

**Материалы молодежной прикладной IT школы. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ
МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ, АГРОЭКОЛОГИИ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИИ**

УДК 579.64

**Качественные и имитационные модели
как обоснование разностных уравнений популяционной динамики**

А.В. Абрамова², С.Е. Толстомятов², А.Г. Топаж¹

¹*Агрофизический научно-исследовательский институт, г. Санкт-Петербург;*

²*АлтГУ, г. Барнаул*

Всех, кто сталкивается с дискретными по времени моделями динамики численности математических популяций, поражает внутренняя красота и потрясающее богатство решений, порождаемых этими, на первый взгляд, очень простыми математическими формализациями. История вопроса берет свое начало с классических работ сэра Роберта Мэя [1], который предложил использовать исследованные ранее дискретные одномерные отображения в качестве простейших моделей репликаторной динамики в математической экологии. В этих работах было показано, что очень простые рекуррентные уравнения – дискретный аналог уравнения Ферхюльста (получившие впоследствии название логистического отображения):

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

или модель Рикера:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left(r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \right)$$

при варьировании одного единственного параметра эффективной приспособленности r демонстрируют потрясающее богатство режимов решения. Знаменитые бифуркационные диаграммы описывают последовательный переход от вырожденных решений (вымирание популяции) к устойчивым стационарным режимам, потом к колебательным режимам с последовательным удвоением периода и, наконец, к области полностью хаотической динамики, в которой, тем не менее, для конкретных значений управляющего параметра также встречаются островки строго периодических решений с произвольными периодами.

Рекуррентные уравнения популяционной динамики представляют собой исключительный по силе пример порождения сложных следствий из очень простых посылок, что, безусловно, является мощным критерием привлекательности и истинности любой научной гипотезы. Но, отдавая должное безусловной эстетической и математической ценности этих моделей, необходимо взглянуть на них с точки зрения предметной области – описания экологических взаимодействий – и ответить на вопрос о том, насколько адекватно они отражают реальную сущность исследуемого объекта. Действительно, хотя биологические популяции обладают естественной структурной дискретностью (состоят из конечного перечислимого множества индивидуальных организмов), их развитие протекает в непрерывном физическом времени и пространстве. Таким образом, появление разностных уравнений в модели изменения численности неизбежно вытекает из явно или неявно проведенной исследователем внешней дискретизации. Но тогда возникает сомнение: не вытекает ли все получаемое богатство решений исключительно из выбранного «удобного» аппарата математического описания, то есть, не является ли получаемое разнообразие режимов поведения моделируемого объекта просто артефактом временной дискретизации, не имеющим никакого отношения к законам поведения реальных природных популяций?

Существует ряд традиционных аргументов для обоснования использования дискретных по времени (разностных) уравнений в моделях репликаторной динамики. Наименее убедительным из них представляется соображение о том, что рекуррентные уравнения представляют собой просто удобную дискретизацию непрерывных уравнений-прототипов. Но, например, прототип логистического отображения – широко известная в теоретической экологии модель Ферхюльста-Пирла:

$$\dot{y} = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right)$$

в качестве решения дает сигмоидальную (при $y(0) < K$) или вогнутую (при $y(0) > K$) кривую зависимости численности от времени, которая монотонно стремится к равновесному значению

$y^*(0)=K$ при любых начальных условиях, то есть совершенно не обладает тем спектром траекторий, который демонстрирует его дискретный аналог. Более того, можно показать, что получение искомой разностной модели оказывается возможным лишь при выборе строго определенных, причем специально очень грубых, схем численного интегрирования. В таком случае получаемые результаты должны быть однозначно интерпретированы и отвергнуты как наведенный эффект неудачной алгоритмизации.

Гораздо более содержательные следствия могут быть получены в рамках гипотез о временной локализации демографических процессов или о неперекрываемости поколений. В первом случае речь идет о том, что для большого количества видов процесс активного размножения имеет место в течение четко ограниченного интервала времени. Факт наличия краткосрочного брачного периода может быть с определенными допущениями отражен в непрерывной динамической модели в виде периодических дискретных возмущений, скачкообразно изменяющих численность рассматриваемой популяции. Неперекрываемость поколений означает, что взрослые формы некоторого вида существуют в течение короткого «летнего» периода, а родительские особи никогда не сосуществуют вместе со своими потомками. Общим свойством динамики развития таких организмов является наличие в жизненном цикле периода «зимней спячки», когда предыдущее поколение взрослых особей уже вымерло, а последующее поколение существует в виде спор, личинок или семян, то есть вне активной фазы жизнедеятельности. Если оставаться в рамках постановки задачи в непрерывном времени, то для учета периодической смены неперекрывающихся поколений следует записать уравнение для численности в неавтономной форме, где динамика численности в латентные периоды отличается от динамики численности в периоды активного роста, развития и репродукции. Например, вполне допустимым приближением кажется допущение о том, что численность популяции в межвегетационные периоды остается постоянной.

В ряде работ приводится исследование исходно непрерывных моделей репликаторной динамики, которые, с помощью естественных предположений, вытекающих из гипотезы о временной локализации процесса размножения или о неперекрываемости поколений [2] с помощью тождественных преобразований сводятся к дискретным формулировкам в форме логистического отображения. Однако при этих выводах делается общее допущение о том, что нелинейность функции интегральной приспособленности, отражающая влияние плотностной конкуренции, выражается посредством уменьшения удельной рождаемости. Плотностная регуляция рождаемости действительно имеет место в природе. Однако более естественным и традиционным объяснением отклонения от линейности непрерывного репликаторного уравнения служат обычно соображения о давлении конкуренции, которая для перенаселенных популяций увеличивает интенсивность смертности, а не уменьшает удельную интенсивность репродукции. В частности, квадратичная зависимость смертности от численности в классической непрерывной модели Ферхюльста-Пирла абсолютно логично обосновывается как частота парных взаимодействий индивидуумов в процессе конкуренции за общий ограниченный ресурс. Мы модифицировали упомянутые выше модели Вилсона и Йенсена, «перенесли» в них пресс конкуренции с ограничения потенциальных темпов воспроизводства на процесс вымирания [3]. Полученные в результате приведения к дискретной форме выражения оказываются совсем не похожими на «желательные» рекуррентные уравнения с унимодальной правой частью, способные порождать периодические или хаотические траектории решений. Более того, в работе [4] строго математически доказывается, что для любых моделей с неструктурированной конкуренцией, влияющей исключительно на темпы смертности, получение классических рекуррентных формализаций для закона изменения численности из гибридной непрерывно-дискретной постановки принципиально невозможно.

Альтернативным способом получения нетривиальных «пульсационных» режимов динамики численности изолированной гомогенной популяции и рекуррентных уравнений, описывающих эти закономерности, может служить рассмотрение не качественных, а имитационных, индивидуально-ориентированных моделей ее функционирования. Парадигма агентного имитационного моделирования, заключается в том, что поведение целостной сложной системы имитируется как проявление совокупности поведений составляющих ее и взаимодействующих между собой отдельных элементарных активных сущностей (агентов). Для рассматриваемого объекта моделирования (биологической популяции) природа этих элементарных объектов абсолютно прозрачна – это индивидуальные организмы. Таким образом, при применении этого подхода используется не временная дискретизация – искусственный технический прием алгоритмизации модели, а описывается дискретность структуры – естественное и неотъемлемое свойство реального изучаемого объекта. В ходе проведенных исследований нами было построено и проанализировано несколько последовательных модификаций индивидуально-ориентированной модели сообщества условных однолетних растений. Влияние плотностно-зависимой

конкуренции между особями рассматривалось с точки зрения процесса рассеивания семян (потенциальных представителей следующего поколения, не перекрывающегося с текущим) в ограниченной, пространственно-непрерывной области распространения. В частности, нами были последовательно рассмотрены следующие варианты взаимовлияния агентов.

1. Детерминированная конкуренция проростков с взрослыми растениями с равномерным законом рассеивания семян. Наиболее интересным и неожиданным результатом здесь оказался факт автоматического нахождения модельной популяцией стратегии поведения (концентрации всех растений данного поколения на половине площади ареала с зеркальным отражением этой конфигурации в следующем поколении), позволяющей для больших значений параметра приспособленности обеспечить неограниченный экспоненциальный рост численности, то есть преодолеть давление плотностно-зависимой конкуренции (рисунок 1).

2. Детерминированная конкуренция проростков с взрослыми растениями и между собой.

3. Вероятностная конкуренция проростков между собой, то есть случайный характер процесса выживаемости (прорастания) в зависимости от числа соседей.

4. Неравномерный закон рассеивания семян (концентрация относительно точки произрастания родительского растения).

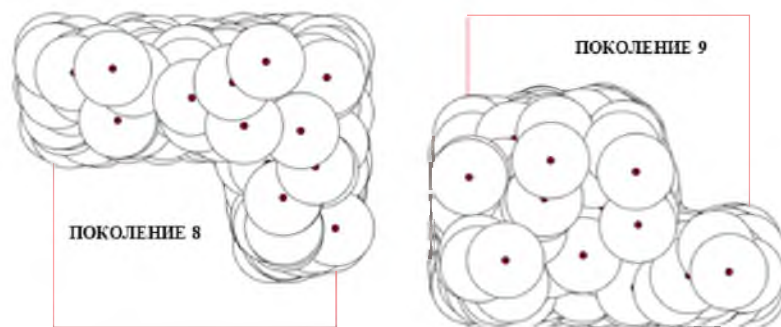


Рисунок 1 – Пространственные конфигурации распространения организмов в последовательных поколениях для модели однолетних растений с плотностно-зависимой конкуренцией ()

Наконец, перспективной представляется идея попытаться получить классические рекуррентные уравнения дискретной динамики как метамодель (упрощенное описание) результатов, порождаемых индивидуально-ориентированной моделью-источником в непрерывном времени. Плотностно-зависимая конкуренция особей в этом случае может быть симитирована не в терминах ограниченности жизненного пространства, а процессами случайного нахождения и потребления ограниченного объема случайно распределенного пищевого ресурса. Идея подхода состоит в том, чтобы попытаться использовать результаты прогонов такой приближенной к реальности модели в качестве замены гипотетических полевых наблюдений над численностью реальных природных популяций. При этом материал для статистической обработки формируется за счет происходящей с заданной регулярностью периодической фиксации мгновенных значений общей численности. Затем полученные сколь угодно длинные ряды виртуальных наблюдений должны использоваться в качестве исходных данных с целью выявления режимов динамики, характерных для разностных моделей классического типа. Подходящим инструментом для проведения такого специфического анализа (очистка трендов от демографического шума и выявление наличия хаотических колебаний) могут служить методы анализа рекуррентных диаграмм [5] или определения эффективного значения показателя Ляпунова [6].

Библиографический список

1. May R. Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos // *Science*, New Series. 1974. Vol. 186. – P. 645–647.
2. Jensen A. L. Dynamics of populations with nonoverlapping generations, continuous mortality, and discrete reproductive periods // *Ecological Modelling*. 1994. № 74. – P. 305–309.
3. Топаж А.Г., Абрамова А.В., Толстопятов С.Е. Дискретные модели популяционной динамики: достоинства, проблемы и обоснование // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т. 8. №2. – С. 267–284.
4. Gyllenberg M., Hanski I., Lindstrom T. Continuous versus discrete single species population models with adjustable reproductive strategies // *Bulletin of Mathematical Biology*. 1997. № 59(4). – P. 679–705.
5. Marwan N., Romano M.C., Thiel M., Kurths J. Recurrence plots for the analysis of complex systems // *Physics Reports*. 2007. № 438. – P. 237–329.
6. Kantz H., Schreiber T. *Nonlinear Time Series Analysis*. 1997. Cambridge University Press, Cambridge, England.