десяти шагов. Эффект воздействия нескольких медленных колебаний в сторону ухудшения условий по результату подобен эффекту, вызванному длительным увеличением степени конкуренции, а в сторону улучшения — малозаметен. То же самое можно сказать и про эффект воздействия серии быстрых колебаний. Однако в случае быстрых колебаний через шаг уничтожается не одна, а обычно несколько мало конкурентных популяций, что, как говорилось, эквивалентно существенному увеличению скорости отбора. В то же время на остальных шагах конкуренция ослаблена, число переходов повышено. Одновременное совмещение этих факторов приводит к новым типам зависимостей, иным порядкам величин. В частности, при увеличении частоты мутаций до значений, близких к максимальным (мутация на шаг каждой популяции), не наблюдается выраженной нелинейности зависимости скорости роста средней приспособленности от частоты мутаций (ср. с рис. 3). Возможно сохранение большого среднего уровня взаимобмена между лицензиями, несмотря на высокую среднюю приспособленность для них.

Нужно подчеркнуть, что рассмотренный способ моделирования изменений условий в лицензиях не является универсальным и единственным. При нем воздействию неблагоприятных факторов подвергаются главным образом низкоспециализированные мало конкурентные формы, в то время как "специалисты" затрагиваются меньше. Другой способ моделирования изменения условий в лицензиях заключается в смене таблицы значимостей признаков для заполняющих ее популяций. Например, переключение таблицы значимости признаков "гравоядных" на таблицу "земноводных" можно интерпретировать как глобальное заболачивание территории, как смену абиотических факторов из-за трансгрессии. Здесь воздействию подвергаются как "неспециалисты", так и "специалисты". Предварительные эксперименты показали, что при таком типе изменения условий "специалисты",

как правило, вымирают. В случае колебаний условий удастся добиться некоторого ускорения видообразования.

Из экспериментов с моделью вытекают и другие выводы, часть из которых главным образом общего характера и в той или иной форме высказывались разными учеными, начиная с Дарвина [18, 4, 3]. Здесь можно упомянуть следующие из них: 1) возврат к предшествующим формам крайне маловероятен, эволюция необратима; 2) филогенетическая эволюция сопряжена со случайными событиями и индетерминирована; 3) экологическая эволюция в системе с заданными лицензиями в общих чертах предопределена; 4) специализированные формы редко являются поставщиком эволюционного материала.

Основной смысл настоящей работы заключается в том, что общеизвестные и общепринятые законы эволюции получены не путем обобщения фактического биологического материала, а путем исследования количественной модели, в основу которой положены принципы дарвиновского учения. Это означает, что для объяснения полученных эффектов (например, неравномерность темпа эволюции, расхождение свойств филогенетических и таксономических деревьев, необратимость эволюции при равновероятности прямых и обратных мутаций, происхождение новых форм от неспециализированных видов и др.), как правило, нет оснований привлекать никакие иные гипотезы, кроме дарвиновской.

Другим результатом создания сложной имитационной модели эволюционного процесса является возможность реконструкции филогении реальных систематических групп (например, моллюсков) на ограниченных временных интервалах и прогноз дальнейшего хода макроэволюции. Предполагается также произвести сравнение современных теоретических представлений о некоторых механизмах видообразования [15] с данными моделирования.

Литература

1. Ашмарин И.Г. Молекулярная биология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 367 с.
2. Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 206 с.
3. Волькенштейн М.В. // Успехи физиол. наук, 1984. Т. 143, вып. 3. С. 429–466.
4. Дарвин Ч. Происхождение видов посредством естественного отбора. Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3.
5. Ковров Б.Г., Косолопова Л.Г. // Журн. общ. биологии, 1975. Т. 36, № 4. С. 492–497.
6. Левченко В.Ф. // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 21–23.
7. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. // Физика: проблемы, история, люди. Л.: Наука, 1986. С. 102–142.
8. Левченко В.Ф. // Вопр. эволюц. физиологии: Сб. тез. IX Всесоюз. совещ. по эволюц. физиологии, Л.: Наука, 1986. С. 153.
9. Любищев А.А. // Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 24–35.
10. Ляпунов А.А., Кулагина О.О. // Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 147–169.
11. Менишуткин В.В. // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1977. Т. 13, № 5. С. 545–555.
12. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
13. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 158 с.

14. Старобогатов Я.И. // Методологические проблемы эволюц. теории. Тарту. 1984 С. 70–72.
15. Старобогатов Я.И. // Итоги науки и техники. Общ. геология. М.: ВИНТИ, 1985 Т. 20. С. 96.
16. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
17. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул М.: Мир, 1973. 216 с.
18. Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection. Lond., 1859.

УДК 551.510:574.4:577.95

Имитация фенетической изменчивости популяций рыб методом эволюционного моделирования

А.Б. Казанский

ГосНИИ озерного и речного рыбного хозяйства

Традиционный подход к анализу динамики рыбных запасов основывается на результатах исследования простой динамической модели видовой популяции с фиксированными и одинаковыми параметрами жизненного цикла всех особей. Элементарной единицей системного описания в таких моделях является возрастная группа или когорта.

Подобное упрощение, допустимое при составлении краткосрочного прогноза численности и улова, далеко не всегда приемлемо для выработки устойчивой рациональной стратегии эксплуатации рыбных ресурсов внутренних водоемов.

Рыбный промысел и другие антропогенные воздействия изменяют условия обитания рыб, приводят к фенетическим изменениям популяций [6], затрагивают структуру ихтиоценозов [1].

С точки зрения теории рациональной эксплуатации рыбных запасов особый интерес представляет изменчивость таких параметров жизненного цикла (онтогенеза) отдельных особей, как индивидуальная абсолютная плодовитость, скорость созревания, темп роста, выживаемость на разных стадиях развития, спектр питания, интенсивность обмена. Именно эти показатели определяют характер адаптивного ответа популяций на внешние воздействия, что в свою очередь сказывается на структурных изменениях в ихтиоценозе.

Так называемая теория стратегии жизненного цикла [9, 12] в основном развивалась в рамках оптимизационного подхода, реализованного аналитическими методами. При этом, очевидно, приходится идти на сильное упрощение модели динамики и экспериментировать с различными критериями оптимальности.

Используя гипотезу эволюционной стабильности, данная теория находит наиболее оптимальные сочетания рассмотренных фенотипических при-

наков особей и связывает их с приспособленностью целой популяции в различных условиях [10, 11].

Аналитический метод явно сковывает исследователей, заставляет идти на грубые упрощения. Более естественный путь развития теории стратегии жизненного цикла возможен в рамках эволюционного подхода [8, 7]. Элементом описания в таких моделях является отдельная особь, передающая по наследству потомкам набор параметров жизненного цикла. Адаптивная изменчивость параметров имитируется с помощью эволюционно-подобной процедуры. При этом в процессе передачи признаков потомкам осуществляются случайные изменения параметров ("мутации"). Отбор реализуется в детальной модели динамики популяции, учитывающей зависимости темпа роста особей от степени конкуренции, выживаемости и плодовитости от массы, прироста массы тела от затрат энергии на обменные процессы и на воспроизводство. Подход реализуется на достаточно быстродействующих ЭВМ с большим объемом оперативной памяти. Тем не менее ресурсы современных цифровых ЭВМ пока недостаточно для синтеза популяционно-генетических процессов в рамках детальной модели онтогенеза. В связи с этим подход ограничивается рассмотрением фенотипических изменений, которые в значительной степени определяются окружением, а не внутренней структурной программой со всеми сложностями эпигенетической регуляции, действующей в рамках жестких ограничений, накладываемых морфологией и физиологией. Некоторые ограничения на диапазон изменений лабильных параметров жизненного цикла приходится вводить на основании данных по конкретным популяциям рыб, другие ограничения получаются в процессе моделирования как необходимое условие успешной верификации модели. Таким образом, имитационный вариант теории стратегии жизненного цикла менее абстрактен, чем аналитическая теория, и привязан к конкретным видовым популяциям.

Задачи, которые стоят перед рассматриваемым подходом, носят многоплановый характер. С одной стороны, это помощь биологам в выявлении адаптивных комплексов, в постановке задач исследований. С другой стороны, эволюционные модели с адаптивно подстраивающимися параметрами дают новый толчок развитию теории динамики популяций и сообществ рыб и других организмов. Тем самым неизбежно будет развиваться и теория рационального использования биологических ресурсов.

Настоящая работа посвящена анализу некоторых результатов эволюционного моделирования абстрактной модели популяции рыбы с параметрами, близкими к параметрам жизненного цикла леща. Затем приводятся первые результаты эволюционного моделирования сообществ рыб. Основной акцент сделан на выявлении методических трудностей, связанных с реализацией подхода и интерпретацией получаемых результатов.

Краткое описание модели

Рассматривается стохастический вариант точечной, энергетической, непрерывно-дискретной модели динамики сообщества рыб [4]. Временной шаг модели соответствует году. Текущее состояние модельного сообщества складывается из текущих состояний всех живых особей рыб, т.е. их массой и возрастом.

Таблица 1
Варьируемые параметры жизненного цикла рыб
(сохраняются в течение жизни и передаются по наследству
со случайными мутациями)

Характеристики параметров i -й особи				
Название	Тип	Обозначение	Область изменчивости	Связь с другими параметрами
Масса начала созревания	Непрерывный	mat_i	$0,25 \div 0,9$ (кг)	
1-й коэффициент плодовитости	"	$f1_i$	$0 \div 10$	
2-й коэффициент плодовитости	"	$f2_i$	$125 \div 400$	$fec_i = f1_i + f2_i \cdot w_i$
1-й коэффициент функции максимального прироста	"	$a1_i$	$0,5 \div 1$	
2-й коэффициент функции максимального прироста	"	$b1_i$	$0,7 \div 0,9$	$Wm_i = a1_i \cdot w_i^{b1_i}$
Энергетические затраты на икринку	"	kal_i	$10^{-7} \div 10^{-6}$ (кал)	$w1_i = kal_i \cdot a1_i \cdot const$
Предельный возраст	Дискретный	t_{max}^i	$14 \div 20$ (годы)	
Предельная масса	Непрерывный	m_{max}^i	$1 \div 5$ (кг)	

Примечание. fec_i — индивидуальная плодовитость (тыс. шт. икринок); Wm_i — максимальный удельный прирост особи с массой тела w_i кг/кг; $w1_i$ — масса годовика.

Кроме текущих параметров состояния, каждая особь характеризуется параметрами жизненного цикла, которые не изменяются в течение жизни и прямо передаются потомкам. В процессе передачи признаков с определенной вероятностью производятся случайные изменения параметров ("мутации"). В табл. 1 приводится список рассмотренных параметров жизненного цикла и диапазоны их изменчивости для исследованного случая одновидового ихтиоценоза (популяции).

Численность доживших до года потомков каждой особи (N_1^i) находится путем умножения индивидуальной плодовитости на коэффициент выживаемости, нелинейно зависящий от плодовитости всей популяции:

$$N1^i = fec_i \cdot a \cdot e^{-E/b}, \quad (1)$$

где E — фонд икры популяции; a и b — параметры.

Естественная смертность равна произведению случайного множителя, изменяющегося в диапазоне 0,8–1,2 на традиционную выпуклую функцию возраста, одинаковую для всех особей.

Вероятность попадания в орудия лова выражается функцией массы. Параметры взяты из детерминированной модели популяции леща Иваньковского водохранилища [2].

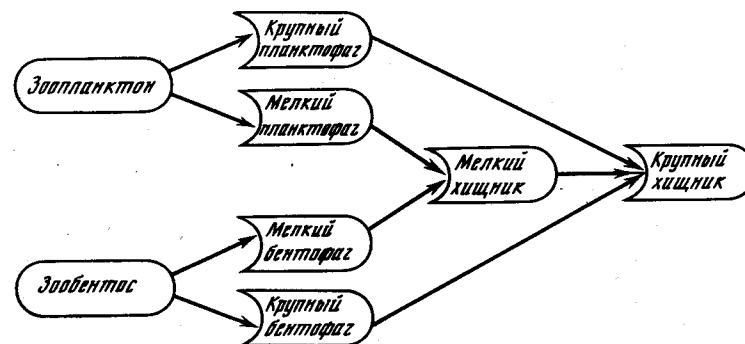


Рис. 1. Трофические отношения в абстрактной модели ихтиоценоза

Прирост массы каждой особи за год находится из энергетического балансового равенства как усвоенная часть рациона за вычетом трат энергии на обмен и на производство половых продуктов.

Трофический статус, или принадлежность к той или иной трофической группе, определяется текущей массой и видовой принадлежностью особи. В случае рассмотрения не отдельной популяции, а сообщества рыб, особь характеризуется дополнительно видовой и популяционной принадлежностью. Вид и масса однозначно определяют трофическую группу, в которую входят особи с одинаковым спектром питания. Конкурентные отношения моделируются, как и в детерминированной модели, путем расчета коэффициентов удовлетворения максимальных запросов в корме. Между трофическими группами могут существовать отношения типа хищник — жертва.

Энергетический запас икринок, масса годовика в потомстве и энергетические затраты родителя (однополого) на производство икринок пропорциональны друг другу.

Особи, достигшие предельного размера, перестают расти, а достигшие предельного возраста — погибают.

Предельное число живых особей в модели не превышало 1200. Лимитирование численности (см. уравнение 1) подбиралось таким образом, чтобы память ЭВМ не переполнялась.

Процессы гибели особей, процессы мутации считаются равномерно распределенными случайными величинами и моделируются методом Монте-Карло.

Для эволюционного синтеза модели абстрактного сообщества рыб вводился дополнительный параметр "тип питания", задающий последовательность смены трофических групп по мере роста особи (рис. 2). Типы трофических групп и отношения между ними схематически показаны на рис. 1.

Диапазон изменчивости параметров жизненного цикла в случае сообщества значительно расширился и охватывал почти все виды, встречающиеся в водоемах СССР. Таким образом, виды и популяции априорно не задавались, они выявлялись как устойчивые кластеры в многомерном пространстве параметров жизненного цикла.

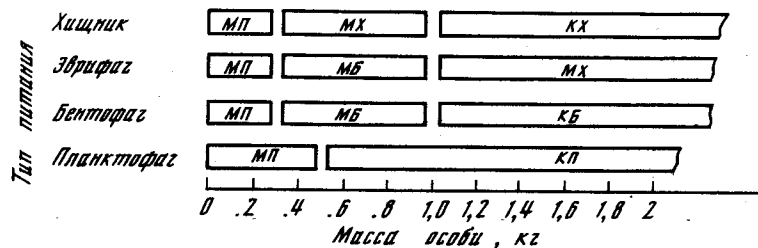


Рис. 2. Последовательность смены трофических групп особями с различным типом питания по мере роста

Как в случае популяции, так и в случае сообщества подсчитывались средние значения, стандартные отклонения и строились гистограммы параметров жизненного цикла.

Одна реализация эволюционноподобной процедуры длилась 200 временных шагов и отнимала 15 мин машинного времени ЭВМ БЭСМ-6. Для каждого числового эксперимента просчитывалось десять реализаций с различными значениями возбuditеля датчика случайных чисел.

Вероятность "мутаций" поддерживалась очень высокой в начале процесса (первые тридцать шагов), затем снижалась до величины, лежащей в интервале (0,01–0,1). На последнем этапе (20 шагов) мутации прекращались совсем. В этот период фиксировалась динамика популяции (сообщества), контролировалась динамика во времени параметров жизненного цикла, выявлялись кластеры (феноны).

Результаты моделирования

Числовые эксперименты начинались с фиксирования начального состояния. Задание правдоподобного, близкого к равновесному распределения особей по численности и массе позволяет существенно ускорить эволюцию параметров жизненного цикла. Выбранный ступенчатый режим мутаций (см. выше) так же способствует увеличению эффективности действия отбора. До определенного уровня (0,15 ÷ 0,2) вероятность мутаций на втором (основном) этапе не оказывала существенного влияния на результаты отбора. Дальнейшее увеличение этой вероятности приводит к хаосу, с которым отбор справиться не может. Снижение уровня мутаций ниже порога 0,01 ÷ 0,005 отодвигает во времени наступление эволюционно стабильного состояния. В данном исследовании выбран уровень мутаций, близкий к 0,02.

Эволюционная модель отдельной популяции рыбы первоначально исследовалась при стабильных условиях воспроизводства и выживаемости. Варьированию подвергалась величина кормовой базы.

В случае отсутствия мутаций динамика численности и темпа роста стохастической модельной популяции практически не отличается от динамики детерминированной модели с такими же параметрами. Введение мутаций приводит в каждой конкретной реализации к отбору устойчивого набора значений параметров жизненного цикла.

При избытке корма и, следовательно, отсутствии конкуренции за пищу

Таблица 2

Сочетания параметров жизненного цикла эволюционно стабильной популяции, полученные при различных реализациях эволюционной процедуры (слабая конкуренция в питании) *

Обозначение параметра	Значения параметра				
	Номер реализации				
	1	2	3	4	5
<i>f1</i>	3,8	2,9	5,5	3,9	5,42
<i>f2</i>	347	168	125	347	261
<i>mat</i>	0,255	0,455	0,35	0,229	0,452
<i>kal</i>	$3,3 \times 10^{-6}$	$4,4 \times 10^{-6}$	$3,9 \times 10^{-6}$	$3,3 \times 10^{-6}$	$4,7 \times 10^{-6}$
<i>a1</i>	0,853	0,963	0,982	0,864	0,954
<i>b1</i>	0,729	0,735	0,748	0,727	0,752

* Обозначения параметров расшифрованы в табл. 1.

отбираются особи с поздним созреванием, сравнительно невысокой плодовитостью на единицу массы и быстрым ростом.

Необходимо отметить, что параметры "предельный возраст" и "предельная масса" в рассмотренных числовых экспериментах всегда эволюционируют в сторону максимальных значений и поэтому исключаются из анализа. Калорийность икринки слабо реагирует на изменение параметров среды и в данном случае является малоинформативным показателем.

При средних значениях кормовой базы, когда коэффициент удовлетворения запросов в корме достигает величин в интервале 0,8 ÷ 0,87 и моделируется умеренная конкуренция за пищу, разные реализации процесса приводят к различным устойчивым во времени наборам значений параметров проэволюционировавшей популяции. Иначе говоря, результат "эволюции" в условиях слабого отбора становится чувствительным к действию случайных факторов.

Значительно более устойчивое поведение (эквивинальность) в случае избытка кормовой базы, по-видимому, связано с тем, что там действует один лимитирующий фактор — емкость нерестилищ. Здесь же при слабой и умеренной конкуренции за пищу появляется уже два лимитирующих фактора, "эпигенетический ландшафт" становится "размытым". Обострение пищевой конкуренции (см. ниже) снова приводит к эквивинальности процесса.

Сравнивая отдельные реализации, можно обнаружить определенные корреляционные связи между параметрами жизненного цикла (табл. 2).

Скорость созревания и плодовитость (коэф. *f2*) коррелируют с положительным знаком, а плодовитость и начальная скорость роста — с отрицательным.

Дальнейшее снижение уровня кормовой базы обостряет конкуренцию по питанию и резко снижает многообразие возможных эволюционно стабильных фенотипов. Так, при коэффициенте удовлетворения рационов,

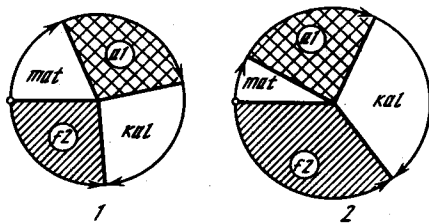


Рис. 3. Относительные значения наиболее чувствительных к отбору и адаптивно значимых параметров жизненного цикла популяции рыбы при избытке (1) и недостатке корма (2)

Одинаковое направление стрелок означает корреляцию с положительным знаком; противоположное — корреляцию с отрицательным знаком. Значения параметров умножены на масштабные множители: $f_2 = f_2 \times 0,1$; $mat = mat \times 20$; $kal = kal \times 4 \times 10^6$; $a_1 = a_1 \times 20$; обозначения параметров приведены в табл. 1

равном 0,7, при любых реализациях сохраняется высокая плодовитость, раннее созревание и высокий начальный темп роста.

На рис. 3 изображены фенограммы четырех параметров жизненного цикла (наиболее эволюционно значимых) для случая избытка и недостатка корма.

Случайный характер изменения от года к году успеха воспроизводства, типичный для многих водохранилищ, моделировался случайным разбросом значений параметров a и b в уравнении 1. Независимо от величины кормовой базы нерегулярное пополнение способствует отбору фенотипов с более ранними сроками созревания. В результате даже при слабой конкуренции по питанию разнообразие отобранных фенотипов уменьшается и различия реализаций сглаживаются. Плодовитость как функция массы во всех случаях довольно высокая. Относительно большая часть энергии идет на воспроизводство, хотя при хорошей обеспеченности пищей наблюдается и быстрый рост.

Результат хорошо согласуется с данными по лещу Цимлянского водохранилища, где богатая кормовая база способствует как ускорению роста, так и увеличению плодовитости, а сильная изменчивость условий воспроизводства приводит к относительно раннему созреванию [3]. В то же время лещ Иваньковского водохранилища существует в условиях недостатка бентоса, основного вида корма всех возрастных групп, кроме сеголеток. Пополнение леща в водоемах Верхней Волги сравнительно стабильное. Скорость созревания в Иваньковском и Цимлянском водохранилищах (по массе!) практически одинакова. Несмотря на приблизительно одинаковое соотношение трат энергии на рост и на воспроизводство, плодовитость Цимлянского леща на единицу массы самки приблизительно в 2 раза выше. Таким образом, модель не во всех деталях согласуется с данными по реальным популяциям. Следует учесть, что в модели почти не учитывается механизм изменения активности питания, недостаточно полно описываются связи между "конкурирующими" параметрами ("trade offs") [12].

В модели отдельной популяции учитывается только внутривидовая конкуренция. Для ориентировочной оценки влияния сети межвидовых отношений на характер адаптивного ответа популяций и была создана

эволюционная модель абстрактного сообщества рыб. Структура отношений (рис. 1, 2) намеренно упрощена и схематизирована.

Модель имитирует процесс уравнивания системы сообщество рыб—среда путем популяционной адаптации и видовой перестройки. Влияние среды моделировалось изменением продукций зоопланктона, зообентоса и условий воспроизводства.

В данной работе имеет смысл остановиться лишь на некоторых результатах исследования [5].

В результате "сукцессии" в модельном водоеме, как правило, сосуществуют популяции четырех видов рыб с различным типом питания (рис. 2) и довольно заметным стремлением к росту. Исключение составляет озерная экологическая система, характеризующаяся высокой продукцией зоопланктона и низкой продукцией бентоса. Преимущество здесь получают планктофаги, среди которых появляются как длиннокциловые, так и короткоциловые популяции. Видовое и популяционное разнообразие больше и у бентофагов, направляющих в данных критических условиях большую часть энергии на воспроизводство в ущерб росту. Созревание в случае недостатка бентоса у всех видов, кроме планктофагов, раннее. Относительная плодовитость на единицу массы у мелких видов выше, чем у крупных.

При избытке зоопланктона и бентоса появляются виды с большой относительной и абсолютной плодовитостью, поздним созреванием и хорошим темпом роста. Наряду с этим планктофаги, испытывающие сильный пресс хищников в младших возрастах, заметно уменьшают плодовитость в первых репродуктивных возрастах, что согласуется с наблюдениями Роффа [11].

Периодические (с разным периодом) или случайные изменения во времени кормовой базы, а также емкости нерестовых угодий приводят к появлению раннесозревающих фенотипов с большим разбросом по темпу роста.

Как оказалось, учет каннибализма хищников и процесс образования отдельных нерестовых популяций из группировок особей с различными параметрами жизненного цикла являются необходимыми условиями существования жизнеспособного и структурно устойчивого сообщества. Оба механизма оказались как бы взаимодополняющими.

Поведение модели чувствительно к определению границ трофических групп (рис. 2). Путь к преодолению этой чувствительности, возможно, идет через детализацию трофических отношений.

В целом модель сообщества доказывает необходимость учета коадаптации популяций различных видов.

Заключение

Эволюционное моделирование представляется весьма перспективным методом исследования закономерностей изменчивости параметров жизненного цикла популяций рыб и других организмов. Данный конструктивный подход ориентирован на активный синтез наиболее адекватных моделей популяций и сообществ животных с учетом изменчивости основных лабильных параметров жизненного цикла. Поиск и устранение причин

несоответствия оригинала и модели является основным моментом процесса эволюционного конструирования. При этом для настройки и верификации модели привлекаются данные по многим популяциям одного вида или данные по различным историческим периодам существования отдельной популяции.

Модель естественным образом реализует "стоимостной" подход теории стратегии жизненного цикла без использования субъективных и односторонних критериев оптимальности. В качестве "валюты" здесь выступает усвоенная с рационом энергия, которую организм оптимальным образом использует на различные нужды. Проблема часто заключается в выявлении той энергетической платы, которую приходится платить за те или иные приспособления. Иначе говоря, необходимо выделять и вносить в модель конкурентные межпараметрические связи замещающего типа — "trade offs". Пока не совсем ясно, как и с чем связать параметр длительности жизненного цикла, активность питания, интенсивность обмена. Трудно определить энергетическую цену добывания пищевых объектов различного типа. Таким образом, эволюционное моделирование является в первую очередь моделированием теоретическим. Вместе с тем это и прикладное моделирование, коренным образом преобразующее методологию и методику науки о рациональном использовании биологических ресурсов.

Л и т е р а т у р а

1. Жарков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
2. Казанский А.Б., Коваль В.П., Канно Г.Б. // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Т. 244. С. 16–29.
3. Липицкий И.И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище. Волгоград: Нижне-Волжск. кн. изд-во, 1970. 280 с.
4. Меншуткин В.В., Казанский А.Б. // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеониздат, 1981. Т. 14. С. 251–265.
5. Меншуткин В.В., Казанский А.Б. // Там же, 1986. Т. 9. С. 188–202.
6. Мина М.В. Микроэволюция рыб: Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 208 с.
7. Файстейл Р., Эбеллинг В. // Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. С. 266–268.
8. Фогель Л., Оуэнс А., Уолш М. Искусственный интеллект и эволюционное моделирование. М.: Мир, 1969. 232 с.
9. Charlesworth G. Evolution in age-structured populations. L.: Cambridge Univ. press, 1980. 300 p.
10. Myers R.A., Doyle R.W. // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 5. P. 612–620.
11. Roff D.A. // Ibid. Vol. 41, N 6. P. 989–1000.
12. Stearns S.C. // Environmental adaptation and evolution. N.Y.: Fisher, 1982. P. 3–17.

УДК 639.222.4.261.24

Динамика популяции Балтийского шпрота — пример управления и саморегуляции

Р.А. Ано

Таллинское отделение БалтНИИРХ

Значительные колебания численности являются характерной чертой балтийского шпрота. Общеизвестно, что динамика численности этой рыбы в определяющей мере зависит от успешности выживания на ранних стадиях развития. Особое значение придается "критическому периоду" времени перехода личинок шпрота на внешнее питание. Выживание личинок шпрота ставится обычно в зависимости от концентрации кормовых организмов [3, 4 и др.]. Для шпрота, видимо, можно принять формулировку этой зависимости, представленную в общем виде Т.Р. Парсонсом с соавт. [6, с. 339]: "... выше определенного уровня концентрации кормовых организмов выживание личинок высоко и в основном не зависит от дальнейшего увеличения их концентрации. При концентрациях ниже этого максимального уровня выживание личинок зависит от концентрации кормовых организмов; однако при некоторой более низкой пороговой концентрации кормовых организмов ресурсы желточного мешка окажутся исчерпанными и личинки погибнут, поскольку они должны быть обеспечены некоторым минимальным количеством пищи, чтобы эффективно потреблять планктон".

Установлено [11], что значения долей годовиков, двух- и трехгодовиков — наиболее представительных возрастных групп в возрастном составе шпрота — чередуются случайным образом в ряду последующих лет (табл. 1). Для объяснения предложена гипотеза, по которой выживание сеголеток шпрота изменяется случайно в определенном интервале. Гипотеза проверялась на простейшей модели, один из параметров которой принимался случайным, а остальные постоянными.

Величина пополнения определялась из соотношения

$$N_1 = S_0 \sum_i q_i N_i h_i,$$

где S_0 — коэффициент выживания сеголеток; q_i — плодовитость шпрота по возрастным группам; N_i — численность i -й возрастной группы; h_i — отношение числа самок i -й возрастной группы к общей численности этой группы.

Коэффициент выживания сеголеток (S_0^k) для k -го момента времени находился по формуле

$$S_0^k = dR^k,$$

где d — коэффициент; R^k — ряд случайных чисел от 0 до 99.

Предполагается, что обеспеченность личинок пищей, особенно в "критический период", является как раз тем фактором, который, случайно колеблясь в определенном интервале, приводит к случайным значениям пополнения шпрота в ряду последующих лет.

Таблица 1.

Возрастной состав (в %) промысловых уловов шпрота в Северо-Восточной Балтике

Год	Возрастная группа				
	0	1	2	3	4
1970	0,2	24,2	9,8	44,2	4,5
1971	—	3,8	27,6	7,9	49,6
1972	0,1	7,5	11,8	30,4	5,3
1973	0,5	36,2	12,0	6,9	14,4
1974	0,3	5,8	49,4	12,8	3,3
1975	—	2,7	16,7	46,3	10,3
1976	—	36,9	2,7	10,0	30,7
1977	0,2	4,1	61,2	4,4	5,0
1978	0,2	1,7	10,0	63,8	3,7
1979	0,5	5,4	2,8	7,9	63,0
1980	—	11,0	10,8	4,3	6,7
1981	0,9	33,3	22,1	9,8	1,5
1982	0,8	4,8	57,2	11,9	5,5
1983	—	25,6	10,3	37,4	8,5
1984	3,7	14,1	47,9	7,6	20,0
1985	—	23,8	15,6	36,8	2,3

Таблица 2

Биомасса половозрелого шпрота в относительных единицах в Северо-Восточной Балтике, рассчитанная по методу виртуальной популяции с использованием фактических масс по возрастам ($B_{\text{факт}}$) и одинаковых масс по возрастам, взятых на уровне 1970 г. ($B_{\text{конст}}$)

Год	$B_{\text{факт}}$	$B_{\text{конст}}$	$B_{\text{факт}} - B_{\text{конст}}$	$B_{\text{факт}} - B_{\text{конст}} \%$
1970	1,0	1,0	0	0
1971	1,13	1,08	0,05	4,4
1972	1,0	0,86	0,14	14,0
1973	0,82	0,73	0,09	11,0
1974	0,98	0,89	0,09	9,2
1975	0,75	0,67	0,08	10,7
1976	0,53	0,45	0,08	15,1
1977	0,75	0,66	0,09	12,0
1978	0,51	0,44	0,07	13,8
1979	0,33	0,28	0,05	15,1
1980	0,23	0,17	0,06	26,1
1981	0,16	0,12	0,04	25,0
1982	0,18	0,13	0,05	27,8
1983	0,13	0,10	0,03	23,1
1984	0,22	0,17	0,05	22,7
1985	0,18	0,15	0,03	16,7

Возрастная группа					
5	6	7	8	9	10
0,2	8,2	—	0,8	0,2	7,7
2,2	0,1	5,1	—	—	3,7
36,8	1,3	0,1	3,9	0,4	2,1
3,1	20,3	1,4	0,1	1,2	3,9
11,4	1,9	12,5	0,5	0,1	2,0
2,4	9,4	1,0	8,9	0,2	2,1
3,8	1,3	7,3	0,6	5,8	0,9
16,8	1,5	0,5	3,4	0,2	2,7
4,3	11,2	1,1	0,6	1,8	1,6
2,8	3,0	11,2	0,7	0,3	2,4
52,6	2,3	1,3	8,4	0,6	2,0
2,6	24,6	0,6	0,4	3,4	0,8
0,7	1,6	15,3	0,4	0,2	1,9
3,2	0,7	1,1	11,8	0,4	1,0
1,8	0,6	0,2	0,2	3,3	0,6
12,9	2,0	0,6	0,2	0,5	4,6

Целесообразно различать случайные межгодовые колебания и многолетние тренды численности балтийского шпрота. Возникновение трендов численности можно представить как результат относительно небольших изменений интервала значений выживания балтийского шпрота на ранних стадиях развития, обусловленных изменениями условий обитания. Таким образом, динамика численности балтийского шпрота может быть примером того, как внешняя детерминированность, управление реализуются через ограниченную определенным интервалом случайность. Например, для периода уменьшения численности шпрота в Северной Балтике в 1970–1985 гг. (табл. 2) этот интервал оценен следующим образом: $0 \leq S_0 < 10^{-4}$ [11]. Для периодов стабилизации или возрастания численности шпрота интервал значений выживания S_0 должен быть несколько большим.

Тренды численности шпрота могут быть вызваны также изменениями выживания годовиков S_1 и двухгодовиков S_2 . Расчеты показывают, что даже относительно небольшое, но продолжительное уменьшение значений S_1 и S_2 приводит к падению численности. Поэтому при управлении запасом балтийского шпрота стараются обычно, по возможности, уменьшать воздействие промысла на годовиков шпрота и контролировать промысловую смертность двухгодовиков.

Факторы среды и механизмы, управляющие динамикой численности балтийского шпрота исследованы к настоящему времени недостаточно. Все же есть основания полагать, что основной причиной возникновения трендов численности балтийского шпрота являются тренды температуры, солености и содержания кислорода в Балтийском море, ведущие к продолжительным изменениям кормовой базы шпрота, прежде всего на ранних

Таблица 3

Наблюденная (Н) и рассчитанная (Р) по уравнению Бергаланфи средняя масса (г) по возрастным группам шпрота в Финском заливе

Поклоение	Вид данных	Возрастные группы			
		1	2	3	4
1955	Н	1,5	4,2	6,9	7,9
	Р	1,51	4,28	6,52	7,92
1957	Н	1,8	5,5	7,7	7,2
	Р	1,80	5,26	7,62	8,85
1967	Н	4,0	10,0	11,7	12,2
	Р	4,05	9,56	12,10	13,03
1969	Н	4,5	10,3	12,5	12,6
	Р	4,55	9,97	12,46	13,38
1972	Н	3,5	10,2	12,0	12,8
	Р	3,63	9,21	12,48	13,98
1975	Н	3,5	10,5	12,4	14,0
	Р	3,59	9,65	13,17	14,74

Таблица 4

Параметры уравнения Бергаланфи (W_{∞} , K , t_0), мгновенная естественная смертность (M), продукция (P , г) на 1000 особей начальной численности поколения, а также начальная численность поколения N_0 при продукции, сохраняющейся на уровне 2282 г, рассчитанные для шпрота в Финском заливе

Поклоение	Параметр			M	P	N_0
	W_{∞}	K	t_0			
1955	9,58	0,671	-0,16	0,42	2282	1000
1957	9,89	0,825	-0,01	0,37	2911	784
1967	13,49	1,116	-0,01	0,18	5234	436
1969	13,87	1,093	-0,07	0,22	5266	434
1972	15,04	0,917	-0,06	0,31	4936	463
1975	15,80	0,945	0,0	0,31	5287	432

стадиях его развития, а также к периодическому возрастанию влияния хищников, таких, как треска. Например, для Балтийского моря выделены "тепловодные" и "холодноводные" периоды [4]. "Тепловодные" периоды характеризуются расширением нерестового ареала, более ранним началом и большей интенсивностью нереста и, что важно, высокой численностью мелких тепловодных форм зоопланктона, являющихся основными пищевыми объектами для личинок и молоди шпрота. В "холодноводные" периоды численность мелких тепловодных и науплиальных форм зоопланктона заметно уменьшается. Этим пищевая обеспеченность личинок и молоди шпрота ухудшается, а их выживание понижается.

Возрастные группы					
5	6	7	8	9	10
9,1	7,9	8,4	10,0	9,9	10,3
8,71	9,13	9,35	9,46	9,52	9,55
8,3	10,5	9,8	10,5	(10,5)	(10,5)
9,43	9,69	9,80	9,85	9,88	9,89
13,6	13,3	13,3	13,2	13,8	14,4
13,34	13,44	13,47	13,49	13,49	13,49
13,0	12,9	14,0	14,5	14,1	15,0
13,70	13,81	13,85	13,86	13,86	13,86
13,9	14,1	14,9	15,3	15,9	16,4
14,61	14,87	14,98	15,02	15,03	15,04
14,7	15,8	16,3	16,3	16,0	15,8
15,38	15,63	15,73	15,77	15,79	15,79

Колебания численности балтийской трески — одного из основных потребителей балтийского шпрота [14] — связываются в определенной мере с изменениями абиотической среды Балтийского моря [8].

Переходя к проявлениям саморегуляции в популяции балтийского шпрота, необходимо остановиться на изменениях темпа роста этой рыбы.

В литературе описана примечательная тенденция увеличения темпа роста балтийского шпрота, наблюдаемая в последние десятилетия и связываемая с уменьшением его численности [2, 10, 15 и др.]. Эта тенденция наиболее наглядно проявляется при сравнении средней массы балтийского шпрота по возрастным группам в отдельных поколениях (табл. 3).

Численность шпрота в Финском заливе, например, уменьшается, видимо, уже от начала 60-х годов [2]. Косвенно это подтверждается также данными об улове на усилие [16].

Первый период падения численности шпрота приходится на начало 60-х годов. В начале 70-х годов произошло относительно небольшое по сравнению с уровнем конца 50-х годов увеличение численности этой рыбы [2]. Второй период быстрого сокращения величины популяции приходится на вторую половину 70-х годов. Значительное уменьшение биомассы балтийского шпрота наблюдалось в этот период как в Северной Балтике и в Финском заливе, так и по Балтийскому морю в целом [17].

Рост массы по возрастным группам шпрота в отдельных поколениях удовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи (табл. 3). Параллельно с общим уменьшением численности шпрота значения его асимптотической массы увеличились от 9,6 г в поколении 1955 г. до 15,8 г в поколении 1975 г. (табл. 4). Возросли также значения коэффициента роста K . Шпрот стал быстрее достигать своей возросшей асимптотической массы. Создались предпосылки несколько лучшего выживания в младших возрастах [13]. В периоды высокой численности шпрот медленнее достигает в то

Таблица 5

Абсолютная плодовитость (тыс. икринок), рассчитанная по средней массе по возрастным группам шпрота в Финском заливе

Поклоение	Возрастная группа			
	2	3	4	5
1955	5,7	8,8	10,7	11,8
1957	7,0	10,3	12,0	12,8
1967	12,9	16,4	17,7	18,1
1969	13,5	16,9	18,2	18,6
1972	12,5	16,9	19,0	19,9
1975	13,1	17,9	20,0	20,9

Таблица 6

Средняя масса (в г) по возрастным группам шпрота из промысловых уловов в Северо-Восточной Балтике

Год	Возрастные группы				
	0	1	2	3	4
1970	2,8	6,4	9,3	10,7	1,5
1971	—	6,8	10,0	11,2	11,7
1972	3,1	7,6	10,7	12,1	12,5
1973	4,2	8,8	10,3	12,1	12,9
1974	4,0	8,0	10,0	11,3	12,2
1975	—	7,7	10,9	11,9	12,4
1976	—	7,8	11,2	12,8	13,4
1977	3,5	6,8	10,2	12,2	13,3
1978	3,7	9,9	10,5	12,2	13,2
1979	3,8	8,7	11,4	13,3	13,5
1980	—	8,2	11,9	14,1	14,3
1981	4,3	9,3	12,6	14,7	14,7
1982	3,4	9,4	12,6	14,6	15,6
1983	—	7,2	12,4	14,7	15,8
1984	3,6	10,3	11,7	13,4	14,9
1985	—	8,3	11,4	12,4	13,5

же время и меньшей асимптотической массы, а следовательно, выживание его в младших возрастах ухудшается.

Существует подход [5], позволяющий по темпу роста и возрасту первого созревания половых продуктов оценить значения естественной смертности рыб. Поскольку фактический материал удовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи, формула для расчетов была использована в виде

$$n = 1 - e^{-M} = 1 - [(1 - e^{-K(t - t_0)}) / (1 - e^{-K(t+1 - t_0)})]^3,$$

где n — условный коэффициент естественной смертности; M — мгновенный

Возрастная группа

6	7	8	9	10
12,3	12,7	12,8	12,9	12,9
13,1	13,3	13,3	13,4	13,4
18,3	18,3	18,3	18,3	18,3
18,8	18,8	18,8	18,8	18,8
20,2	20,4	20,4	20,4	20,4
21,3	21,4	21,5	21,5	21,5

Возрастные группы

5	6	7	8	9	10+
10,4	12,3	—	13,5	12,7	12,4
11,8	12,9	13,1	—	—	12,3
13,0	12,6	14,2	13,7	13,7	12,8
13,1	13,5	13,8	12,1	14,1	13,1
12,9	13,1	13,4	14,1	14,5	13,7
12,9	13,3	13,8	13,7	15,1	13,1
14,2	14,2	14,8	14,7	14,8	15,2
13,9	14,5	15,2	14,6	15,2	14,8
13,5	14,3	15,0	15,3	14,8	15,1
14,1	14,1	15,1	15,3	15,4	15,1
14,8	15,0	15,4	15,5	14,4	15,2
15,3	15,6	16,1	14,1	15,1	14,5
16,5	16,1	16,2	16,3	16,9	16,7
16,0	15,9	16,5	16,3	17,7	16,8
15,6	15,5	16,2	16,4	16,0	15,3
13,8	14,5	14,5	14,9	14,2	14,9

коэффициент естественной смертности; K — коэффициент роста в уравнении Бергаланфи; t — возраст первого созревания половых продуктов ($t = 2$); t_0 — параметр уравнения Бергаланфи.

Периоду высокой численности шпрота (вторая половина 50-х годов) соответствуют и относительно высокие значения мгновенной естественной смертности ($M_{1955} = 0,42$; $M_{1957} = 0,37$) (см. табл. 3). Быстрое падение численности шпрота в начале 60-х годов, очевидно, привело к уменьшению значений мгновенной естественной смертности ($M_{1967} = 0,18$; $M_{1969} = 0,22$). Повышение численности шпрота в начале 70-х годов снова привело к увеличению значений его естественной смертности ($M_{1972} = 0,31$;

$M_{1975} = 0,31$). Следовательно, можно представить, что естественная смертность балтийского шпрота является зависящим от плотности параметром, а наблюдаемые изменения его значений способствуют стабилизации численности популяции.

Известно, что динамика численности рыб связана в определенной мере с изменениями их плодовитости. Зависимость абсолютной плодовитости от массы балтийского шпрота выражена в следующем виде [7]:

$$F = -0,163 + 1,371Q,$$

где F — плодовитость (тыс. икринок); Q — масса рыбы (г). На основе рассчитанных по уравнению Берталяни значений массы рыб (см. табл. 3) по приведенной выше формуле получена абсолютная плодовитость по возрастным группам шпрота в Финском заливе поколений 1955, 1957, 1967, 1969, 1972 и 1975 гг. (табл. 5). Рассматриваемое как ответ на падение численности увеличение абсолютной плодовитости шпрота является одной из предпосылок нового увеличения его численности.

Изменения биомассы балтийского шпрота главным образом связаны с колебаниями численности этой рыбы. Пользуясь методом виртуальной популяции [1] и данными по средней массе рыб по возрастным группам в промысловых уловах (табл. 5), показано стабилизирующее влияние изменений темпа роста на величину биомассы половозрелой части популяции балтийского шпрота в Северо-Восточной Балтике в 1970–1985 гг. (табл. 6). Эта биомасса была в начале 80-х годов примерно на 25% выше, чем она была бы в случае сохранения средней массы рыб по возрастным группам на уровне 1970 г. Следовательно, зависящие от плотности изменения в темпе роста балтийского шпрота уменьшают в некоторой степени колебания биомассы, вызванные изменениями его численности.

Для исследования возможного влияния изменения темпа роста балтийского шпрота на величину продукции была использована предложенная К.Р. Алленом [9] простая модель

$$P = 3KN_0 W_{\infty} (1/(Z + K) - 1/(Z + 2K) + 1/(Z + 3K)),$$

где P — продукция поколения, г; K — коэффициент роста в уравнении Берталяни; W — асимптотическая масса (параметр уравнения Берталяни); N_0 — начальная численность поколения; Z — мгновенная общая смертность (использовано значение $Z = 0,7$).

Величины продукции, рассчитанные на 1000 особей начальной численности поколения, связаны с темпом роста (параметры уравнения Берталяни) балтийского шпрота (см. табл. 4). В периоды высокой численности шпрота темп его роста и значения продукции относительно низки (поколения 1955 и 1957 гг.). В периоды низкой численности шпрота темп роста выше и значения продукции также относительно выше (поколения 1967, 1969 и 1975 гг.). На повышение численности в начале 70-х годов популяция балтийского шпрота ответила некоторым понижением темпа роста и значений продукции (поколение 1972 г.).

В табл. 4 приведены значения начальной численности поколения N_0 , рассчитанные так, чтобы продукция сохранялась на уровне поколения 1955 г. ($P = 2282$ г на 1000 особей начальной численности поколения). При прочих равных условиях за счет увеличения темпа роста может быть

компенсировано уменьшение продукции, вызванное сокращением начальной численности поколения в 2,3 раза. Следовательно, зависящие от плотности изменения в темпе роста направлены на стабилизацию (до определенной степени) величины продукции балтийского шпрота.

Рассматривая динамику популяции балтийского шпрота, можно говорить об управляющих факторах и явлении саморегуляции. Из управляющих абиотических факторов следует назвать температуру, соленость и содержание кислорода, из биотических факторов — обеспеченность пищей шпрота на ранних стадиях развития и в младших возрастах, а также влияние хищников. Темп роста балтийского шпрота может быть рассмотрен как в основном зависящий от плотности биотический фактор. Определяемые плотностью изменения в темпе роста балтийского шпрота способствуют стабилизации численности и биомассы его популяции. При прочих равных условиях изменения в темпе роста балтийского шпрота в определенной мере стабилизируют величину продукции, уменьшая влияние колебаний численности.

Л и т е р а т у р а

1. Анон. Методические рекомендации по применению математических методов и моделей для оценки запасов рыб. М.: ВНИРО, 1984. 155 с.
2. Велдере И.Р., Поливайко А.Г. // *Fischerei-Forschung*, Rostock, 1975. Bd. 13. S. 21–29.
3. Грауман Г.Б. // Тр. ВНИРО. 1972. Т. 83. С. 249–268.
4. Грауман Г.Б. // Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. М., 1984. Т. 3. С. 259–456.
5. Лукашов В.Н. // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 71, вып. 2. С. 281–293.
6. Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 432 с.
7. Поливайко А.Г. // *Fischerei-Forschung*, Rostock, 1980. Bd. 18, N 2. S. 69–72.
8. Лабайка И.А., Хозиоский С.А., Канейс М.В. // Там же. 1984. Bd. 22, N 3. S. 23–26.
9. Allen K.R. // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1971. Vol. 28. P. 1573–1581.
10. Aps R. // *Abiks Kalurile*. 1980. K. 4. Lk. 11–18.
11. Aps R., Flks B. // *ICES C.M.*, 1986. Baltic Fish Committee.
12. Grauman G.B., Line R.J., Sidrevits L.L. // *Ibid.*
13. Laevastu T., Larkins H.A. *Marine fisheries ecosystem: its quantitative evaluation and management*. Farnham: Fish. News Book, 1981. 162 p.
14. Lishev M., Uzars D. // *ICES C.M.*, 1980. Baltic Fish Committee. Pap. J : 5.
15. Rechlin O., Groth B. // *ICES C.M.*, 1979. Baltic Fish Committee. Pap. J : 27.
16. Sjöblom V., Parmanne R. // *Finn. Fish. Res.* 1982. N 4. P. 14–19.
17. Thurow F. // *Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. intern. explor. mer.* 1984. N 183. P. 170–179.

Модель динамики эксплуатируемой популяции хищных млекопитающих

Ф.В. Кряжмский, И.Е. Бененсон, Н.С. Корытин

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Несмотря на интенсивную разработку и безусловную практическую значимость, вопрос о причинах колебаний численности животных остается открытым. Наблюдения в природе демонстрируют связь изменений численности населения животных как с эндогенными, так и с экзогенными факторами биотического и абиотического происхождения (в первую очередь с погодными условиями и состоянием кормовой базы). Поэтому в разных случаях изменения численности связываются с различными причинами, что не позволяет решать основную задачу — давать прогноз численности конкретной группировки животных, занимающих определенную (представляющую интерес с хозяйственной точки зрения) территорию. Такие группировки популяционного ранга представляют собой сложные динамические системы, поведение которых определяется комплексом внешних и внутренних взаимосвязей. Поэтому построение и исследование математических моделей при их изучении представляется неизбежным.

В последние годы для целого ряда животных млекопитающих (песец, лисица, волк, рысь) на разных фазах популяционного цикла были изучены

Экспериментальные данные об интенсивности расселения животных

Параметр	Экспериментальные данные по возрастным классам			
	0	0+	1+	2+
Среднее число плацентарных пятен	0	6,5	6,6	7,0
Максимальная доля участвующих в размножении	0	0,74	0,87	0,95
Выживаемость за месяц	0,8	1,0	1,0	1,0
Доля добываемых за период охоты при нормальной плотности	0,60	0,40	0,40	0,40
Максимальная для добываемых	0,70	0,65	0,65	0,65

Примечание. Соотношение полов в потомстве 1 : 1. Нормальная плотность 0,11 экз./км² = 100 экз./900 км². Критическая плотность 0,25 экз./км² = 225 экз./900 км².

основные демографические параметры — коэффициенты общей смертности и плодовитости животных разного возраста, интенсивность их расселения и перемещений в различные сезоны года и т.п. [2, 5, 6, 10, 11, 13]. Это позволяет количественно описать демографические процессы, протекающие в реальных популяциях. В настоящей работе излагаются результаты изучения математической модели динамики численности эксплуатируемой популяции обыкновенной лисицы. Конечная цель работы — поиск оптимальной стратегии регуляции промысла этого ценного пушного зверя.

Описание модели. В основу модели положены эмпирические данные, полученные при анализе населения обыкновенной лисицы в Зауралье и Предуралье [2–4], а также литературные данные об интенсивности расселения животных [13] (см. таблицу 1). Основным механизмом эндогенной регуляции численности населения лисицы является снижение общего числа новорожденных животных при увеличении плотности за счет уменьшения доли размножающихся самок [3]. Эмпирическая зависимость, приведенная на рис. 1, достаточно хорошо может быть аппроксимирована зависимостью вида

$$\alpha(a) = u(\arctg(v(a+w))). \quad (1)$$

При изменении плотности популяции меняется и коэффициент общей смертности (рис. 2). Число добытых за сезон животных данного возрастного класса мы описывали зависимостью вида

$$\gamma(a) = g \cdot I \cdot a / (a + h^2). \quad (2)$$

В обоих случаях a — плотность населения перед началом промыслового сезона; u, v, w, q и h — параметры; I — интенсивность промысловой на-

				Примечание
3+	4+	5+	6+	
7,4	7,4	7,4	7,4	В модели принято в качестве размера выводка при рождении
1,0	1,0	1,0	1,0	В модели минимальная доля равна 0 для всех классов и оценены параметры (1) при $v = 5$
1,0	1,0	1,0	1,0	В экспериментах оценена только для сеголеток
0,40	0,40	0,40	0,40	По этим величинам оценены параметры h и g для (2) при $I = 1$. При этом принято, что максимальная доля добываемых соответствует плотности меньше нормальной
0,65	0,65	0,65	0,65	

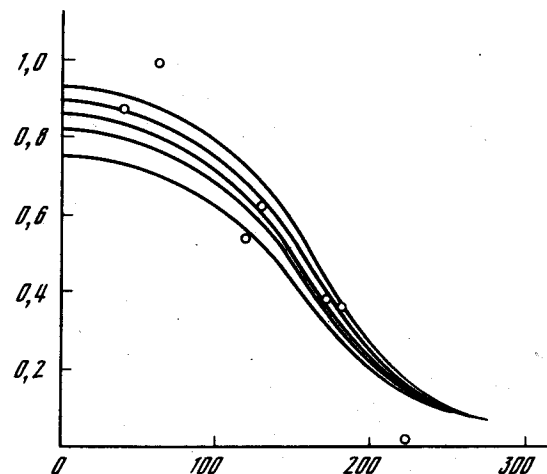


Рис. 1. Зависимость доли вступающих в размножение животных от численности популяции

По оси абсцисс — численность популяции обыкновенной лисицы, % к средней; по оси ординат — вступающие в размножение самки; 0 — экспериментальные точки для молодых самок из Предуралья

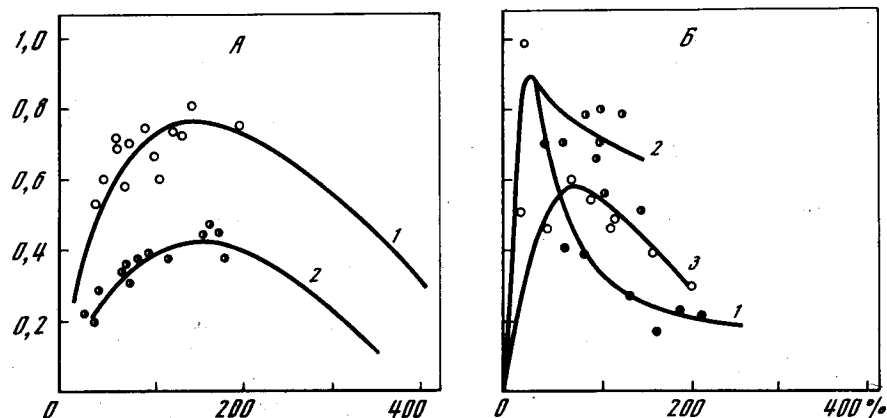


Рис. 2. Зависимость доли добытых животных от численности популяции

По оси абсцисс — численность популяции, % к средней; по оси ординат — доля добытых животных; А: 1 — данные Н.С. Корытина (1983) для обыкновенной лисицы; 2 — данные Ю.М. Малафеева и др. (1986) для рыси; В: 1 — данные для Таймырской популяции песца (по материалам из книги "Песец, лисица, енотовидная собака", 1985); 2 — данные для Ямальной популяции песца (по материалам В.С. Смирнова, 1967); 3 — данные для Нижнеколымской популяции песца (по материалам из книги "Песец, лисица, енотовидная собака", 1985)

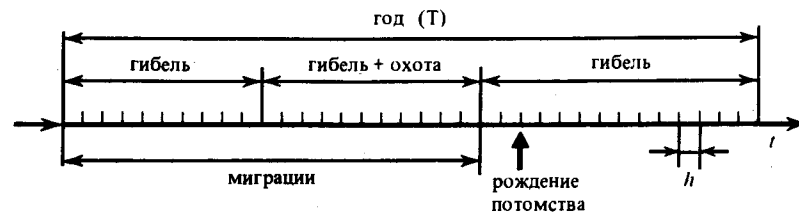


Рис. 3. Учтенные в модели демографические процессы и их протяженность во времени

ружки. Помимо вполне удовлетворительной аппроксимации данных (рис. 1, 2) для нелегального капканного промысла, типичного для лисы, имеются теоретические основания для выбора зависимости (2) именно в такой аналитической форме (см. приложение). При этом параметр I можно интерпретировать как число охотников, ведущих промысел в данном районе или общую площадь опромышляемой территории.

Год в модели разделен на 36 временных интервалов и начинается осенью, в момент перехода прибылых животных к самостоятельному существованию. Номер интервала внутри года обозначим символом h ($0 \leq h \leq 35$). Принятая в модели протяженность во времени основных демографических процессов (промысел, размножение, гон и т.д.) указана на рис. 3.

Занимаемая группировкой лисиц территория разделена в модели на районы, достаточно большие для того, чтобы можно было рассматривать динамику численности группы, занимающей отдельный район. Типичным мы считаем район размером 20×20 – 40×40 км. Население каждого района разделено на восемь возрастных классов — животные данного года рождения, особи предыдущего и т.д. года рождения. В последний возрастной класс входят животные, возраст которых превышает шесть лет.

Обозначим символами $x_i^j(t)$ численность самок в i -м возрастном классе в районе номер j в момент времени t . Для упрощения самцов учитывать не будем. Динамика численности населения j -го района может быть описана системой уравнений вида

$$\bar{x}^j(t+1) = A^j(t) \cdot \bar{x}^j(t) + \bar{r}^j(t), \quad (3)$$

где $\bar{x}^j(t)$ — вектор численностей возрастных классов; A^j — матрица размерности 8×8 , различающаяся в разные периоды года (рис. 3)

$$A^j = \begin{cases} A_1^j & \text{при } 0 \leq h < 9, A_1^j & \text{при } h = 20, A_1^j & \text{при } 22 \leq h < 35 \\ A_2^j & \text{при } 9 \leq h < 20, A_3^j & \text{при } h = 21, A_4^j & \text{при } h = 35 \end{cases}$$

$$A_1^j = \text{diag}(\delta_1^j, \delta_2^j, \dots, \delta_8^j),$$

$$A_2^j = \text{diag}(\delta_1^j(1-\gamma_1^j), \delta_2^j(1-\gamma_2^j), \dots, \delta_8^j(1-\gamma_8^j)),$$

$$A_4^j = \begin{pmatrix} 0, & 0, \dots, & 0, & 0 \\ \delta_1, & 0, \dots, & 0, & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0, & 0, \dots, & \delta_7, \delta_8 \end{pmatrix},$$

Обозначим символом T номер года счета, $36 \cdot T + h = t$. Пусть $\tau = 36 \cdot T + 9$ — момент начала охоты в T -м году. Обозначим $P^j(t) = \sum_{i=1}^8 x_i^j(t)/S_j$ — плотность населения в районе j (S_j — площадь района j).

$$\begin{aligned}\bar{r}_{\text{out}}^j(t) &= \bar{x}^j(t) \cdot \tilde{p}^j(t)/P^j(t); \\ \bar{r}_{\text{in}}^j(t) &= \sum_{l \in B_j} \bar{x}^l(t) \cdot \tilde{p}^l(t)/P^l(t) \cdot S_{jl} / \sum_{k \in B_j} S_{Kj},\end{aligned}$$

Принятые при расчетах значения параметров указаны в табл. 1.

$$\bar{x}(\tau + 1 \text{ год}) = B(\bar{x}(\tau)) : \bar{x}(\tau), \quad (4)$$

Немонотонная зависимость кратности прироста численности за год от плотности приводит к тому, что равновесных значений численности популяции перед началом промыслового периода, т.е. ненулевых решений уравнения

может быть одно, два или три в зависимости от значения интенсивности промысла (рис. 4.5). Координаты нулевых положений равновесия (6) мы вычисляли по методу Ньютона. Анализ их локальной устойчивости по линейному приближению [8] показывает, что для выбранных значений параметров (см: таблицу 1): а) если равновесие единственно, то оно локально устойчиво; б) если равновесий три, то промежуточное ($\bar{P}$) неустойчиво по Ляпунову, а два крайних ($P_* < P^*$) локально устойчивы. В случае существования двух равновесий положение, как и следует из общей теории [14], более сложное, и мы не будем специально рассматривать сейчас этот случай. Численный анализ устойчивости равновесий показывает, что все локально устойчивые равновесия устойчивы и в полном. Если равновесие единственно, то решение (4) сходится к нему при любых начальных условиях, в случае же трех равновесий плоскость $P = \bar{P}$ в первом приближении хорошо разделяет области притяжения нижнего и верхнего устойчивых равновесий.

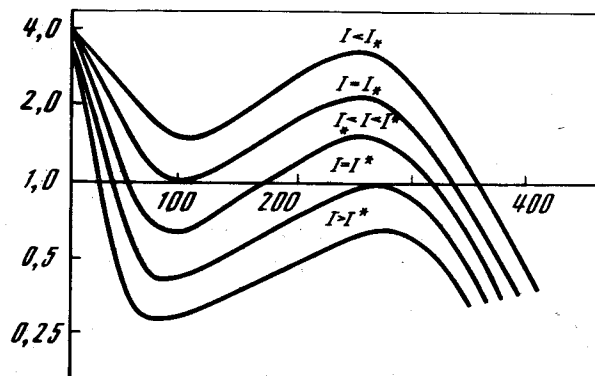


Рис. 4. Зависимость кратности прироста плотности за год от плотности популяции перед началом промысла

По оси абсцисс — плотность экз./900 км²; по оси ординат — кратность прироста плотности

Зависимости равновесной плотности и числа добытых за год животных от интенсивности добычи I приведены на рис. 5. При малоинтенсивном промысле равновесие (P^*) единственно и глобально устойчиво. При $I = I_*$ (в нашем случае $I_* \approx 0,67$) рождается второе равновесное значение, которое ветвится на два — устойчивое (P_*) и неустойчивое ($\tilde{P}$). При дальнейшем увеличении интенсивности добычи I неустойчивое равновесие $\tilde{P}$ сливается с верхним устойчивым (P^*) и оба пропадают (в нашем случае это происходит при $I^* \approx 1,55$). В верхнем равновесном состоянии добыча за год растет с ростом I почти линейно и составляет до 30% от общей численности, в нижнем медленно убывает, оставаясь на уровне 70–80% от численности популяции. Рассмотрим следствия этого результата с точки зрения организации промысла лисы.

Предположим, что промысел начинается в ранее неопромышлявшемся районе. Исходная интенсивность промысловой нагрузки сначала невелика, поэтому плотность популяции стабилизируется на высоком уровне, а добыча на низком. Дальнейшее увеличение промысловой нагрузки ведет к почти линейному росту добычи и поэтому безусловно выгодно. В результате нагрузка неизбежно будет доведена до критического уровня I^* (рис. 5). Еще большее увеличение интенсивности нагрузки в течение нескольких лет не приведет к ощутимому снижению заготовок (рис. 6) и поэтому останется незамеченным и не вызовет отклика в виде регулирующих промысловых мероприятий. Затем последует резкое снижение добычи, обусловленное переходом системы к нижнему равновесному состоянию, которое уже не сможет быть остановлено за счет незначительных ограничений промысла. Для восстановления высокого уровня плотности и добычи теперь необходимо снизить интенсивность промысла в несколько раз и сохранять такую низкую интенсивность в течение нескольких лет, что, конечно, экономически невыгодно.

По-видимому, ситуация, сходная с описанной выше, наблюдалась в Предуралье, где численность лисы оставалась на очень низком уровне примерно с 1972 по 1983 г.

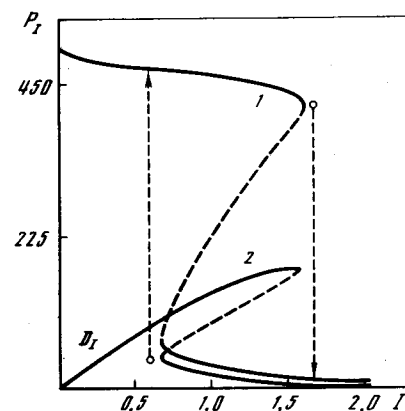


Рис. 5. Равновесные уровни плотности и добычи обыкновенной лисы в зависимости от интенсивности промысловой нагрузки (I)

По оси ординат — предпромысловая плотность лисы $P_I(I)$ (число животных на 900 км² территории) и число добытых на этой территории за год D_I (2)

Рис. 6. Изменение по годам предпромысловой плотности популяции и плотности добытых за год при $P(0) = P^*$, $I = I^* \cdot 1,05$; по оси абсцисс — время (годы); по оси ординат — предпромысловая плотность $P(\tau)$ и плотность добытых за год $D(\tau)$

Ясно, что контролировать текущую интенсивность промысла с целью поддержания ее на том уровне, когда добыча максимальна (I^*), невозможно. Таким образом, при постоянных внешних условиях и отсутствии расселения требования максимизации добычи и ее устойчивости несовместимы. Построить стратегию промысла, которая представляется практически осуществимой, позволяет, однако, учет миграций и неоднородности промысловой нагрузки по территории. Рассмотрим результаты изучения модели с учетом миграции ($r \neq 0$).

Все интересующие нас эффекты проявляются на качественном уровне уже при $J = 2$, и мы рассмотрим только этот случай. Пусть изучаемый район разделен на две части. В одной (З) промысел запрещен, в другой (П) разрешен. Будем считать, что общая площадь района (S) постоянна, но меняется соотношение S_3/S_{Π} ($S_3 + S_{\Pi} = S$). При высокой плотности в одной из частей "лишние" особи переселяются в другую часть района, как описано выше.

Численный анализ показывает, что независимо от соотношения площадей S_3 и S_{Π} численность животных перед началом промысла в каждом районе и число добытых в районе "П" лис стабилизируются; равновесные значения зависят от S_3/S (рис. 7). С увеличением S_3/S интервал интенсивностей промысловой нагрузки в "П", в котором существуют два устойчивых равновесных значения численности сужается и смещается вправо, а верхний и нижний равновесные уровни численности и добычи сближаются. При исследованных значениях параметров и плотностных зависимостей I_* и I^* совпадают при $S_3/S \approx 0,5$, т.е. при площади заказника, превышающей 50% территории, катастрофический спад численности и добычи невоз-

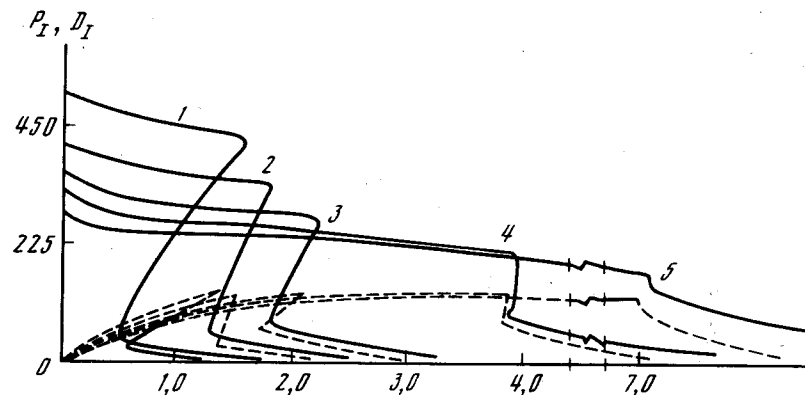


Рис. 7. Равновесные уровни плотности и добычи обыкновенной лисы в зависимости от интенсивности промысловой нагрузки при изменении доли закрытой для охоты территории

1 — для охоты открыта вся территория; 2 — закрыто 10% территории; 3 — закрыто 30%; 4 — закрыто 50%; 5 — закрыто 70%; остальные обозначения как и на рис. 5

можен. Особенно важно то, что с увеличением S_3/S максимально возможная величина добычи не меняется (рис. 7). Более того, с увеличением площади заказника диапазон значений интенсивности промысла I , в котором добыча отличается от максимальной на фиксированную (небольшую) величину, быстро расширяется, и при большой площади заказника перепромысел практически невозможен. Так, при опромышлении всей территории уровень добычи отличается от максимально возможного не более чем на 5% при $1,45 \leq I < I^* \cong 1,55$, при закрытии 50% при $2,8 < I < 3,4$, при закрытии для промысла 70% территории при $6,2 < I < 9,1$. Совершенно ясно, что большая площадь заказника исключает перепромысел — мы просто добываем всех "лишних" животных. Однако добыча при этом не ниже, чем максимально возможная, что обусловлено конкретными значениями параметров и принятыми зависимостями их от плотности. То, что экспериментальные данные приводят к такому результату, представляется нам существенным аргументом в пользу принятия именно этого, активно обсуждаемого в последнее время в охотоведческой литературе [1, 7] способа в качестве основного для регуляции промысла интенсивно расселяющихся животных.

Приложение Зависимость доли добываемых животных от плотности при промысле капканами

Предположим, что опромышляемая территория разделена на k "элементарных" участков, на каждом из которых может быть установлено по одному капкану. Вероятность попадания в открытый капкан для животного, находящегося на таком участке, равна w . Обозначим $a(t)$ — число обитающих на рассматриваемой территории в момент t особей; $l(t)$ — число открытых в момент t капканов, а $v(t)$ — вероятность попасть в кап-

кан в момент t для животного с опромышляемой территории. Будем считать, что если за малый интервал времени Δt добыто x животных, то за это время на опромышляемую территорию иммигрирует $\alpha \cdot x$ особей, $0 \leq \alpha \leq 1$.

В наших предположениях число пойманных за малый интервал времени Δt животных равно $a(t) \cdot v(t) \cdot \Delta t$, поэтому

$$\begin{aligned} l(t + \Delta t) &= l(t) - a(t) \cdot v(t) \Delta t, \\ a(t + \Delta t) &= a(t) - a(t) \cdot v(t) \cdot \Delta t + \alpha \cdot a(t) v(t) \Delta t, \end{aligned} \quad (1)$$

где $v(t) = w \cdot l(t)/k$.

Обозначим значения величин $v(t)$, $l(t)$ и $a(t)$ в начальный момент времени $t = 0$ через v_0 , l_0 и a_0 . Для $t = 0$ имеем $v_0 = w l_0 / k$, откуда

$$v(t) = v_0 \cdot l(t) / l_0. \quad (2)$$

При $\Delta t \rightarrow 0$ из (1) и (2) получаем

$$dl/dt = -a(t)v(t), \quad da/dt = +(\alpha - 1)a(t)v(t). \quad (3)$$

Откуда $\dot{l}(1 - \alpha) = \dot{a}$, т.е. $a(t) = l(t)(1 - \alpha) + C_0$, где $C_0 = a_0 - l_0(1 - \alpha)$.

Подставляя в (3) выражение для $a(t)$ через $l(t)$ получаем

$$\dot{l} = -l(l(1 - \alpha) + C_0)v_0/l_0. \quad (4)$$

Решение (4) имеет вид

$$\begin{aligned} l(t) &= l_0 C_0 / (a_0 e^{rt} - l_0(1 - \alpha)) \text{ при } C_0 \neq 0, \\ l(t) &= l_0 / (v_0(1 - \alpha)t + 1) \text{ при } C_0 = 0, \end{aligned} \quad (5)$$

где $r = v_0 C_0 / l_0 = w C_0 / k$.

Число добытых за время t особей равно $l_0 - l(t)$, а доля добытых равна $P = (l_0 - l(t))/a_0$. Зафиксируем длительность временного интервала и рассмотрим долю добытых животных как функцию начальной плотности a_0 : $P = P(a_0)$

$$\begin{aligned} P(a_0) &= l_0(e^{rt} - 1) / (\alpha_0 e^{rt} - l_0(1 - \alpha)) \text{ при } C_0 \neq 0, \\ P(a_0) &= v_0(1 - \alpha)t / (a_0(v_0(1 - \alpha)t + 1)) \text{ при } C_0 = 0, \end{aligned} \quad (6)$$

$P(a_0)$ монотонно убывает с ростом a_0 , что при $C_0 = 0$ очевидно, а при $C_0 \neq 0$ следует из того, что

$$dP/da_0 = l_0 e^{rt}(1 - e^{rt} + rt) / (a_0 e^{rt} - l_0(1 - \alpha))^2 < 0, \text{ так как } e^{rt} > 1 + rt.$$

Содержательный смысл этого результата совершенно ясен — с ростом плотности повышается вероятность того, что на участке в течение интервала времени $(0, t)$ побывает более одного животного, в то время как в капкан может попасть только одно из них. Оценим параметры, которые определяют $P(a_0)$ для того, чтобы понять, насколько сильно меняется $P(a_0)$ в диапазоне реальных изменений плотности.

Примем следующее схематическое описание охоты на лисицу. Охотник периодически (примерно через одну-две недели) осматривает опромышляемый участок и уже установленные капканы. Если при осмотре участка он встречает новый след, то он ставит на этот след капкан. Если в капкан,

поставленный в предыдущий обход или ранее, не попало животное, то он его убирает. В такой схеме введенные переменные можно интерпретировать следующим образом: k — число участков, на которых есть достаточно свежие следы; l_0 — число выставленных капканов, пропорциональное числу обнаруженных следов; a_0 — фактическая плотность животных. При этом k сравнимо с a_0 , l_0 сравнимо с k , но не превышает k ; w велико и равно единице минус вероятность перейти на участок, где лисы ранее не встречались. В принятых предположениях rt достаточно мало для того, чтобы заменить e^{rt} на $1 + rt$. Тогда для $C_0 \neq 0$ из (6) получаем

$$P(a_0) \cong l_0 / (a_0 + k/wt). \quad (7)$$

Пусть реально достигаемое значение плотности равно $a_{\max}$, wt — вероятность попасть в капкан за время между обходами $\cong 0,5$, $k \cong a_{\max}$. Тогда $k/wt = 2a_{\max}$ и в диапазоне плотностей $(0, a_{\max})$ $P(a_0)$ изменяется от $l_0/2a_{\max}$ до $l_0/3a_{\max}$, т.е. в 1,5 раза. Именно такие изменения реализованы в рассматриваемом варианте модели, и они представляются нам вполне реальными.

По всей вероятности, от плотности популяции зависит и число участков со следами, которые обнаруживает охотник, т.е. $l_0 = l_0(a_0)$. При низкой плотности популяции усилия, затрачиваемые на обход капканов и поиск следов не оправдываются, поэтому при малых a_0 значение $l_0(a_0)$ близко к нулю. С ростом плотности охота достаточно быстро становится выгодной и $l_0(a_0)$ приближается к максимальному значению, определяемому размером территории, которую охотник стремится охватить числом имеющихся капканов и т.п.

Простейшее аналитическое выражение для $l_0(a_0)$, удовлетворяющее этим требованиям, имеет вид $l_0(a_0) = (l_0^* a_0 + q) / (a_0 + u)$, где u и q константы и $u > 0$. Если мы считаем, что при низких плотностях $l_0 = 0$, то естественно выбрать $q < 0$. При таком выборе q , $l_0(a_0) > 0$ при $a_0 > q/l_0^*$. Подставляя это выражение для $l_0(a_0)$ в (7) получаем, что

$$p(a_0) = (l_0^* a_0 + q) / ((a_0 + k/wt) \cdot (a_0 + u)). \quad (8)$$

Элементарное рассмотрение показывает, что (8) имеет максимум при $a_0 = a_m$, при $a_0 < a_m$ (8) возрастает, при $a_0 > a_m$ убывает (a_m — положительный корень уравнения $l_0^* a^2 + l_0 u a - (l_0^* u - q) \cdot k/wt = 0$). Простейшая зависимость, которая сохраняет все свойства (8), имеет вид $p(a_0) = l_0^* g \cdot a_0 / (h + a_0^2)$; g, h, l_0^* — положительные постоянные. Ее мы и выбрали для использования в модели. Интенсивность промысла l в такой интерпретации — это величина, пропорциональная l_0^* . Ее возможно интерпретировать как общую площадь опромышляемой в данном году территории, пропорциональную числу участвующих в промысле охотников.

Л и т е р а т у р а

1. Бакеев Н.Н., Валенцев А.С., Даренский А.А. и др. // Четвертый съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. рабочих заседаний. М., 1986. Т. 3. С. 84–85.
2. Корытин Н.С. // Экология. 1983. № 2. С. 79–81.
3. Корытин Н.С., Соломин Н.Н. // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 13–14.

4. Корытин Н.С., Соломин Н.Н. // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983. С. 19–28.
5. Малафеев Ю.М., Кряжмский Ф.В., Добринский Л.Н. Анализ популяции рыси Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 115 с.
6. Песец, лисица, енотовидная собака: Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1985. 160 с.
7. Руковский Н. // Охота и охотничье хоз-во. 1973. № 4. С. 20–21.
8. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
9. Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск, 1964. 88 с. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 39).
10. Смирнов В.С., Корытин Н.С. // Волк. М.: Наука, 1985. С. 389–408.
11. Шиллева Л.М. // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 116–126.
12. Clark W.C., Jones D.D., Holling C.S. // Ecol. Model. 1979. Vol. 7. P. 1–53.
13. Storm G.L., Andrews R.D., Phillips R.L. // Wildlife Monogr. 1976. N 49. P. 1–82.
14. Wissel C. // Ecologia. 1984. Vol. 65. P. 101–107.

УДК 51:574+593.73

Образование пассивных стадий и устойчивость биологических сообществ

В.Г. Ильичев, Р.П. Гецина

НИИ механики и прикладной математики РГУ

Одним из адаптационных механизмов, регулирующих жизнедеятельность популяций, является процесс образования пассивных стадий, т.е. способность организмов затормаживать свое развитие при наступлении неблагоприятных условий среды. Это явление наблюдается у простейших форм, например у водорослей [1]. В более широкой трактовке данный процесс можно рассматривать как возможность перехода из активного состояния в пассивное (ПС). В этом случае можно сказать, что механизм образования пассивных стадий (ПС-механизм) характерен и для высокоорганизованных биологических видов. В частности, зимнюю спячку некоторых видов млекопитающих или наличие убежищ можно отнести к данному классу явлений.

Вообще говоря, ПС-механизм — тонкий биологический процесс, природа которого изучена недостаточно, чтобы допускать однозначную его математическую формализацию. В этой связи целесообразно рассмотреть различные схемы модельного описания ПС-механизма и оценить их влияние на устойчивость динамики как изолированной, так и взаимодействующих популяций. В целом, очевидно, что, чем быстрее вид может переходить в ПС при ухудшении условий среды (снижение температуры, уменьшение кормового ресурса и т.д.), тем выше живучесть данного вида. Такой резкий переход может быть реализован в моделях посредством введения в них сильных нелинейных соотношений. Если же ПС-механизм в моделях представлен в слабо нелинейной или даже линейной форме, то априори не ясно, может ли он оказывать стабилизирующее воздействие на поведение популяций.

В настоящей работе рассмотрена общая линейная схема ПС-механизма биологических видов и проведено исследование устойчивости важнейших экологических взаимодействий (конкуренция, хищничество и т.д.) с учетом данного фактора.

Линейная схема ПС-механизма

Рассмотрим на примере динамики одной популяции различные линейные схемы формализации процесса образования ПС.

Простейшая схема. Пусть изменение биомассы биологического вида (x) описывается уравнением

$$\dot{x} = f(x). \quad (1)$$

Будем предполагать, что данная популяция наряду с активным состоянием обладает и пассивным состоянием, находясь в котором вид не развивается и не испытывает влияния других популяций. В силу допущения о линейности данного процесса будем считать, что имеет место двухсторонний переход из активного состояния в пассивное и наоборот.

Обозначим через $q \cdot \Delta t$ и $p \cdot \Delta t$ соответственно вероятность переходов $x \rightarrow s$ и $s \rightarrow x$ за интервал времени $(t, t + \Delta t)$. Тогда модель (1) с учетом биомассы ПС модифицируется следующим образом:

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - qx + ps, \\ \dot{s} = qx - ps. \end{cases} \quad (2)$$

Таким образом, введение в модель ПС-механизма является линейной надстройкой к исходной модели. Отметим, что данная схема "не портит" координат стационарных точек начальной модели, т.е. если $\hat{x}$ — особая точка модели (1), то $(\hat{x}, S = q\hat{x}/p)$ — особая точка модели (2).

Общая схема. Естественное обобщение предыдущей схемы ПС-механизма заключается в предположении о том, что 1) существует целое множество пассивных состояний ($S_1, \dots, S_k$) отражающих различную "глубину" образования ПС у популяции; 2) переходы между состояниями $S_1, \dots, S_k$ представляют собой ориентированный граф (дерево) и описываются системой линейных дифференциальных уравнений; 3) в результате взаимопревращения ПС не происходит потери биомассы веществ.

При сделанных допущениях нетрудно показать, что динамика изолированной популяции, включающая в себя ПС-механизм, может быть описана следующей моделью [2]

$$\dot{x} = f(x) - qx + q \sum_{i=1}^n \lambda_i x(t - \tau_i), \quad (3)$$

где $\tau_i \geq 0$, $\lambda_i \geq 0$, $\sum_{i=1}^n \lambda_i = 1$.

В частности, при $n = 1$ имеем

$$\dot{x} = f(x) + q[x(t - \tau) - x(t)].$$

ПС-механизм в модели (3) допускает простую экологическую интерпретацию, а именно: существует n типов ПС, при этом параметры $\{\tau_i\}$, $\{\lambda_i\}$ имеют следующий смысл: τ_i — среднее время пребывания популяции в i -м типе ПС; λ_i — доля популяции, поступающая в i -й тип ПС. Отметим опять-таки, что и в общем случае введение ПС-механизма в модель "не портит" координаты

особых точек. Указанное свойство является весьма ценным при построении имитационных моделей сложных экологических систем. Например, если исходная модель (1), находясь в квазистационарном режиме на периоде $[0, T]$, была количественно адекватна объекту, то введение в модель процесса спорообразования сохраняет ее адекватность на временном промежутке $[0, T]$.

Исследование действия ПС-механизма в форме (3) на динамику биологических сообществ представляет собой довольно трудную математическую задачу. Ниже на примере простейшей схемы (2) будет продемонстрировано стабилизирующее влияние ПС-механизма на характер экологических процессов.

ПС-механизм и устойчивость изолированной популяции

Пусть λ — собственное число линеаризованной в окрестности $\hat{x}$ модели $\dot{x} = f(x)$. Если исходная модель — обыкновенное дифференциальное уравнение, то, очевидно, λ — вещественное число. Если же f содержит переменную x с запаздывающим аргументом, то, вообще говоря, λ может быть комплексным.

Рассмотрим общий случай $\lambda = a + ib$. Справедливы следующие простые результаты [3].

Утверждение 1. "Если $a < 0$, то при любых положительных значениях p, q новое равновесие $(\hat{x}, \hat{x}q/p)$ — устойчиво. Иными словами, введение ПС-механизма в модель не "портит" устойчивости соответствующих равновесий";

Утверждение 2. "Если $a > 0, b = 0$, то при всех положительных значениях p и q новое равновесие неустойчиво. Таким образом, неустойчивость, носящая монотонный характер (λ — вещественное), неустраима за счет введения ПС-механизма в модель";

Утверждение 3. "Если $a > 0, b \neq 0$, то существуют такие положительные значения p и q , что новое равновесие будет устойчивым. Например, стабилизация достигается, если $q = \sqrt{a^2 + b^2}$ и p — достаточно мало. Следовательно, неустойчивость, носящая колебательный характер (λ — комплексное), устранима посредством введения ПС-механизма в модель при подходящих параметрах p и q ".

Доказательство этих утверждений проводится методом Д-разбиений [4]. В качестве иллюстрации докажем утверждение 3. Пусть $f(x) = \lambda x$ где $\lambda = a + ib$ и $a > 0, b \neq 0$. Тогда характеристический многочлен для системы (2) имеет вид

$$z^2 + z(p + q - a - ib) - p(a + ib) = 0. \quad (4)$$

Найдем в явной форме уравнения границ области устойчивости в пространстве положительных параметров (p, q) . Для этого в (4) положим $z = i\gamma$ и приравняем к нулю соответственно действительную и мнимую части. Тогда должны одновременно выполняться соотношения

$$\begin{cases} -\gamma^2 + \gamma b - ap = 0, \\ \gamma(p + q - a) - b\gamma = 0. \end{cases} \quad (5)$$

Если $p = 0$, то независимо от значения q система (5) совместна при $y = 0$. Итак, луч ($q > 0, p = 0$) — ось q — одна из границ области устойчивости (граница L_1).

Пусть $0 \leq p \leq b^2/4a$, тогда из первого уравнения (5) имеем $y = (b \pm \sqrt{b^2 - 4ap})/2$. С учетом второго уравнения (5) получаем еще два уравнения границ области устойчивости. Граница L_2 :

$$q = a - p + 2p/(1 - \sqrt{1 - 4ap/b^2}) \text{ при } 0 \leq p \leq b^2/4a.$$

В частности, $q \rightarrow a + b^2/a$ при $p \rightarrow 0$. Граница L_3 :

$$q = a - p + 2p/(1 + \sqrt{1 - 4ap/b^2}) \text{ при } 0 \leq p \leq b^2/4a.$$

В частности, $q \rightarrow a$ при $p \rightarrow 0$. В плоскости (p, q) кривые L_2 и L_3 имеют единственную общую точку пересечения при $p = b^2/4a$. В целом кривые L_1, L_2, L_3 ограничивают в пространстве (p, q) некоторый криволинейный треугольник (Δ), опирающийся своим основанием $(a, a + b^2/a)$ на ось q . Если $b \neq 0$, то Δ — не пуст. Далее, используя технику вычисления D — производной [4], легко показать, что Δ — область устойчивости в пространстве параметров (p, q) уравнения (4). Утверждение 3 доказано.

Пример 1. Рассмотрим популярное в математической экологии уравнение Хатчинсона с запаздыванием

$$\dot{x} = x [1 - x(t - N)]. \quad (6)$$

Известно, что если $N > \pi/2$, то положительное равновесие $\hat{x} = 1$ модели (6) неустойчиво. Дополним модель (6) механизмом образования пассивных стадий согласно схеме (2). Тогда при $N = 4, q = 10$ и $p = 1$ новое равновесие ($\hat{x} = 1, \hat{S} = 10$) оказывается, как показали расчеты на ЭВМ, глобально устойчивым.

ПС-механизм и устойчивость взаимодействующих популяций

В общем случае динамика двух взаимодействующих популяций (x и y) может быть представлена в следующей форме:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= q(x, y). \end{aligned} \quad (7)$$

Если развитие вида x включает в себя и механизм образования пассивных стадий, то в рамках простейшей схемы система (7) модифицируется следующим образом:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x, y) - qx + pS, \\ \dot{y} &= q(x, y), \\ \dot{S} &= qx - pS. \end{aligned} \quad (8)$$

Очевидно, если $(\hat{x}, \hat{y})$ — равновесие модели (7), то $(\hat{x}, \hat{y}, \hat{S} = \hat{x}q/p)$ — равновесие модели (8).

Проведем сравнительный анализ устойчивости данных особых точек. Если линеаризованная система (7) характеризуется матрицей (a_{ij}) — ве-

щественные числа)

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \quad (9)$$

то соответствующая линеаризованная система (8) определяется расширенной матрицей

$$\begin{pmatrix} a_{11} - q & a_{12} & p \\ a_{21} & a_{22} & 0 \\ q & 0 & -p \end{pmatrix} \quad (10)$$

Действие ПС-механизма в случае двух популяций более сложно и менее однозначно, чем в случае изолированной популяции. В частности, ПС-механизм иногда может "испортить" устойчивую динамику взаимодействующих популяций. Действительно, устойчивая матрица $\begin{pmatrix} -1 & 1 \\ -1 & 0 \end{pmatrix}$ становится неустойчивой при расширении (10) с параметрами $p = q = 0,5$.

В работе [5] рассматривалась в некотором смысле обратная задача, а именно возможность стабилизации неустойчивой динамики взаимодействующих популяций при подходящем выборе параметров p и q в ПС-механизме. На основании критерия Вышнеградского для характеристического полинома матрицы (10) были получены следующие результаты.

Утверждение 4. "Если в исходной системе (7) равновесие $(\hat{x}, \hat{y})$ седло, то соответствующее равновесие модели (8) остается неустойчивым при любых значениях $p > 0, q > 0$ ".

Введем обозначения: $T = a_{11} + a_{22}$ — след матрицы (9) и $d = a_{11} \cdot a_{22} - a_{12} \cdot a_{21}$ — определитель матрицы (9).

Утверждение 5. "При $T > 0$ и $d > 0$ существуют матрицы (9), в которых неустойчивость равновесия неустранима ни при каких значениях p и q ".

Утверждение 6. "Если $T > 0, d > 0$ и $a_{22} < 0$, то неустойчивая матрица (9) стабилизируема при подходящем выборе параметров $p > 0, q > 0$ ".

Утверждение 7. "Если $T > 0, d > 0, a_{22} > 0$ и $a_{22}^2 < -a_{12} \cdot a_{21}$, то неустойчивая матрица (9) стабилизируема при подходящем выборе параметров $p > 0$ и $q > 0$ ".

Проведенный анализ локальной устойчивости позволяет сформировать следующие экологические выводы:

- 1) если в исходной системе имело место конкурентное исключение одного вида другим (особая точка — седло), то действие ПС-механизма оказывается недостаточным для стабилизации взаимодействия популяций;
- 2) если в системе имело место неустойчивое взаимодействие типа хищник—жертва и др. (особая точка — неустойчивый фокус или узел), то во многих случаях ПС-механизм оказывает стабилизирующее воздействие на динамику популяций.

Другими словами, конкуренция — более жесткое отношение, чем хищничество.

Рассмотрим некоторые примеры нелинейных моделей, в которые включен ПС-механизм у одного из видов.

Пример 2. Классическая схема Вольтерра хищник—жертва

$$\begin{cases} \dot{x} = xy - x, \\ \dot{y} = y - xy \end{cases}$$

имеет нейтрально устойчивую — типа центр — особую точку ($\hat{x} = \hat{y} = 1$). Тогда, как показали расчеты на ЭВМ, введение ПС-механизма у хищников (x) при $p = q = 0,5$ превращает равновесие в глобально устойчивую особую точку.

Пример 3. Предлагаемая ниже модель описывает взаимодействие двух антагонистических видов микроорганизмов, находящихся в проточном культиваторе, и является в отличие от Вольтерровской "грубой" системой

$$\begin{aligned} \dot{x} &= xy/(k+y) - Dx, \\ \dot{y} &= y(1-D) - xy/(k+y) - \beta y^2. \end{aligned}$$

При значениях параметров $D = 1/2$, $k = 2$, $\beta = 1/16$ модель имеет единственную невырожденную особую точку с координатами ($x = 3/2$, $y = 2$). Это равновесие представляет собой неустойчивый фокус. Оказалось, что возможность ПС-механизма у хищников (x) при $q = 5/6$, $p = 1/6$ разрушает устойчивый предельный цикл и новое равновесие становится глобально устойчивым.

Пример 4. Включение пассивных стадий для переменной x в "брюсселя-торе"

$$\begin{aligned} \dot{x} &= 1 + x^2y - 4x, \\ \dot{y} &= 3x - x^2y \end{aligned}$$

при параметрах $p = q = 2$ также разрушает устойчивый предельный цикл, и новая стационарная точка ($\bar{x} = 1$, $\bar{y} = 3$, $S = 1$) становится глобально устойчивой.

Пример 5. Взаимодействие в системе водоросли (x) — фосфор (y) может быть описано следующей моделью [7]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\alpha x + \beta xy/(x+y), \\ \dot{y} &= \alpha x(t-N) - \beta xy/(x+y). \end{aligned}$$

При $\alpha = 3$, $\beta = 4$, $N = 10$ положительное равновесие ($\hat{x} = 1$, $\hat{y} = 3$) этой модели неустойчиво. Включение ПС-механизма для водорослей с параметрами $q = 1$, $p = 0,1$ оказывает глобальное стабилизирующее воздействие на динамику данной системы.

Пример 6. Еще более сильное стабилизирующее действие ПС-механизма происходит в том случае, если для каждой переменной (x_i) введена своя пассивная стадия (S_i) с параметрами (p_i , q_i). Так, например, при расширении системы Лоренца

$$\begin{cases} \dot{x} = 10x + 10y, \\ \dot{y} = 28x - y - xz, \\ \dot{z} = -8z/3 + xy \end{cases}$$

посредством образования пассивных форм для каждой переменной x , y , z ($p_1 = p_2 = p_3 = 0,1$; $q_1 = q_2 = q_3 = 10$) было обнаружено, что в зависимости от выбора начальных условий траектории модели притягиваются к одной из точек $(\sqrt{72}, \sqrt{72}, 27)$ или $(-\sqrt{72}, -\sqrt{72}, 27)$.

В целом процесс образования пассивных стадий, заданный в линейной форме, оказывает стабилизирующее воздействие на динамику биологических видов. Следует отметить, что рассмотрение нелинейных механизмов этого процесса приведет к открытию и более сильных экологических эффектов.

Литература

1. Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л., 1963.
2. Ильичев В.Г. // Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. шк. Естеств. науки. 1979. № 3. С. 5.
3. Ильичев В.Г. // Тез. докл. X школы-семинара: Математич. моделирование в пробл. рац. природопользования. Дюрсо, 1986. С. 57.
4. Неймарк Ю.И. // ДАН СССР. 1948. № 60. С. 1503.
5. Гецина Р.П., Ильичев В.Г. // Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. шк. Естеств. науки, 1986. № 3. С. 23.
6. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975.
7. Ильичев В.Г. // Биофизика. 1982. Т. 27, № 4. С. 703.

УДК 517.9 + 541.128.7

Экология и реакция Белоусова

Ю.С. Колесов, А.Ю. Колесов

Ярославский государственный университет

Сначала излагаются основные принципы построения математических моделей экосистем и некоторые их следствия. Затем они применяются к моделированию классической реакции Б.П. Белоусова. Новый подход позволил не только объяснить все имеющиеся экспериментальные факты, но и по-новому на них взглянуть. Отмечаются дальнейшие перспективы исследования.

К вопросу о проблеме адекватности экологических уравнений. В настоящее время математические модели биосистем делятся на стратегические и тактические. Модели первого типа связаны с дифференциальными уравнениями и призваны выявлять общие закономерности динамики экосистем. Модели второго типа возникают при описании конкретных экосистем и являются имитационными. Такое деление вряд ли правомерно. В самом деле при рассмотрении стратегических моделей используются столь широкие классы уравнений, что практически невозможно сопоставить следующие из их анализа выводы с экспериментальным материалом. Тем самым эти модели в значительной степени произвольны. Имитационные модели существенно зависят от экспертных оценок, т.е. отражают нынешние представления определенных групп ученых. Это означает, что их использова-

ние — одна из форм придания наукообразности эвристическим представлениям.

В суммирующей работе [1] выделен класс математических моделей, которому принадлежат простые по структуре дифференциально-разностные уравнения с квадратичными нелинейностями, но которые позволяют выявлять особенности динамики сложных сообществ млекопитающих и насекомых. При этом в случае однородного ареала обитания специфика конкретной экосистемы характеризуется набором числовых параметров, которые относительно просто определяются из анализа экспериментального материала. Если же существенна неоднородность среды обитания, при определении параметров уравнений сталкиваемся с большими трудностями. Тем не менее можно утверждать, что при таком подходе стирается грань между стратегическими и тактическими моделями.

В основе развитого метода моделирования биосистем лежит дифференциально-разностное уравнение Хатчинсона (а в случае насекомых — значительно структурно более сложная система двух уравнений), при помощи которого уже в одновидовом биоценозе колебания численности объясняются за счет внутреннего фактора — запаздывания в цепи обратной связи, что соответствует всей совокупности природных наблюдений. Напомним, что при обычном методе моделирования, основы которого заложил Вольтерра, колебания численности связывают с внешними факторами, скажем, с влиянием хищников.

Отметим ряд важных свойств предлагаемых математических моделей. Во-первых, они обладают определенными экстремальными свойствами, которые выделяют их из совокупности им подобных. Во-вторых, они содержат минимальное число параметров, которые являются внутренними характеристиками биологического сообщества, что, собственно, и позволяет их определить из анализа биологического материала. В-третьих, они обладают рядом инвариантных свойств: сохраняется их структура и биологический смысл параметров при вытеснении отдельных видов, причем не изменяются некоторые биологически осмысленные функции от параметров. В-четвертых, уже в случае одновидового биоценоза миграционные факторы даже в однородной среде приводят к образованию сложных пространственно неоднородных структур — режимов самоорганизации, имеющих прозрачный и вместе с тем нетривиальный биологический смысл [2].

Наши модели были апробированы на достаточно обширном биологическом материале: объяснен десятилетний цикл колебаний численности млекопитающих в Канаде и Якутии, с экологических позиций объяснен механизм видообразования, в одной задаче показана роль экологической ловушки [3], дано теоретическое объяснение ряду лабораторных экспериментов о колебаниях численности насекомых и т.д.

Развитый метод позволяет более целенаправленно проводить полевые исследования, в частности собирать именно те данные, которые особенно важны для анализа динамики интересующих экосистем. Подчеркнем, что достаточно детализированные модели, когда учитываются миграционные факторы и пространственная неоднородность ареала обитания, требуют для своего анализа не только применения самых современных ЭВМ, но и подробную биологическую информацию. В частности, ее явно не хватает

для исследования важной проблемы, решение которой вполне возможно с помощью нашего метода, — биологической защиты растений от вредителей — насекомых, где центральную роль должно сыграть введенное в статье [3] понятие экологической ловушки. Возникающие здесь трудности (подчеркнем еще раз) целиком связаны с недостатком информации и отсутствием мощных ЭВМ. Если их удастся преодолеть, экономический эффект от внедрения наших моделей составит миллиарды рублей.

Математическая модель реакции Белоусова. Интересующая нас реакция была открыта Белоусовым еще в 1951 г., но по некоторым причинам его подробная статья на эту тему появилась относительно недавно [4]. Ее экспериментальный анализ выполнен в [5].

В настоящее время открыто много окислительно-восстановительных колебательных химических реакций. Все они, однако, имеют однотипный механизм. Опишем его, следуя [5], где в качестве основных веществ выделены бромат, церий и бромид. На качественном уровне механизм колебаний таков: церий, выполняющий роль катализатора, способствует образованию бромида, который служит сильным ингибитором бромата, а последний — повышает концентрацию церия. Тем самым интересующая нас химическая реакция имеет явную параллель со своеобразной задачей хищник—жертва. В связи с этим в работе [1] для ее описания предложена следующая схема дифференциальных уравнений:

$$\dot{N}_1 = r_1 [1 + a(1 - N_3/K_3) - N_1/K_1] N_1, \quad (1)$$

$$\dot{N}_2 = r_2 [N_1/K_1 - N_2/K_2] N_2, \quad (2)$$

$$\dot{N}_3 = r_3 [N_2/K_2 - N_3/K_3] N_3, \quad (3)$$

где K_1, K_2, K_3 — средние концентрации соответственно бромата, церия и бромида, r_1, r_2, r_3 — коэффициенты линейного роста, параметр a характеризует "давление" бромида на бромат.

Необходимо заметить, что реально реакция Белоусова состоит из большого числа стадий. Мы считаем (это согласуется с опытом) остальные процессы быстрыми, что позволяет провести по ним усреднение. Сделанное замечание и результаты работ [1, 6] позволяют считать инвариантными величины

$$r_1(1 + a) = \lambda_0, \quad r_1/K_1, \quad r_2/K_2, \quad r_3/K_3. \quad (4)$$

Последнее означает, что они сохраняются при изменении неспецифических условий протекания реакции.

Разумеется, из структуры системы (1)–(3) ясно видно, что она — особый вариант задачи хищник—жертва. Ее своеобразие состоит в том, что "хищник" бромид извлекает выгоду из давления на "жертву" бромат через посредника церия, выполняющего роль накопителя или склада. Собственно, это обстоятельство и делает систему (1)–(3) автоколебательной: если выбросить уравнение (2), а в (3) заменить N_2/K_2 на N_1/K_1 , у получившейся в итоге обычной задачи хищник—жертва, в которой факторы последствий не учитываются, состояние равновесия (K_1, K_3) глобально устойчиво.

Линеаризуем систему (1)–(3) на состоянии равновесия (K_1, K_2, K_3) и составим характеристическое уравнение

$$(\mu + r_1)(\mu + r_2)(\mu + r_3) + ar_1r_2r_3 = 0, \quad (5)$$

которое удобно записать в форме

$$\mu/r_1 = -1 - ar_2r_3[(\mu + r_2)(\mu + r_3)]^{-1}. \quad (6)$$

Подставляя в (6) $\mu = i\omega$, а затем выделяя вещественную и мнимую части, убеждаемся в справедливости следующего утверждения [1].

Теорема 1. Пусть уравнение

$$\omega^4 - (ar_2r_3 - r_2^2 - r_3^2)\omega^2 + (1+a)r_2^2r_3^2 = 0 \quad (7)$$

имеет корни $\omega_2 > \omega_1 > 0$. Тогда состояние равновесия (K_1, K_2, K_3) системы (1)–(3) колебательным образом неустойчиво при

$$\begin{aligned} &(\omega_2^2 + r_2^2)(\omega_2^2 + r_3^2)/ar_2r_3(r_2 + r_3) > r_1 > \\ &> (\omega_1^2 + r_2^2)(\omega_1^2 + r_3^2)/ar_2r_3(r_2 + r_3). \end{aligned} \quad (8)$$

Из условий теоремы (1) просто следует, что заведомо $a > 8$. Тем самым имеет смысл анализ знака ляпуновской величины при критических значениях r_1 , равных соответственно r_1 и $\bar{r}_1$, которые определяются из (7)–(8). Явная формула для ляпуновской величины произвольной экологической системы приведена в [7]. Применяя ее к нашему случаю, убеждаемся, что при всех относительно больших значениях a при критических значениях r_1 ляпуновская величина положительна¹. Это означает, что при больших a автоколебания в системе (1)–(3) возникают жестко. Из классической теоремы А.Н. Тихонова [8] вытекает, что при заметном уменьшении или увеличении r_1 цикл "растворяется в воздухе", сливаясь с неустойчивым периодическим режимом, ответвляющимся от состояния равновесия (K_1, K_2, K_3) .

Общие свойства реакции Белоусова — элементарные следствия свойств математической модели. В [5] автоколебания церия поделены на две фазы τ_1 и τ_2 — возрастания и падения концентрации соответственно, что позволило сформулировать следующие положения.

а) Малые количества Bg^- , добавленные в фазе τ_1 , вызывают переключение, т.е. переход в фазу убывания τ_2 . Минимальное количество Bg^- , вызывающее переключение, уменьшается к концу τ_1 .

б) Bg^- , добавленный в фазе τ_2 , удлиняет ее. Эффект тем сильнее, чем больше добавка и чем она ближе к концу τ_2 .

в) Добавка Ag^+ , связывающего Bg^- , вызывает следующие события: если концентрация Bg^- уменьшена в фазе τ_2 , это приводит к переключению, а добавка Ag^+ в фазе τ_1 приводит к увеличению ее длительности.

г) При непрерывном увеличении концентрации Bg^- колебания гаснут.

д) Аналогичный результат выходит при постепенном увеличении концентрации Ce^{4+} .

е) Добавка Ce^{4+} в фазе τ_1 приводит к переключению.

Выведем теоретически данные свойства реакции Белоусова и сделаем некоторые заключения, касающиеся более тонких свойств колебательного режима.

Описанные выше экспериментальные факты просто следуют из инвариантности последних двух величин (4) и теоремы 1. Покажем это.

¹ Реально она положительна уже, скажем, при $a = 10$, хотя при $a = 8$ и, следовательно, $r_1 = r_2 = r_3$ она отрицательна.

а) Пусть в фазе τ_1 немного увеличено N_3 . Тогда в силу (1) уменьшится N_1 , что согласно (2) приведет к уменьшению N_2 . Тем самым длительность фазы τ_1 сократится. При этом, очевидно, переход к фазе τ_2 происходит при меньшем увеличении N_3 , если находимся в конце фазы τ_1 .

б) Если же N_3 увеличено в фазе τ_2 , то в силу убывания N_1 и последующего уменьшения N_2 длительность этой фазы возрастет.

в) Пусть N_3 уменьшено в фазе τ_2 . Тогда согласно (1) увеличится N_1 , а затем в силу (2) возрастет N_2 . Последнее приведет к сокращению фазы τ_2 . Если же N_3 уменьшено в фазе τ_1 , то в силу сказанного ее длительность возрастет.

г) Согласно (4) при увеличении K_3 возрастет и r_3 . Отсюда следует, что корни ω_2 и ω_1 уравнения (7) сближаются и затем исчезают. Это приводит к гашению колебаний.

д) Аналогичное предыдущему происходит при постепенном увеличении K_2 и r_2 .

е) Пусть увеличено N_2 в фазе τ_1 . Тогда согласно (3) возрастет N_3 , а в силу (1) N_1 уменьшится. Отсюда и из (2) вытекает, что фаза τ_1 сократится.

Некоторые результаты численного анализа системы (1)–(3). Как оказывается, колебания N_1/K_1 носят δ -образный характер. Скажем, при $a = 40$, $r_1 = 10$, $r_2 = 1$, $r_3 = 3$ минимум N_1/K_1 меньше 10^{-80} . Эта трудность преодолевается, если вместо N_1/K_1 ввести функцию

$$v = 1 - N_1[(1+a)K_1]^{-1} - aN_3[(1+a)K_3]^{-1},$$

которая осциллирует вполне умеренно.

Трансформация колебаний N_2/K_2 при постепенном увеличении r_1 такова. В полном соответствии со сказанным выше колебания возникают еще при $r_1 < r_1$. Они близки к гармоническим, причем фаза τ_1 несколько больше фазы τ_2 . При увеличении r_1 период колебаний $\tau_1 + \tau_2$ убывает. При этом фаза τ_1 сокращается существенно больше фазы τ_2 . Максимум N_2/K_2 сначала возрастает, что придает графикам характерный пилообразный вид. При дальнейшем увеличении r_1 доля фазы τ_1 в периоде $\tau_1 + \tau_2$ начинает возрастать, а максимум — уменьшаться. Наконец, колебания становятся небольшими по амплитуде и близкими к гармоническим, когда r_1 попадает в окрестность $\bar{r}_1$.

При увеличении a и уменьшении r_3 зона по r_1 интенсивных пилообразных колебаний расширяется.

Отметим еще характерную особенность. При больших a и не слишком маленьких r_1 время установления колебаний сильно возрастает. Например, при $a = 75$, $r_1 = 8$, $r_2 = 1$, $r_3 = 30$ установление длится около 100 периодов, причем переходной процесс нерегулярный и его регуляризация происходит медленно. Некоторый аналог этого эффекта отмечен в [5]. Это интересное явление имеет следующее объяснение. При увеличении a и фиксированных r_1, r_2, r_3 один из двух мультипликаторов периодического решения системы (1)–(3), лежащих внутри единичного круга, близко подходит к единице, причем ему соответствующее интегральное многообразие сильно сморщивается, а принадлежащие ему траектории медленно наматываются на цикл. Тем самым практически при любых начальных условиях колебания выглядят внешне долгое время нерегулярными, что позволяет утверждать о существовании нового типа хаоса.

Прямое сопоставление результатов численного анализа с имеющимися в [5] выводами затруднительно, так как у нас нет формул, связывающих динамические параметры системы (1)–(3) с исходными концентрациями реагирующих веществ. Поэтому можно только сохранить весь теоретический материал со всем объемом экспериментального. При такой постановке вопроса наблюдается практически полное согласование: почти все, содержащееся в [5], допускает интерпретацию в терминах системы (1)–(3). Расхождение имеется только в одном вопросе. В [5] на рис. 32 показан характер изменения формы колебания N_2/K_2 в зависимости от изменения условий протекания реакции. Грубо говоря, изменение этих условий примерно эквивалентно изменению r_1 . Исключая первый, все остальные приведенные в [5] на рис. 32 графики согласуются с описанным выше характером динамики изменения формы колебаний N_2/K_2 при постепенном увеличении r_1 . Представляется, что при небольших r_1 отличие связано не только с возможной неточностью эксперимента (находимся на границе существования колебаний), но и с интерпретацией. Не исключено, что автор монографии [5] стремился получить релаксационные колебания с τ_1 , примерно в 2–3 раза большим τ_2 , подгоняя данные под свои теоретические представления.

Свойства распределенной модели. Пусть Ω — ограниченная область в R^n с достаточно гладкой границей. В Ω рассмотрим распределенную модель, которая представляет собой краевую задачу, получающуюся из (1)–(3) путем учета диффузионных слагаемых $D_1 \Delta N_1, D_2 \Delta N_2, D_3 \Delta N_3$ и постановки граничных условий Неймана. Простые, но довольно громоздкие выкладки приводят к следующему утверждению.

Теорема 2. Пусть состояние равновесия (K_1, K_2, K_3) точечной модели (1)–(3) экспоненциально устойчиво. Тогда при любых коэффициентах диффузии $D_1, D_2, D_3 > 0$ оно устойчиво и в рамках распределенной модели.

Другими словами: невозможна тьюрингская неустойчивость¹. Тем самым в силу изложенного в предыдущем разделе распределенная модель в колебательном случае при большинстве значений параметров принадлежит введенному в [9] классу. Представляется, что при значениях a , не слишком близких к 8, распределенная модель — хороший представитель сложной физической параболической системы. Отчасти это следует из приведенных в [5] экспериментальных данных. Однако их явно недостаточно, т.е. целесообразно провести детальный численный анализ распределенной модели. Здесь может быть полезно следующее утверждение.

Добавим к каждому уравнению (1)–(3) соответственно слагаемые

$$d_j \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} N_j, \quad j = 1, 2, 3,$$

где теперь N_j — двумерные векторы. Получившуюся в итоге шестимерную

¹ Следовательно, происхождение экспериментально наблюдаемых мелкоячеистых периодических режимов, названных в [5] диссипативными структурами, имеет другую природу. В чистом виде диссипативные структуры (что следует просто из здравого смысла) в рассматриваемой реакции невозможны. Обращаем внимание, что и в более сложном вопросе — динамике популяций млекопитающих и насекомых — образования такого типа не характерны [1].

систему назовем билोकальной моделью. Ее однородным циклом будем называть периодическое решение, у которого каждый из векторов N_j имеет равные координаты.

Теорема 3. Пусть при некоторых $d_1, d_2, d_3 > 0$ однородный цикл билोकальной модели неустойчив. Тогда при

$$D_1 = 2d_1/\lambda, \quad D_2 = 2d_2/\lambda, \quad D_3 = 2d_3/\lambda,$$

где $\lambda > 0$ — некоторое собственное число оператора Δ при граничных условиях Неймана, однородный цикл неустойчив и в рамках распределенной модели.

Обоснование проводится по изложенной в [1] схеме.

Это предложение позволяет существенно уменьшить объем вычислений при решении проблемы неустойчивости однородного цикла. Тем более что оно обратимо: если однородный цикл билोकальной модели устойчив при любых $d_1, d_2, d_3 > 0$, то он устойчив и в рамках распределенной модели.

При $a = 8 + \epsilon$, $0 < \epsilon \ll 1$ и $r_1 = r_2 = r_3$ распределенная модель удовлетворяет всем сформулированным в [7] условиям, из которых следует устойчивость однородного цикла при любых коэффициентах диффузии. Как оказывается, что совсем неочевидно, его диффузионная неустойчивость возможна лишь в том случае, если он заметно отличается от гармонического. Этот результат установлен численно при $a = 15$, $r_2 = r_3 = 4$, когда $r_1 = 0,75$, $\bar{r}_1 = 21,25$. При этих значениях параметров вектор из коэффициентов диффузии считался принадлежащим лучу $(0,001a, 0,005a, 0,01a)$. В плоскости (α, r_1) обозначим через U область неустойчивости однородного цикла билोकальной модели. Численный анализ показал, что она обладает следующими свойствами. Во-первых, область U не примыкает к оси $\alpha = 0$ (тем самым при увеличении a она "рождается из воздуха"). Во-вторых, она очень узкая при тех r_1 , при которых колебания близки к гармоническим. Например, при $r_1 = 1$ и $\alpha = 0,1$ однородный цикл неустойчив, а при $\alpha \geq 0,2$ и $\alpha \leq 0,01$ он уже устойчив, причем при небольших α , что вполне естественно, пространственные возмущения гаснут очень медленно. При $r_1 = 3$, когда колебания интенсивны и далеки от гармонических, однородный цикл билोकальной модели неустойчив и при $\alpha = 0,2$ и $\alpha = 0,01$, т.е. диапазон изменения α , входящих в U , значительно больше. Конечно, это следует подчеркнуть, область неустойчивости однородного цикла распределенной модели к оси $\alpha = 0$ примыкает, так как в соответствии с теоремой (3) она состоит из таких (α, r_1) , что $(\alpha\lambda/2, r_1) \in U$. Отсюда, в частности, следует, что при уменьшении коэффициентов диффузии устойчивость однородного цикла может меняться несколько раз, причем характеристические показатели далеко в правую полуплоскость не уходят и им отвечают все более высокие номера мод. Последнее обстоятельство, как нам кажется, является главным фактором, приводящим к образованию мелкоячеистых периодических режимов. В связи с этим замечанием уместно отметить, что механизм неустойчивости однородного цикла распределенной модели по характеру близок к тьюрингской неустойчивости состояния равновесия.

Итак, нетривиальна уже задача о диффузионной неустойчивости однородного цикла распределенной модели. Тем самым должна быть достаточно сложна и проблема классификации ее стационарных режимов.

В заключение подчеркнем, что к настоящему времени наиболее приемлемой математической моделью реакции Белоусова считается "ореогатор" — специальная система трех дифференциальных уравнений, которая при естественных условиях приводится к сингулярно-возмущенной системе двух уравнений. Наша модель, полученная в [1] на основе экологических уравнений, существенно трехмерна, т.е. ни при каких условиях она не сводится к системе двух уравнений. Другие ее отличительные черты — нелокальность, особые свойства переходного процесса и особый характер потери устойчивости однородного цикла при учете диффузионных слагаемых.

Заметим, что в теории колебательных химических реакций обычно считается типовым примером "брюсселятор" [10]. Однако он описывает гипотетическую химическую реакцию. В силу этого соответствующая ему распределенная модель в случае гармонических колебаний мало специализирована: в ней возможно слишком много эффектов, характерных для системы двух параболических уравнений [9]. Правда, выявить их, не опираясь на теоретические представления, затруднительно, что и продемонстрировано в [10], где даже содержатся неточности, скажем, на рис. 5, 9 показана неправильная бифуркационная диаграмма. Введенная нами распределенная модель реакции Белоусова достаточно своеобразна и, что уже отмечалось выше, станет, вероятно, эталонной, т.е. типичной для сложных физических параболических систем. Последнее очень важно, так как в [9] рассмотрены гармонические и релаксационные системы, в рамках которых этот класс аргументированно выделить затруднительно: в крайних ситуациях пограничные случаи заметны плохо.

О некоторых свойствах биологических и физических параболических систем. Выше уже неоднократно упоминалась работа [9], в которой проведена содержательная классификация установившихся пространственно неоднородных режимов краевых задач вида

$$\dot{u} = D \Delta u + F(u), \quad \partial u / \partial n|_{(x, y) \in \partial \Omega} = 0, \quad (9)$$

где для простоты $u \in R^2$, $D = \text{diag} \{d_1, d_2\}$, $d_1, d_2 \geq 0$, $d_1 + d_2 > 0$ в предположении, что точечная модель $\dot{u} = F(u)$ имеет глобально устойчивый цикл. Возможна ситуация, когда при плавном изменении коэффициентов диффузии однородный цикл краевой задачи (9) теряет устойчивость сразу на очень большом числе мод. В таком случае говорим о его взрывной диффузионной неустойчивости. Такие ситуации в работе [9] из рассмотрения исключены. Остальные краевые задачи вида (9) поделены на простые физические, сложные физические и биологические. К простым физическим отнесены те краевые задачи, однородный цикл которых устойчив при любом допустимом изменении коэффициентов диффузии. В сложные физические и биологические включены краевые задачи, однородный цикл которых при подходящем уменьшении коэффициентов диффузии устойчивость теряет, а различие между ними связано с характером происходящих при этом бифуркаций. В случае сложных физических параболических систем развитие и усложнение пространственно неоднородных структур происходит достаточно мягко. Напротив, в случае биологических краевых задач еще при докритических значениях коэффициентов диффузии из "воздуха" рождаются сложно устроенные и одновременно хорошо упо-

рядоченные по пространственным переменным режимы, которые безусловно необходимо отнести к режимам самоорганизации, так как при уменьшении коэффициентов диффузии вместе с ними сосуществуют значительно более простые режимы типа "ведущих центров" и др.

Наиболее детально в работе [9] проанализированы случаи, когда однородный цикл краевой задачи (9) гармонический или релаксационный. Здесь для нас интересен последний случай, так как краевая задача

$$\epsilon / \partial u_1 / \partial t = D_1 \Delta u_1 + f(u_1, u_2), \quad \partial u_1 / \partial n|_{(x, y) \in \partial \Omega} = 0, \quad (10)$$

$$\partial u_2 / \partial t = D_2 \Delta u_2 + g(u_1, u_2), \quad \partial u_2 / \partial n|_{(x, y) \in \partial \Omega} = 0 \quad (11)$$

считается базовой [11] для большого числа различных биофизических задач, включая реакцию Белоусова. Однако оказалось, что такие хорошо известные краевые задачи вида (10)–(11), как модель Бонгоффера–Ван-дер-Поля, Нагумо, Фитц Хью–Нагумо, "брюсселятор" и многие другие, относятся к простым физическим. Возникновение пространственно неоднородных режимов в них возможно лишь за счет хорошо устроенной геометрии рассматриваемой области, причем они исчезают при ее заметной деформации и подходящем уменьшении коэффициентов диффузии. С позиций самого элементарного здравого смысла это вполне ясно: действительно, с одной стороны, миграционный фактор значителен, так как устойчив однородный цикл, но в то же время он и мал, так как возможна некоторая десинхронизация колебаний.

Описание свойств биологических и физических параболических краевых задач поможет нам понять изложенные в предыдущих разделах факты.

Заключение. Итак, содержащиеся в работе [1] идеи позволяют эффективно решать не только разнообразные экологические задачи, но и продвигаться в сторону более глубокого понимания общих принципов моделирования самых различных биофизических задач.

Авторы благодарны В.В. Майорову за помощь в вычислениях на ЭВМ.

Литература

1. Колесов Ю.С. Проблема адекватности экологических уравнений. Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 1985.
2. Колесов Ю.С., Майоров В.В. // Динамика биологических популяций: Межвуз. сб. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1986, С. 3–18.
3. Колесов Ю.С., Майоров В.В. // Нелинейные колебания в задачах экологии: Межвуз. сб. Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 1985. С. 93–102.
4. Белоусов Б.П. // Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький: Ин-т прикл. физики АН СССР, 1981. С. 176–186.
5. Жаботинский А.М. Концентрационные автоколебания. М.: Наука, 1974. 225 с.
6. Колесов Ю.С. // Математические модели в биологии и медицине. Вильнюс: Ин-т математики и кибернетики АН ЛитССР, 1985. Вып. 1. С. 30–59.
7. Колесов Ю.С. // Дифференциальные уравнения. 1985. Т. 21, № 10. С. 1709–1713.
8. Васильева А.Б., Бутузов В.Ф. Асимптотические разложения решений сингулярно возмущенных уравнений. М.: Наука, 1973.
9. Колесов Ю.С., Колесов А.Ю. // Математические модели в биологии и медицине. Вильнюс: Ин-т математики и кибернетики АН ЛитССР, 1987. Вып. 2. С. 5–25.
10. Пригожин И. От существующего к возникающему. М.: Наука, 1985. 328 с.
11. Кринский В.И., Жаботинский А.М. // Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький: Ин-т прикл. физики АН СССР, 1981. С. 6–32.

О некоторых особенностях экологических уравнений

Ю.С. Колесов

Ярославский государственный университет

Сначала рассматривается вопрос о биологических причинах возникновения хаоса в задаче хищник—жертва в случае сильно плодовой жертвы. Анализ основан на исследованной автором ранее проблеме адекватности экологических уравнений. В заключительной части заметки аналогичные идеи применяются к объяснению механизма видообразования. Попутно формулируются нерешенные задачи. Заметим еще, что данная заметка — краткое резюме ряда выступлений автора по поводу некоторых из докладов, прочитанных на школе.

Задача хищник—жертва: объект анализа и история вопроса. Считаем ареал обитания двух видов, первый из которых — жертва, а второй — хищник, однородным, причем предполагаем миграционный фактор столь значительным, что пространственные эффекты не возникают. Как обычно, предполагаем непрерывную восстанавливаемость пищевой базы жертвы. Кроме того, для простоты считаем, что долгожители не оказывают заметного влияния на динамику обеих рассматриваемых популяций.

При сформулированных условиях соответствующая математическая модель имеет вид [1, 2]:

$$\dot{N}_1 = r_1 [1 + a(1 - N_2) - N_1(t-1)] N_1, \quad (1)$$

$$\dot{N}_2 = r_2 [N_1 - N_2(t-h)] N_2. \quad (2)$$

Здесь N_1 , N_2 — плотности популяций жертвы и хищника; параметр a характеризует давление хищника на жертву; $r = \lambda/(1+a)$, где λ — мальтузианский коэффициент линейного роста жертвы; r_2 — коэффициент линейного роста хищника, вычисленный усредненно за большой промежуток времени; h — возраст половозрелости самок хищника, где за единицу времени принята аналогичная величина для самок жертвы.

Естественно, что биологический смысл имеют лишь решения системы (1)–(2) с положительными начальными условиями. С биологических позиций проанализируем вопрос о характере аттракторов положительных решений этой системы в случае сильно плодовой жертвы. Близкой проблеме уже были посвящены работы [3, 4], в которых численно построены аттракторы системы (1)–(2) при относительно небольших значениях мальтузианского коэффициента линейного роста жертвы. Кроме всего прочего, непосредственным стимулом для исследования поставленного вопроса послужила высказанная автором еще в 1980 г. следующая гипотеза.

При большом мальтузианском коэффициенте линейного роста жертвы ее плотность резко меняется с течением времени. Тем самым пищевая база хищника сильно неустойчива. Напрашивается допущение, что в такой ситуации установившийся режим системы (1)–(2) — странный аттрактор.

Остается заметить, что до сих пор используемые многими исследователями различные варианты вольтерровской модели задачи хищник—жертва обладают не только бедной динамикой, но и примитивным общеприкладным обоснованием [2].

Главная особенность изменения плотности хищника — чередование длительных стрессов и кратковременных популяционных взрывов. Все параметры системы (1)–(2) считаем фиксированными, исключая мальтузианский коэффициент линейного роста жертвы, который предполагаем относительно большим, причем по мере необходимости его будем увеличивать. Вполне ясно, что при этих условиях плотность жертвы меняется, грубо говоря, по хатчинсоновскому закону, т.е. N_1 мало длительное время, возрастая по экспоненциальному закону с показателем экспоненты порядка λ , и N_1 экспоненциально велико на промежутках времени порядка единицы. Естественно, что колебания плотности хищника во многом зависят от изменения его пищевой базы. Поэтому N_2 мало при малых N_1 , причем, что принципиально важно, при соответствующих значениях t реальный коэффициент линейного роста $r_2 N(t)$ хищника также мал. Последнее обстоятельство позволяет говорить о стрессовой ситуации в популяции хищника, когда в течение многих генераций его самки малоплодовиты, лишь постепенно восстанавливая свою репродуктивную способность. При высокой плотности жертвы может произойти популяционный взрыв, когда плотность хищника стремительно вырастает, оставаясь на высоком уровне до тех пор, пока не сработает внутренняя обратная связь.

Итак, сильная неустойчивость пищевой базы хищника время от времени приводит к популяционным взрывам, а вызванные ими перенаселенность и голодание вызывают длительные стрессы. Этот биологический феномен проявляется, очевидно, при любых фиксированных параметрах системы (1)–(2), исключая λ , которое должно быть подходящим образом увеличено. При этом маловероятно, чтобы изменения плотности происходили строго периодически. Особенно это относится к популяции хищника. Действительно, после долгой депрессии он может быть либо неподготовленным к очередному всплеску численности жертвы, либо реагировать популяционными взрывами различной интенсивности.

Очевидно, при любом большом, но фиксированном значении λ популяционные взрывы и вызываемые ими стрессы становятся менее выраженными с уменьшением коэффициента r_2 , характеризующего плодovitость хищника, и с уменьшением параметра h , когда смена поколений в популяции хищника идет быстрее.

Поясним, что популяционные взрывы численности жертвы, вызванные ее излишней плодovitостью, не приводят к стрессовым ситуациям. Именно по этой причине в одновидовом биоценозе типичны периодические изменения плотности.

В чистом виде описанная выше биологическая ситуация реализуется при $a = 0$, когда отсутствует давление хищника на жертву. В этом случае при больших значениях λ пищевая база хищника сильно периодически осциллирует строго по хатчинсоновскому закону. Разработанные нами биологические представления позволяют сделать следующие заключения о характере установившихся режимов системы (1)–(2). Выберем как-то λ при фиксированных остальных параметрах, считая при этом r_2 столь небольшим, что

система (1)–(2) имеет только периодические режимы соответственно с реакцией хищника на каждый всплеск численности жертвы с реакцией через один всплеск и т.д. По нашему мнению, при увеличении λ каждый из этих циклов проходит через цепочку бифуркаций удвоения, приводящей к наглядно различным типам хаоса. При этом возникает хаос от различных циклов, вообще говоря, при различных λ . Кроме того, при увеличении λ может наблюдаться, конечно, явление перемежаемости, когда один из хаотических режимов трансформируется в периодический.

При $a > 0$ в принципе динамика стационарных режимов сохраняется; лишь только развитие хаоса требует, вообще говоря, более значительного увеличения λ .

Результаты численного анализа. Счет на ЭВМ, выполненный по просьбе автора В.В. Майоровым, проводился с использованием логарифмической шкалы $v = \ln N_1$, $w = \ln N_2$, так как при больших λ колебания в системе (1)–(2) резкие. В процессе вычислений все время предполагалось, что $h = 1$. Оказалось, что при $a = 0,15$ и значениях (λ, r_2) , взятых ниже некоторой кривой, система (1)–(2) имеет единственный устойчивый цикл с реакцией хищника на каждый всплеск жертвы, а при ее пересечении снизу вверх происходит его бифуркация удвоения. Наглядно она хорошо выражена: соседние локальные максимумы установившегося периодического режима $v(t), w(t)$ начинают различаться по высоте, что и было использовано при численном построении первой бифуркационной кривой. Остальные кривые бифуркаций удвоения сильно приближаются к первой при увеличении λ . Последнее означает, что при большой величине мальтузианского коэффициента линейного роста жертвы и постепенном увеличении r_2 хаос наступает практически сразу после пересечения первой кривой бифуркаций удвоения. При этом сильно вырастают пики всплесков плотности жертвы и хищника, что биологически объясняется усилением роли явления "ускользания".

Важно, что в полном соответствии с изложенными в предыдущем разделе биологическими соображениями на кривых бифуркаций удвоения величина r_2 монотонно убывает до нуля с увеличением λ .

Аналогичный численный анализ проводился при $a = 0$. Результаты здесь получены близкие, причем, что соответствует биологическому смыслу, на соответствующих кривых бифуркаций удвоения при одинаковых λ значения r_2 меньше по сравнению с рассмотренным выше случаем $a = 0,15$.

Итак, наш анализ позволяет утверждать, что при $\lambda \rightarrow \infty$ каждая из бифуркационных кривых приближается к оси $r_2 = 0$. Это означает, что упоминавшаяся в первом разделе гипотеза о характере стационарных режимов системы (1)–(2) справедлива в полном объеме.

О терминологии. Как и во многих других задачах, в системе (1)–(2) хаос возникает через цепочку бифуркаций удвоения, т.е. имеется явная связь с теорией одномерных отображений, основы которой заложены в фундаментальных работах А.Н. Шарковского [5, 6]. При интерпретации их свойств в терминах дифференциальных уравнений удобно опираться на классическую теорию зон устойчивости А.М. Ляпунова, элементы которой, очевидно поступают при рассмотрении линеаризованных уравнений. В связи с этим предлагаем называть возникающий описанным способом странный аттрактор хаосом Ляпунова–Шарковского.

О нерешенных задачах. Разумеется, интересно провести более детальный численный анализ системы (1)–(2), в частности выявить в полной мере роль параметра h при больших значениях λ . Практически совсем новая задача — роль механизмов самоорганизации при учете миграционных факторов в плоских областях. Например, не вызывает сомнений, что естественная интерпретация некоторых из них позволит объяснить известный природный феномен: олени объединяются в стада, а волки — в стаи. Исключительная важность последней задачи очевидна. Представляется также, что после ее решения целесообразно снять фильм, который может послужить ценным пособием для развития нетривиального мышления.

Видообразование — авторегулируемый процесс. Этой точки зрения на эволюционный процесс придерживался И.И. Шмальгаузен. В дополнение к его идеям в заметке автора [7] сформулирован принцип устойчивости в эволюции как одна из его наиболее характерных черт. Совокупность этих концепций послужила основой для описания ведущего фактора видообразования, изложенного кратко в работе [2]. Здесь остановимся на этом сложном вопросе в еще более конспективной и доступной форме.

В плоской области Ω с достаточно гладкой границей Γ рассмотрим краевую задачу

$$\dot{N} = D \Delta N + \lambda (1 - N_{t-1}) N, \quad \frac{\partial N}{\partial \nu} \Big|_{\Gamma} = 0, \quad (3)$$

описывающую изменение плотности популяции в однородном ареале обитания. Здесь D — коэффициент подвижности, численно равный, грубо говоря, площади, которая необходима отдельной особи для "нормального" существования в течение жизни, $N_{t-1} = N(t-1, x, y)$; ν — направление внешней нормали к Γ .

При относительно небольших значениях D и не слишком малых значениях мальтузианского коэффициента линейного роста λ краевая задача (3) имеет большое число различных пространственно неоднородных установившихся режимов, сложно меняющихся в пространстве и времени. В частности, возможна ситуация, когда довольно долго в некоторых двух частях ареала плотность высокая, а в остальных — практически равна нулю. В последующие моменты времени при столкновении этих двух популяционных волн локальные популяции могут "не узнать" друг друга, что приведет к конкурентной борьбе между ними, т.е. к образованию двух подвидов. При этом, что чрезвычайно интересно и важно, в последующем резко гасятся колебания и сильно увеличивается суммарная динамическая плотность.

Изложенный механизм видообразования хорошо объясняет наличие большого числа видов в сильно плодовитых родах, что отмечал в свое время еще Ч. Дарвин. Разумеется, возможны и исключения, требующие дополнительного содержательного анализа.

Заключение. В работе [2] в суммированном виде изложены на языке дифференциальных уравнений одни из наиболее фундаментальных законов природы. Характерно, что хотя соответствующие дифференциальные уравнения по форме просты, они обладают неожиданной и сложной динамикой.

При их анализе, что мы выше и постарались показать на примере двух наиболее популярных задач математической экологии, необходимо самым существенным образом опираться на общие положения теории колебаний биологические соображения и здравый смысл.

Литература

1. Колесов Ю.С. // Исследования по устойчивости и теории колебаний: Межвуз сб. Ярославль: Яросл. ун-т, 1979. С. 3–40.
2. Колесов Ю.С. Проблема адекватности экологических уравнений. Ярославль Яросл. ун-т, 1985. Деп. в ВИНТИ 15.03.85, № 1901.
3. Колесов Ю.С., Кубышкин Е.П. // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушкино: Науч.-исслед. ВЦ АН СССР, 1980. С. 54–62
4. Захаров А.А. // Дифференциальные уравнения и их применение. Вильнюс: Ин-математики и кибернетики АН ЛитССР, 1981. Вып. 29. С. 9–26.
5. Шарковский А.Н. Укр. МСТ журн., 1964. Т. 16, № 1. С. 61–70.
6. Шарковский А.Н. // Там же. 1965. Т. 17, № 3. С. 104–111.
7. Колесов Ю.С. // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды: Межвуз. сб. Ленинград: Ленингр. политех. ин-т, 1983. Вып. 6. С. 93–95.

УДК 577.472

Различные механизмы упрощения водных экосистем при росте поступления органических загрязнений и биогенных элементов

С.В. Багоцкий, В.А. Вавилин

Институт водных проблем АН СССР

Как известно, возрастание поступления в водные экосистемы органического вещества, а также биогенных элементов, приводит к упрощению структуры экосистемы [1], [4], [9], [15]. При этом сложное сообщество, включающее несколько трофических уровней, постепенно превращается в упрощенное, а в ряде случаев и в моновидовое сообщество. Ярким примером этого могут служить последовательные изменения, происходящие при эвтрофировании водоемов: сообщество олиготрофного водоема, несмотря на низкую биомассу, богато видами и имеет сложную трофическую структуру; сообщество гиперэвтрофного водоема сильно упрощено и в период цветения содержит обычно единственный вид водорослей [4].

В настоящей работе будут рассмотрены некоторые механизмы, вызывающие подобное упрощение.

Упрощение многовидового бактериального сообщества

Рассмотрим сообщество, состоящее из нескольких видов микроорганизмов, растущих на многокомпонентном субстрате. Для описания подобных сообществ используют обычно системы уравнений такого вида

$$\begin{aligned}\dot{B}_i &= B_i (f_i(\vec{S}_k) - c_i - D_1), \\ \dot{S}_j &= D(S_{0j} - S_j) - \sum_l L_{jl}(\vec{S}_k) B_l,\end{aligned}$$

где B_i — биомасса i -го вида; S_j — концентрация j -го субстрата; S_{0j} — концентрация j -го субстрата во входной жидкости; $f_i(\vec{S}_k)$ — удельная скорость роста i -го вида; c_i — его удельная смертность; $L_{jl}(\vec{S}_k)$ — выедание j -го субстрата l -м видом бактерий; D — проточность по субстрату; D_1 — проточность по биомассе (если бактерии развиваются в объеме, то $D_1 = D$, если на стенках, то $D_1 = 0$).

Подобные уравнения записывались разными авторами [2], однако при этом обычно не упоминалось важное ограничение: эти уравнения справедливы лишь для небольших B_i , когда отдельные виды не мешают расти друг другу. При высоких B_i уравнения нужно модифицировать: в них должен быть учтен конкретный механизм, за счет которого бактерии будут негативно влиять друг на друга. Эти механизмы могут быть различными, в частности а) искусственное ограничение на суммарную биомассу (турбидостатный режим культивирования [6]); б) недостаток места на поверхности стенки; в) рециркуляция биомассы в аэротенках [14]; г) конкуренция за кислород; д) наличие потребителя, питающегося всеми видами бактерий [13]; е) взаимотравление экзометаболитами.

Нетрудно показать, что в случаях "а–д" при росте концентрации субстратов в поступающей жидкости будет наблюдаться уменьшение количества видов; в конечном итоге обычно (хотя и не всегда) в системе остается единственный вид. Доказательства этих утверждений для различных случаев можно найти в работах В.А. Вавилина с соавт. [2], [3], [13], [14].

Какие же свойства влияют на возможность сохранения того или иного вида при высоких концентрациях субстрата. Очевидно, что такими свойствами являются, во-первых, высокая максимальная скорость роста μ_0 и, во-вторых, наличие узких приспособлений, препятствующих негативному влиянию со стороны других видов (способность очень крепко прикрепляться к стенке, анаэробность, невыедаемость и т.д.).

В ряде случаев, при сколь угодно высоких S_{0j} теоретически возможно сохранение двух видов с различными адаптивными стратегиями. Так, при возможности возникновения конкуренции за кислород в случае больших S_{0j} могут сосуществовать два вида: быстрорастущий аэробный и медленно растущий анаэробный. Рост первого вида будет ограничиваться недостатком кислорода, второго — недостатком субстрата.

В случаях "а–в" сосуществование двух видов невозможно, но в зависимости от конкретного распределения параметров победителем может оказаться либо быстрорастущий вид, либо вид, способный в наибольшей степени противостоять тому или иному механизму удаления из системы (например, сильнее других прикрепленный к стенкам).

Важным показателем состояния той или иной экологической системы

является скорость оборота биомассы, равная

$$v = \sum_i R_i / \sum_i B_i,$$

где R_i — скорость роста i -го вида; B_i — биомасса i -го вида (в стационарных условиях).

Зависимость скорости оборота биомассы от S_{0j} является неоднозначной. Если в системе отсутствуют виды, обладающие узкой адаптацией к конкретному механизму ограничения роста при высоких биомассах, то рост S_{0j} ведет к возрастанию скоростей оборота; в противном случае, скорости оборота могут начать снижаться.

С точки зрения анализа особенностей самоочищения следует отметить, что обеднение бактериального сообщества при высоких S_{0j} будет вести к тому, что часть органических компонентов перестанет подвергаться бактериальному распаду. При этом в системе будут накапливаться трудноразложимые фракции органического вещества. Когда S_{0j} станут очень высокими, начнут накапливаться и некоторые легкоразложимые фракции.

Таким образом, можно думать, что с ростом количества органического вещества, поступающего в экосистему, меняется спектр разлагающихся органических веществ. Аналогичная ситуация будет наблюдаться и при эвтрофировании водоемов. Этот вопрос был подробно рассмотрен в нашей работе [13].

Водорослевые системы с экзометаболитной регуляцией

Одним из наиболее принципиальных вопросов в экологии фитопланктонных сообществ является вопрос о механизмах, обуславливающих видовое разнообразие. Широко известен "парадокс планктона", заключающийся в том, что число видов, одновременно сосуществующих в водоемах невысокой трофности, значительно превосходит число видов, предсказываемое "принципом конкурентного исключения" [7]. Парадокс планктона объясняется различным образом [11], [12], при этом может быть, в частности, использована "экзометаболитная" гипотеза, согласно которой виды водорослей выделяют химические вещества, стимулирующие рост одних видов и подавляющие рост других [8], [10]. Разнообразие видов будет в этом случае определяться разнообразием экзометаболитов.

Соответствующая математическая модель может быть записана в виде

$$B_i = B_i (f_i(P, \vec{H}_k) - c_i - D),$$

$$H_j = \sum_i g_{ji}(B_i, f_i(P, \vec{H}_k), \vec{H}_k) - u(H_j) - DH_j,$$

$$P = D(P_0 - P) - \gamma \sum_i B_i (f_i(P, \vec{H}_k) - c_i),$$

где B_i — биомасса i -го вида бактерий; H_j — концентрация j -го метаболита; P — концентрация минерального фосфора; $g_{ji}(B_i, f_i(P, \vec{H}_k), \vec{H}_k)$ — скорость выделения метаболита водорослями, $u(H_j)$ — скорость разложения метаболита, $f_i(P, \vec{H}_k)$ — удельная скорость роста i -го вида; P_0 — фосфор в поступающей жидкости; γ — содержание фосфора в единице биомассы.

Назовем i -й вид водорослей "сообщество-образующим", если он выделяет экзометаболит H_j , стимулирующий рост какого-либо другого вида;

назовем i -й вид "сообщество-разрушающим", если он выделяет экзометаболит H_j , причем при росте B_i неограниченно растет $g_{ji}(B_i, f_i(P, \vec{H}_k), \vec{H}_k)$; при больших концентрациях экзометаболит H_j подавляет рост всех водорослей, кроме i -го; при больших H_j заведомо выполняется $f_i(P, \vec{H}_k) < c_i$ для любого вида, кроме i -го.

Нетрудно показать, что при больших P_0 стационарное решение (особая точка), в которой остается только один "сообщество-разрушающий" вид, будет устойчивой. При этом "сообщество-разрушающий" вид будет подавлять развитие всех остальных видов с помощью своего экзометаболита. Такая ситуация наблюдается, в частности, при цветении синезеленых водорослей [4].

Если в системе имеется несколько "сообщество-разрушающих" видов, то в зависимости от начальных условий может закрепиться один из них. Сосуществование нескольких "сообщество-разрушающих" видов невозможно. Ярким примером является антагонизм таких двух важнейших возбудителей цветения, как *Microcystis aeruginosa* и *Aphanisomenon flos-aquae* [4].

Исходя из общебиологических соображений, можно думать, что эволюция идет не путем подстраивания экзометаболита под стимулируемый вид, а путем подстраивания стимулируемого вида под чужой экзометаболит. Эволюционирует не выделяющий экзометаболит вид водорослей, а вид, рост которого стимулируется этим экзометаболитом. Поэтому с течением времени можно ожидать превращения сообщество-разрушающего вида с сообщество-образующий за счет эволюции других видов. Кажется верным, что сообщество разрушают преимущественно "виды-вселенцы", исторически не типичные для данной местности или для данного биотопа. Фактором, благоприятствующим вселению таких видов, может быть высокая трофность водоема.

Принципы моделирования водорослевых сообществ с экзометаболитной регуляцией весьма близки к подходам, разработанным М. Эйгеном [5] для анализа взаимодействия носителей наследственной информации и кодируемых ими катализаторов в предбиологической эволюции.

Упрощение двузвенных экосистем

При увеличении количества субстрата, поступающего в экосистему, может уменьшаться не только количество видов на одном трофическом уровне, но и число самих этих уровней. Это связано с тем, что при больших биомассах нижний трофический уровень будет оказывать негативное влияние на верхний. Это воздействие может быть обусловлено а) искусственным ограничением на суммарную биомассу (турбидо); б) статным режимом культивирования [6]; в) недостатком места на поверхности стенки; г) рециркуляцией биомассы в аэротенках [14]; д) конкуренцией за кислород; е) наличием общего потребителя; ж) отравлением верхнего уровня экзометаболитами нижнего уровня.

В одной из наших работ подробно рассмотрен случай "г", когда наряду с отношениями хищник-жертва в системе наблюдается конкуренция за кислород. Как показывают результаты моделирования, при большом количестве поступающего субстрата в системе могут существовать два устойчивых режима:

— режим, при котором хищник удерживает биомассу жертвы на низком уровне;

— режим, при котором жертва, размножаясь, создает недостаток кислорода, что приводит к гибели хищника.

В рассматриваемой системе может наблюдаться своеобразный "эффект адаптации" к поступлению субстрата. При резком возрастании поступления субстрата в экосистему, сформировавшуюся на фоне малых количеств субстрата, хищник не может сдерживать рост численности жертвы и будет ею вытеснен. Если экосистема сформировалась на фоне несколько большего количества субстрата, то хищник удержит численность жертвы на низком уровне и дефицита кислорода не возникнет. Однако сильное падение численности хищника и жертвы в зимний период будет способствовать вытеснению хищника из системы.

Выводы, полученные для системы с дефицитом кислорода, можно распространить и на другие случаи (а, б, в, д, е). Некоторые тонкости возникают при отравлении хищника водорослевым токсином (случай "е"). Учет конкуренции токсичной и нетоксичной форм водорослей может привести к низкочастотным (период порядка нескольких сотен суток) колебаниям, обусловленным микроразвитием процессами.

В случае, если хищник способен питаться не только жертвой, но и субстратом, рост поступления субстрата может привести к полному вытеснению жертвы и переходу хищника на подножный корм. Этот эффект не связан с причинами, перечисленными в "а-е" и объясняется сочетанием выедания и обусловленной наличием альтернативной пищи независимостью хищника от убыли численности жертвы. Учет механизмов, перечисленных в "а-е" приведет к наличию двух устойчивых режимов: режим жертва-субстрат и режим хищник-субстрат. При медленном возрастании скорости поступления субстрата в систему более вероятно сохранение в системе хищника, при быстром — жертвы.

Таким образом, при росте количества субстрата, поступающего в экосистему, последняя будет упрощаться. Несмотря на многообразие механизмов, обеспечивающих упрощение экосистемы, общий характер этих изменений будет сходным.

Л и т е р а т у р а

1. Беляева М.А., Гюнтер Л.И. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1969, № 7, С. 98—103.
2. Вавилин В.А. Время оборота биомассы и деструкция органического вещества в системах биологической очистки. М.: Наука, 1986. 143 с.
3. Вавилин В.А., Васильев В.Б. // ДАН СССР. 1982. Т. 267, № 4, С. 1012—1016.
4. Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наук. думка, 1972. 203 с.
5. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973. 216 с.
6. Bryson V. // Science. 1952. Vol. 116. P. 48—52.
7. Hutchinson G.E. // Amer. Natur. 1961. Vol. 95, N 982. P. 137—145.
8. Keating K.J. // Science. 1977. Vol. 196, N 4292. P. 885—887.
9. Klotz R.L., Cain J.R., Trainor F.R. // J. Phycol. 1976. Vol. 12, N 4. P. 363—368.
10. Maestrini S.Y., Bonin D.J. // Canad. Bull. Fish. and Aquat. Sci. 1981. N 210. P. 323—338.

11. Petersen R. // Amer. Natur. 1975. Vol. 109, N 965. P. 35—49.
12. Sommer U. // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 3. P. 633—636.
13. Vavilin V.A., Bagotskiy S.V. // Sov.-Finn. symp. of water res., Moscow, 10—14 Nov. 1968. Moscow, 1987.
14. Vavilin V.A., Vasilev V.B. // Biotechnol. and Bioeng. 1983. Vol. 25, N 6. P. 1521—1538.
15. Yount J.L. // Limnol. and Oceanogr. 1965. Vol. 1. P. 285—296.

УДК 519.95

Экстремальные свойства и эволюционная оптимальность в модели биологического сообщества, учитывающей энергетику жизнедеятельности

В.П. Пасеков, Л.Л. Овсянников

Вычислительный центр АН СССР

Введение

Рассмотрим модель двухвидового биологического сообщества, в котором увеличение численности (N) первого вида отрицательно сказывается на численности (R) второго, а обратное влияние имеет противоположный (стимулирующий) характер (минус-плюс взаимодействие [8]). Сообщества данного типа включают системы хищник-жертва, паразит-хозяин и потребитель-ресурс. Наиболее распространенные модели таких сообществ схематически описывают динамику численностей видов с помощью обыкновенных дифференциальных уравнений, пренебрегая (возможными) половыми и возрастными различиями. Соответствующее фазовое пространство двумерно — состояние сообщества описывается численностями двух видов (N, R).

Попытка обобщить модели этого рода, учитывая энергетику жизнедеятельности особей первого вида на основе анализа динамики веса организма дана нами ранее [7] (см. также [12]). Соотношение получаемой и затрачиваемой в процессе жизнедеятельности энергии приводит к изменению биомассы всего вида (B), которое, в свою очередь, влияет на скорость прироста (например, с уменьшением биомассы и истощенностью особей прирост падает). Такого рода обобщения можно описать системой вида

$$dN/dt = F[g(N, B), R, \vec{\alpha}] N, \quad dB/dt = G[g(N, B), R, \vec{\alpha}], \quad (1)$$

$$dR/dt = H(N, B, R, \vec{\alpha})$$

с трехмерным фазовым пространством (N, B, R).

Здесь мы предполагаем, что интенсивность роста первого вида равна произведению удельной скорости F на численность N . Величина удельной скорости прироста F обусловлена степенью "энергетической сбалансированности" особей, характеризуемой функцией $g(N, B)$, через которую происходит и регуляция изменений биомассы. Например, такой характе-

ристической энергетической сбалансированности может служить средняя биомасса особи $P = B/N$: при дефиците получаемой энергии она уменьшается, приводя в конце концов к падению удельной скорости прироста. Очевидно, если в сообществе нет первого вида, то, предполагая отсутствие притока особей извне, его численность и биомасса будут оставаться нулевыми при любом значении R , откуда следует, что $\partial G[g(0,0), R, \vec{\alpha}] / \partial R \equiv 0$. Динамика плотности R "подавляемого" вида определяется функцией H , зависящей от, вообще говоря, всего состояния сообщества.

Свойства фигурирующих в (1) функций F, G, H зависят от параметров $\vec{\alpha}$, которые входят в правые части системы (1). Следуя более подробному описанию первого вида, будем интерпретировать значения параметров $\vec{\alpha}$ как значения жизненно важных признаков особей этого вида. Задавая явный вид функций F, G, H , можно исследовать качественные и количественные свойства динамики (1) в зависимости от $\vec{\alpha}$ [7]. Однако в данной работе нас будет интересовать не характер решений (1), а эволюционные аспекты неоднородности (по значениям параметров) особей первого вида, не требующие явного знания правых частей (1).

Модель конкуренции популяций с различными параметрами особей

Рассмотрим простейший случай неоднородности особей первого вида — его подразделенности на нескрещивающиеся популяции носителей различных значений признаков (вектора параметров $\vec{\alpha}$). Численность i -й популяции обозначим через N_i , ее биомассу — через B_i , соответствующий вектор параметров — через $\vec{\alpha}_i$. Предположение об отсутствии скрещивания может быть оправдано гаплоидностью вида, географическими или этологическими барьерами между популяциями и пр. Соответствующими уравнениями динамики будут

$$dN_i/dt = F[g(N_i, B_i), R, \vec{\alpha}_i] N_i, \quad dB_i/dt = G[g(N_i, B_i), R, \vec{\alpha}_i], \quad i = 1, n, \quad (2)$$

$$dR/dt = H(\vec{N}, \vec{B}, R, \vec{\alpha}_1, \dots, \vec{\alpha}_n),$$

где $\vec{N}$ и $\vec{B}$ — векторы численностей популяций и их биомасс соответственно, функция H совпадает с H в (1), если $n = 1$. Здесь мы предполагаем, что конкуренция между популяциями осуществляется опосредованно через "выедание" подавляемого вида, а динамика биомасс и численностей популяций по-прежнему регулируется характеристикой энергетической сбалансированности их особей g . Для модели конкуренции справедливо уравнение (2).

Утверждение 1. А) В равновесии системы (2) с ненулевой численностью первого вида "типична" ситуация, когда этот вид представлен лишь одной популяцией. Б) Если существует асимптотически устойчивое невырожденное равновесие (2) указанного типа, то в нем максимум удельной скорости прироста популяций достигается у популяции, представленной в данном равновесии с ненулевой численностью.

Доказательство. А) Пусть существует равновесие (2), в котором присутствуют $m \leq n$ популяций (для определенности первых по нумерации).

В силу равновесности их численностей выполняются равенства

$$F[g(\hat{N}_1, \hat{B}_1), \hat{R}, \vec{\alpha}_1] = \dots = F[g(N_m, B_m), R, \vec{\alpha}_m] = 0, \quad (3)$$

символ " $\wedge$ " относится к равновесным значениям. Рассмотрим уравнение равновесия по биомассе

$$G[g(N, B), R, \vec{\alpha}] = 0. \quad (4)$$

Здесь мы сделаем естественное с биологической точки зрения допущение о существовании зависящего от R и $\vec{\alpha}$ равновесного значения характеристики энергетической сбалансированности g . Формально этому соответствует требование $\partial F/\partial g \neq 0$ (случай $\partial F/\partial g = 0$ негрубый), откуда по теореме о неявной функции (4) разрешимо относительно g как функции R и

$\vec{\alpha}$: $g = \overset{\text{def}}{\hat{g}}(R, \vec{\alpha})$. Подставляя $\hat{g}$ в (3) видим, что F зависит лишь от $\vec{\alpha}$ (R одно и то же при всех значениях $\vec{\alpha}_i$) и равно нулю при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}_i, i = 1, m$. Мера множества значений $\vec{\alpha}$, на котором функция F принимает одно и то же (нулевое) значение, равна нулю. Поэтому, пренебрегая возможностью попадания в такую "нетипичную" ситуацию, когда все $\vec{\alpha}_i$ принадлежат данному множеству, можно сказать, что равенства (3) при $m > 1$ не выполняются (при $m = 1$ равенства можно достичь, например, за счет выбора R). Значит, в равновесии имеется лишь одна популяция с ненулевой численностью.

Заметим, что рассмотренный случай согласуется с принципом конкурентного исключения Гаузе.

Б) Теперь ограничимся анализом невырожденных равновесий, в которых численность только одной из популяций положительна. При исследовании устойчивости равновесия удобно расположить переменные следующим образом: сначала нулевые численности популяций N_i , затем их биомассы $B_i (i = 1, n - 1)$ и, наконец, $N_n (\neq 0)$, B_n и R . Данным трем группам переменных соответствует разбиение матрицы линеаризации системы (2) на блоки $B_{ij}, i, j = 1, 3$. Вычисления показывают, что блочная структура этой матрицы имеет вид

$$\begin{bmatrix} D(F) & 0 & 0 \\ * & D(G') & 0 \\ * & * & B_{33} \end{bmatrix}. \quad (5)$$

Здесь $D(\cdot)$ — диагональная матрица с элементами вектора $(\cdot)$ на диагонали, F, G' — векторы с координатами $\{F_i = F[g(0,0), \hat{R}, \vec{\alpha}_i]\}$ и $\{\partial G[g(0,0), R, \vec{\alpha}_i] / \partial B_i\}$ соответственно звездочкой обозначены блоки, значения которых не влияют на собственные числа (5), блок B_{33} равен матрице линеаризации системы (1) в точке $(\hat{N}_n, \hat{B}_n, \hat{R})$ при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}_n$. Напомним, что в (5) блок B_{23} равен нулю, так как $\partial G[g(0,0), R, \vec{\alpha}] / \partial R \equiv 0$, ибо при любых $\vec{\alpha}, R$ $G[g(0,0), R, \vec{\alpha}]$ равно нулю.

Очевидно, удельные скорости $F_i, i = 1, n - 1$ являются собственными числами матрицы линеаризации (5), и они отрицательны в силу асимптотической устойчивости рассматриваемого равновесия. Так как из условия равновесности следует, что удельная скорость прироста присутствующей популяции $F[g(N_n, B_n), \hat{R}, \vec{\alpha}_n]$ равна нулю, то максимум удельной ско-

рости прироста среди всех популяций приходится именно на нее. Доказательство закончено.

Замечание. Из (5) видно, что если равновесие (2) невырождено (и асимптотически устойчиво), то то же самое можно сказать про соответствующее равновесие (1), которому отвечает блок B_{33} в (5).

Определение. Назовем значение вектора параметров $\vec{\alpha}^*$ локально эволюционно оптимальным, если популяция носителей этих параметров "выигрывает" при конкуренции с внедряющимися носителями любых других параметров из некоторой окрестности $\vec{\alpha}^*$. Формально это требование означает существование невырожденного равновесия, в котором присутствует лишь популяция носителей $\vec{\alpha}^*$, и его асимптотическую устойчивость к возмущениям носителями любых других параметров (достаточно близких к $\vec{\alpha}^*$ в допустимой области изменений) параметров.

Замечание. Данное определение близко к определению эволюционно устойчивой стратегии [16] и несколько отличается от условия эволюционной оптимальности, данного в [12].

Отметим, что, при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ возможны множественные равновесия и условия локальной оптимальности не обязательно выполнены всюду. Поэтому далее предполагается, что выбор "нужного" равновесия сделан.

Утверждение 2. Если $\vec{\alpha}^*$ — локально эволюционно оптимальное значение параметров, то существует такая окрестность U точки $\vec{\alpha}^*$ в области допустимых значений $\vec{\alpha}$, что

$$\max_{\vec{\alpha} \in U} F[\hat{g}(\hat{R}^*, \vec{\alpha}), \hat{R}^*, \vec{\alpha}] = F[\hat{g}(\hat{R}^*, \vec{\alpha}^*), \hat{R}^*, \vec{\alpha}^*] = 0, \quad (6)$$

т. е. при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ у функции удельного прироста F в (6) достигается локальный максимум по $\vec{\alpha}$. Здесь $\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha})$ неявно определяется уравнением равновесия по биомассе (4), а $\hat{R}^*$ — равновесное значение R в системе (1) при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$.

Доказательство. По определению эволюционной оптимальности равновесие системы (2) с $\vec{\alpha}_n = \vec{\alpha}^*$ и $n = 2$ невырождено и асимптотически устойчиво. Поэтому согласно утверждению 1

$$\begin{aligned} F[g(\hat{N}_1, \hat{B}_1), \hat{R}, \vec{\alpha}_1] &< F[g(\hat{N}_2, \hat{B}_2), \hat{R}, \vec{\alpha}_2], \\ G[g(\hat{N}_i, \hat{B}_i), \hat{R}, \vec{\alpha}] &= 0, i = 1, 2, \end{aligned} \quad (7)$$

где, очевидно, $\hat{R}$ — равновесное значение $\hat{R}$ в (1) при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}_2$. В (7) можно выразить g из (4) как $\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha})$, как при доказательстве утверждения 1, подставить $\hat{g}$ в F , получив в итоге

$$F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}_1), \hat{R}, \vec{\alpha}_1] < F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}_2), \hat{R}, \vec{\alpha}_2].$$

Поскольку $\vec{\alpha}_1$ можно выбрать произвольно (в некоторой окрестности $\vec{\alpha}_2$) согласно определению локальной эволюционной оптимальности, то при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}_2 (= \vec{\alpha}^*)$ достигается локальный максимум F , т. е. выполняется (6). Доказательство закончено.

Следствие. Пользуясь результатом утверждения 2, можно предложить алгоритм поиска "подозрительных" на локально эволюционную оптимальность параметров.

1. Рассмотрим какое-либо невырожденное равновесие системы (1) при некотором $\vec{\alpha}$. По теореме о неявных функциях из уравнений, которым оно удовлетворяет, находим равновесное значение R как функцию $\hat{R}(\vec{\alpha})$.

2. Из уравнения (4) находим $\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha})$ и, подставляя $\hat{g}$ в F , получаем функцию $F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}]$.

3. Согласно (6) у этой функции в точке $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ достигается (при фиксированном $R = \hat{R}(\vec{\alpha})$) локальный максимум. Необходимым условием (внутреннего) экстремума F является равенство нулю вектора производных D_{α} функции F по координатам $\vec{\alpha}$

$$D_{\alpha} F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}] |_{R=\hat{R}(\vec{\alpha})} = 0.$$

При этом достаточным условием локального максимума будет отрицательная определенность матрицы вторых производных $D_{\alpha}^2 F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}] |_{R=\hat{R}(\vec{\alpha})}$. Условия на производные обеспечивают локальный максимум F , а выбор $R = \hat{R}(\vec{\alpha})$ гарантирует равенство этого максимума нулю, т. е. выполнение (6).

Если "подозрительная" точка находится на границе области допустимых значений $\vec{\alpha}$, то приведенные выше требования относятся к "внутренним" координатам $\vec{\alpha}$, а для граничных производные по направлениям координатных осей внутри области должны быть отрицательны.

Заметим, что до сих пор мы в сущности не пользовались тем условием, что виды рассматриваемого сообщества взаимодействуют по типу минус-плюс. Для двумерной модели это означает, что удельная скорость прироста F увеличивается с ростом R , т. е. $\partial F / \partial R > 0$. Двумерную модель можно, в частности, рассматривать как редукцию трехмерной (1) в результате быстрой стабилизации "энергетической сбалансированности" особей [7], когда $F = F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}]$. Значит разумное обобщение двумерной модели минус-плюс взаимодействий на трехмерную типа (1) означает, что $\partial F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}] / \partial R > 0$.

Утверждение 3. Если $\vec{\alpha}^*$ — локально эволюционно оптимальное значение параметров и $\partial F[\hat{g}(\hat{R}, \vec{\alpha}), \hat{R}, \vec{\alpha}] / \partial R > 0$, где $\hat{g}$ неявно определяется из уравнения (4), то функция $\hat{R}(\vec{\alpha})$ равновесных значений R в зависимости от параметров имеет в точке $\vec{\alpha}^*$ локальный минимум.

Доказательство. Согласно утверждению 2 функция $F[\hat{g}(\hat{R}^*, \vec{\alpha}), \hat{R}^*, \vec{\alpha}] \text{DEF } F(\hat{R}^*, \vec{\alpha})$ достигает при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ локального максимума по $\vec{\alpha}$, равного нулю. Ограничимся случаем структурно устойчивого (невырожденного) максимума. В силу невырожденности (1) при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ по теореме о неявных функциях в окрестности $\vec{\alpha}^*$ существуют равновесные значения $\hat{N}(\vec{\alpha})$, $\hat{B}(\vec{\alpha})$, $\hat{R}(\vec{\alpha})$. Подставляя $\hat{R}(\vec{\alpha})$ в $F(R, \vec{\alpha}) = 0$ и дифференцируя по координатам $\vec{\alpha}$, получаем

$$[(\partial F(R, \vec{\alpha}) / \partial R) D \hat{R}(\vec{\alpha}) + D_{\alpha} F(R, \vec{\alpha})] |_{R=\hat{R}(\vec{\alpha}^*)} = 0.$$

Отсюда для векторов производных D_{α} по координатам $\vec{\alpha}$ имеем

$$D \hat{R}(\vec{\alpha}) = - [\partial F(R, \vec{\alpha}) / \partial R]^{-1} D_{\alpha} F(R, \vec{\alpha}) |_{R=\hat{R}(\vec{\alpha})}. \quad (8)$$

Таким образом, первые производные $\hat{R}$ и F по координатам $\vec{\alpha}$ отличаются отрицательным множителем $-\partial F / \partial R$. В частности, при $\vec{\alpha} = \vec{\alpha}^*$ производ-

ные $\hat{R}$ обращаются в нуль одновременно с производными F . В этой ситуации для матриц вторых производных D_{α}^2 имеем

$$D^2 \hat{R}(\bar{\alpha})|_{\bar{\alpha}=\bar{\alpha}^*} = -|\partial F(R, \bar{\alpha})/\partial R|^{-1} D_{\alpha}^2 F(R, \bar{\alpha})|_{R=\hat{R}(\bar{\alpha}), \bar{\alpha}=\bar{\alpha}^*} \quad (9)$$

Значит отрицательной определенности матрицы $D_{\alpha}^2 F$ соответствует положительная определенность матрицы $D^2 \hat{R}$ согласно знаку сомножителя $-\partial F/\partial R$ в (9). Поскольку при $\bar{\alpha} = \bar{\alpha}^*$ (утверждение 2) uF локальный максимум, у $\hat{R}$ здесь будет локальный минимум (по "внутренним" координатам $\bar{\alpha}$ вектор $D\hat{R}$ равен нулю, а матрица $D^2 R$ положительно определена; для граничных координат производные по направлениям осей, не выходящим из области допустимых значений $\bar{\alpha}$, положительны). Доказательство закончено.

Следствие. Из (8)–(9) и утверждения 2 вытекает, что точки, "подозрительные" на локально эволюционную оптимальность можно искать среди точек минимума равновесного значения ресурса как функции параметров.

Выбор конкретных уравнений динамики. Иллюстративные примеры

Выявленные экстремальные свойства устойчивых равновесий близки к соответствующим результатам по принципам эволюционной оптимизации в исследовании многовидовых сообществ [9, 15], в том числе и при учете генетической структуры [14]. Они могут быть полезны и в прикладном плане для прогнозирования реакций сообщества на антропогенные воздействия, для предсказания результатов конкуренции, для определения эволюционно оптимальных значений признаков видов, выявления возможных устойчивых равновесных состояний и т.д.

В настоящем разделе мы попытаемся конкретизировать модель (1) путем выбора биологически оправданных функциональных зависимостей, соответствующих правым частям задающих модель дифференциальных уравнений. Мы не будем стараться достичь "портретного" сходства для какого-либо конкретного объекта (в таком случае лучше использовать имитационные модели), но будет добиваться максимального упрощения модели, включая лишь основные закономерности, выраженные в наиболее простом виде. На этом пути следует остановиться у предела, за которым теряются "полуколичественные" и качественные свойства реальных биологических сообществ.

Начнем с выбора характеристики энергетической сбалансированности особей $g(N, B)$. В качестве такой характеристики возьмем среднюю биомассу (далее будем называть ее весом) особи $P = B/N$ и сделаем замену переменных, перейдя к фазовому пространству (N, P, R) . Эта замена не определена при N , равном нулю. Напомним, однако, что проверка условий локальной эволюционной оптимальности производится при $N \neq 0$, что позволяет проводить количественный анализ конкретных моделей в терминах веса. В то же время полученные выше качественные выводы (скажем, о результатах конкуренции) не предполагают ограничений на численности, и их можно использовать при интерпретации найденных эволюционно оптимальных параметров.

Теперь перейдем к уравнению динамики численности первого вида. Интенсивность его роста определяется плодовитостью и смертностью особей. Мы предполагаем, что удельная скорость прироста равна разности плодовитости f и смертности d . Последняя зависит от веса, и мы примем следующую простую форму этой зависимости: $d = (D/P)^{\delta}$. С увеличением веса смертность падает, а с ростом истощенности — возрастает. Поскольку модель ориентирована на анализ природных популяций, живущих, как правило, в условиях дефицита пищи, возможностью отрицательного влияния избыточного веса пренебрегаем. Таким образом, большая численность N и/или дефицит ресурса R оказывают регулирующее действие на удельную скорость прироста через средний вес особей, отражающий степень их энергетической сбалансированности.

Энергетический баланс сказывается на весе через следующие основные потоки энергии: поступление энергии с потребляемым ресурсом R , траты энергии на поддержание нормального функционирования организма, энергозатраты на воспроизводство потомства. Сделаем ряд упрощающих допущений. Положим, что интенсивность увеличения веса из-за потребления ресурса равна $cV(R) - q$, где коэффициент c отражает калорийность и степень усвоения ресурса, $V(R)$ — количество ресурса, добываемое особью в единицу времени (трофическая функция); q отражает затраты на добычу ресурса. Потери веса в результате энергетических трат на нормальное функционирование организма определяются членом $a_0 P^{\gamma}$, а в результате воспроизводства с плодовитостью f — членом $a_L f$.

Динамика ресурса определяется его естественным приростом Q и убылью за счет уничтожения потребителем с трофической функцией $V(R)$. Одной из простейших форм трофической функции с насыщением является функция вида $aR/(b + R)$, которой мы и будем пользоваться далее.

В результате получаем систему уравнений, описывающих динамику двухвидового сообщества с учетом энергетики жизнедеятельности [7]

$$\begin{aligned} dN/dt &= [f - d(P)]N, \quad dP/dt = cV(R) - q - a_0 P^{\gamma} - a_L f, \\ dR/dt &= Q - V(R)N, \end{aligned} \quad (10)$$

где $d(P) = (D/P)^{\delta}$, $V(R) = aR/(b + R)$.

Свойства этой модели были изучены нами в [7], предполагая динамику веса быстрой и используя теорему Тихонова. В настоящем сообщении мы хотим показать, что даже упрощенная модель (10) позволяет делать некоторые количественные оценки равновесного состояния сообщества, соответствующего эволюционно оптимальным параметрам.

Для иллюстрации этого подхода мы использовали данные по природным популяциям лосей и кабанов. В качестве анализируемого параметра мы выбрали плодовитость. Расчеты оптимальной плодовитости и среднего равновесного веса взрослых особей для популяции лосей были сделаны на основании изучения литературных данных по калорийности тела взрослых особей [3], их физиологическим характеристикам [10], калорийности рациона лосей [2, 11]. Полные данные и соответствующие расчеты публикуются отдельно. Здесь мы лишь приведем окончательные результаты. Величина эволюционно оптимальной плодовитости самки лоса оказалась равной 0,48 детеныша в год, тогда как средняя плодовитость самки лоса в

природной популяции, по данным [13], составляют в среднем 0,78 детеныша в год. Величина среднего веса лося найденная на основании нашего подхода при эволюционно оптимальном значении плодовитости, оказалась в равновесии равной 349 кг. Среднее нормальное значение веса тела самки лося, по данным [4], составляет около 380 кг. Таким образом, грубое соответствие между аналитическими и экспериментальными результатами налицо.

Кроме этого, мы прилагали модель (10) к анализу данных по природным популяциям кабанов. Данным по калорийности тела взрослых особей брались из [1], физиологические характеристики из [10], данные по рационам и по калорийности из [6, 11]. Найденное аналитически значение оптимальной плодовитости самки кабана оказалось равным 5,1 детеныша в год, тогда как наблюдение над природными популяциями дают значение 6,2 детеныша в год [5]. Соответствующие значения для веса тела в равновесном состоянии оказались равными 72 и 80–90 кг [5].

Эти в основном иллюстративные примеры показывают перспективность развиваемого в настоящем сообщении направления для анализа природных сообществ. Многим, вероятно, сразу видны пути модификации упрощенной модели (10) для более верного описания конкретных сообществ. Такого рода модификации позволяют достичь более точного соответствия между аналитическими результатами и натурными наблюдениями. В то же время выводы об экстремальных свойствах в биосистемах рассматриваемого типа имеют общий характер.

Л и т е р а т у р а

1. Белоносов В.М. Мясо дикого кабана: Автореф. дис. ... канд.вет.наук. Саратов, 1967.
2. Динесман Л.Г., Шмальгаузен В.Н.//Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Вып. 3. С. 216–220.
3. Житенко П.В.//Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Вып. 3. С. 105–129.
4. Кнорре Е.П.//Тр. Печоро-Илыч. заповедника. 1959. Вып. 7. С. 5–122.
5. Козло П.Г. Дикий кабан. Минск: Колос, 1975. 223 с.
6. Лебедева Л.С.//Учен.зап. Моск. пед. ин-та им. Потемкина. 1956. Т. 61, № 4–5. С. 5–94.
7. Овсянников Л.Л., Свирижев Ю.М.//Журн. общ. биологии. 1983. Т. 14. № 5. С.621–626.
8. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 693 с.
9. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 280 с.
10. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. шк., 1971. 217 с.
11. Томме Н.Ф. Перевариваемость кормов. М.: Колос, 1970. 406 с.
12. Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров Н.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 255 с.
13. Язан Ю.П.//Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964. Вып. 1. С. 101–113.
14. Ginzburg L.R.//J. Math. Biol. 1977. Vol. 5, N 1. P. 33–41.
15. Hastings A.//J. Theor. Biol. 1978. Vol. 75, N 4. P. 519–525.
16. Maynard Smith J.//Ibid. 1974. Vol. 47, N 1. P. 209–211.

УДК 577.3+575.3

Информационная модель адаптации

В.М. Кошкин, Ю.Р. Забродский

Харьковский политехнический институт

Многочисленные работы по исследованию кинетики обучения показывают идентичность характера зависимости числа неудачных попыток от номера успеха в решении задачи методом проб и ошибок для самых разных обучающихся живых систем. Например, в работах А.П. Крапивного [1] птицам предъявлялась следующая задача. В стеклянной пробирке помещено зерно, к последнему прикреплена нитка, выходящая за пределы пробирки. Стремясь достать зерно, птица клюет пробирку и после определенного количества неудачных попыток получить зернышко тем или иным образом выдерживает зерно за нитку. Тут же птице предъявляется такая же пробирка с зерном. Подсчитывается число неудачных попыток n и строится зависимость $n(k)$, где k — номер предъявления (номер успеха). На рис. 1 приведен характерный вид такой экспериментальной зависимости.

В данном сообщении сделана попытка теоретического описания процесса обучения, представляющего собою экологический пример адаптации обучающейся системы (особи, индивидуума) к новому стереотипу поведения.

При обучении открытая система приобретает некоторое количество информации, что, вообще говоря, определяет возможность рассмотрения процесса в рамках термодинамики [2]. Будем полагать, что каждая попытка решения сопровождается неким тепловым эффектом (связанным, например, с осуществлением одного удара клювом по пробирке). Тогда можно утверждать, что приращение энтропии в k -м эксперименте

$$\Delta S(k) \sim n(k). \quad (1)$$

Естественно полагать, что количество информации, приобретенной и зафиксированной системой в k -м предъявлении, пропорционально уменьшению числа неудачных попыток, так что

$$\Delta J' \sim n(k) - n(k+1) \approx -dn/dk. \quad (2)$$

В соответствии с неравенством Бриллюэна $\Delta S > \Delta J'$ энтропийная плата ΔS за приобретение некоторого количества информации $\Delta J'$ превышает последнюю. В этом смысле можно ввести "коэффициент полезного действия" α информационной системы, выражающий отношение создаваемой в системе информации к тепловым затратам, которые связаны с актом получения информации и ее записи. Отметим вслед за Харкевичем [3], что апостериорное определение (2) количества приобретенной информации фиксирует именно и только ценную для системы информацию. В процессе решения задачи (адаптации) часть созданной информации $\Delta J''$, сопровождающаяся производством энтропии, теряется, например, за счет тепловых шумов в системе, принципиально неустранимых при температуре, отличной от ОК (см., например [4]). Учтя к.п.д. и указанные потери информации,

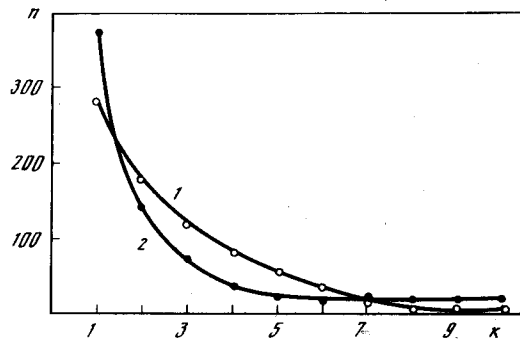


Рис. 1. Экспериментальная зависимость $n(k)$ для двух видов птиц [1]
1 — чижи; 2 — волнистые попугаи

неравенство Бриллюэна может быть записано в виде уравнения

$$\Delta J' + \Delta J'' = \alpha S, \quad (3)$$

где $\Delta J''$ — количество информации, созданной, но не зафиксированной системой из-за тепловых шумов в ней.

Для того чтобы с помощью (3) проанализировать кинетику обучения, необходимо конкретизировать систему, сделав определенные предположения о характере процесса. Кажется естественным предположить, что информация в системе производится при сопоставлении результатов попыток с желаемым результатом и друг с другом. Тогда полное количество информации, создающееся в системе, определяется всеми такими сопоставлениями

$$\Delta J(k) \sim \sum_{i=1}^{\infty} \beta_i n^i(k). \quad (4)$$

Естественно полагать, наконец, что с ростом i вклад соответствующих членов убывает и при некотором $i = \gamma + 1$ становится соизмеримым с шумами в системе. Тогда

$$\Delta J'' = \sum_{i=\gamma+1}^{\infty} \beta_i n^i(k), \quad (5)$$

где $\Delta J''$ — создаваемая, но принципиально неиспользуемая информация.

Пусть главный вклад в (5) вносит член $\beta n^{\gamma+1}$. Тогда, подставляя (1), (2), (5) в (3), получаем

$$-\frac{dn}{dk} + \beta n^{\gamma+1} = \alpha n, \quad (6)$$

где α, β, γ — параметры, характеризующие систему. Так, значение определяет характерное для данной системы число одновременно сопоставляемых событий. Решение (6) имеет вид

$$n(k) = [\alpha/(C \exp(\alpha \gamma k) + \beta)]^{1/\gamma}, \quad (7)$$

где C — произвольная постоянная, определяющаяся по известной полной ин-

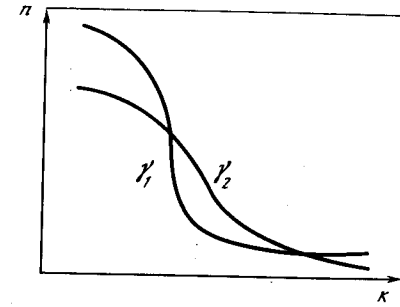


Рис. 2. Характерный вид зависимости $n(k)$ для двух значений γ ($\gamma_1 > \gamma_2$) при $S = \text{const}$

формативности задачи S

$$S = - \int_0^{\infty} \frac{dn}{dk} dk = n(0) = (\alpha/(C + \beta))^{1/\gamma},$$

$$C = \alpha/S^\gamma - \beta. \quad (8)$$

Заметим, что при $\gamma = 1$ (7) совпадает с распределением Ферми. На рис. 2 приведено семейство кривых $n(k)$ для различной меры γ коррелированности системы. Ясно, что с ростом γ перегиб на кривых $n(k)$ становится все более резким. Отметим, что использованное приближение (6) теряет смысл при $S > (\alpha/\beta)^{1/\gamma}$. В этом случае следует, по-видимому, учесть большее число членов (5).

Из условия $d/dk (\Delta J') = 0$ определим номер опыта k_0 , при котором система извлекает максимальное количество информации

$$d^2 n/dk^2 = \alpha dn/dk - \beta(n+1)n^\gamma dn/dk = 0, \quad (9)$$

$$n_0 = [\alpha/\beta(\gamma+1)]^{1/\gamma}. \quad (10)$$

Подставляя (7) в (9), получаем

$$k_0 = 1/\alpha\gamma \ln \beta\gamma/C = 1/\alpha\gamma \ln \left(\gamma / \left(\frac{\alpha}{\beta S^\gamma} - 1 \right) \right). \quad (11)$$

Видно, что перегиб на кривой $n(k)$ существует при $\gamma\beta > C$. При $\gamma\beta \leq C$, $\Delta J'$ достигает максимума при $k_0 = 0$. Определим информацию, получаемую системой в k_0 -м опыте

$$J_0 = -dn/dk|_{k_0} = \beta\gamma(\alpha/\beta(\gamma+1))^{(\gamma+1)/\gamma}. \quad (12)$$

Отметим, что ни число попыток в "критическом" опыте, ни получаемая в нем информация не зависят от сложности задачи, т.е. инвариантны по отношению к ней. От сложности задачи S зависит номер "критического" опыта k_0 (11), увеличивающийся с ростом S . Таким образом, для скорейшего обучения необходимо предъявлять в каждом опыте задачу сложности S_0 , при которой $k_0 = 0$, что выполняется при $\gamma\beta = C$ (см. (11)). Отсюда, используя (8), получаем оценку информационной емкости задачи, наиболее эффективной для обучения

$$S_0 = (\alpha/\beta(\gamma+1))^{1/\gamma}. \quad (13)$$

Тогда в каждой попытке в среднем извлекается информация

$$i = J_0/n_0 = \alpha\gamma/(\gamma + 1). \quad (14)$$

Отметим, что, во-первых, хотя с ростом γ при $\alpha, \beta = \text{const } J_0$ (12) падает, i_0 (14) возрастает, т.е. чем больший порядок сопоставлений удерживается системой (чем больше γ), тем большая информация извлекается при одной попытке, во-вторых, i не зависит от β , т.е. не зависит от доли теряемой информации, а только от порядка γ осуществляющихся и фиксируемых в системе корреляций.

Таким образом, предложенная модель, основанная на использовании принципа Бриллюэна и учитывающая отдельно информацию, приобретенную и теряемую системой в процессе адаптации, позволяет описать кинетику адаптации. По-видимому, параметры системы (α, β, γ) могут рассматриваться как устойчивая характеристика вида или особи при тестовых предъявлениях эквивалентных задач. Обработка результатов опытов А.П. Крапивного [1] свидетельствует в пользу такого утверждения: кривые $n(k)$ идентичны для особей одного вида, а параметры кривых для разных видов отличны друг от друга.

Кинетика обучения, описываемая функцией (7), в равной мере относится не только к "птичкам", но и к любым другим обучающимся системам, решающим задачу методом проб и ошибок. Не кажется нелогичным предположить, что подобной должна оказаться и кинетика обучения, например, студентов... Построение подобных кинетических кривых позволит, возможно, получить собственные параметры α, β, γ индивидуума, а усредненная кинетика по "популяции" студентов даст возможность оптимизировать сложность решаемых задач для наиболее эффективного создания стереотипа их решения.

Л и т е р а т у р а

1. А.П. Крапивный, В.В. Турчанинов // Зоол. журн. 1969. Вып. 5. С. 1027.
2. М.В. Волькенштейн, Д.С. Чернавский // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 4. С. 531-546.
3. А.А. Харкевич. Теория информации и ее приложения. М., 1969. 328 с.
4. Р.Л. Стратонович. Теория информации. М.: Сов. радио, 1975.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Белинцев Б.Н., Белоусов Л.В., Зарайский А.Г., Савич Д.А. Самоорганизация разметки при эпителиальных морфогенезах	6
Арманд А.Д. Самоорганизация земной поверхности (географическая синергетика)	33
Горстко А.Б., Угольников Г.А. Математическое моделирование региональных эколого-экономических систем	49
Селютин В.В., Ушканова Е.В. Моделирование динамики трофического состояния озера Севан	57
Левченко В.Ф., Менишуткин В.В., Цендина М.Л. Моделирование макрозволюционного процесса на ЭВМ	64
Казанский А.Б. Имитация фенетической изменчивости популяций рыб методом эволюционного моделирования	80
Апс Р.А. Динамика популяции балтийского шпрота — пример управления и саморегуляции.	89
Кряжмиский Ф.В., Бененсон И.Е., Корытин Н.С. Модель динамики эксплуатируемой популяции хищных млекопитающих	98
Ильичев В.Г., Гецина Р.П. Образование пассивных стадий и устойчивость биологических сообществ	109
Колесов Ю.С., Колесов А.Ю. Экология и реакция Белоусова	115
Колесов Ю.С. О некоторых особенностях экологических уравнений	124
Багоцкий С.В., Вавилин В.А. Различные механизмы упрощения водных экосистем при росте поступления органических загрязнений и биогенных элементов.	128
Пасеков В.П., Овсянников Л.Л. Экстремальные свойства и эволюционная оптимальность в модели биологического сообщества, учитывающей энергетику жизнедеятельности	133
Кошкин В.М., Забродский Ю.Р. Информационная модель адаптации.	141

Современные проблемы биосферы

В издательстве "Наука" готовятся к изданию:

Гельминты диких копытных
Восточной Европы
20 л. 4 р. 00 к.

Экология гельминтов позвоночных Сибири
17 л. 3 р. 80 к.

Для получения книг почтой
заказы просим направлять по адресу:
117192 Москва, В-192, Мичуринский проспект, 12
магазин "Книга-почтой"
Центральной конторы "Академкнига"

