

**ТРЕТЬЯ НАЦИОНАЛЬНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
«МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»
ЭКОМАТМОД-2013**

**СПОСОБЫ ОБОСНОВАНИЯ
АНАЛИТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ
ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕММИНГОВ**

Тращев Р.В.

Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино

Саранча Д.А.

Вычислительный центр им. А.А.Дородницына РАН, Москва

Имитационное моделирование изменило ситуацию в моделировании биологических объектов.

Вместе с тем, оно еще недостаточно адаптировано для моделирования экологических объектов.

В рамках проведенных исследований искали ответы на извечные вопросы

1. Какое отношение ваша модель имеет к реальности (экологии)?
2. Какой объем информации необходим для создания модели?
3. Как относиться к упрощениям, неизбежно имеющим место при любой, даже подробнейшей модели.

Цель исследования

В данной работе решается задача поиска способов использования методов математического моделирования – его математических и биофизических аспектов для формулирования и обоснования гипотез о ведущих механизмах изучаемого эколого-биологического процесса.

Основные тезисы

- Имитационная модель не может быть самодостаточной.
- Она должна быть одним из элементов набора моделей, включающих в себя упрощенные модели, допускающие параметрическое исследование.
- Обоснованная упрощенная модель это есть квинтэссенция – итог имитационного исследования.
- Набор моделей, в который входит упрощенные модели позволяет сформулировать гипотезы о механизмах исследуемого явления.
- Имитационные модели являются поставщиком аналитических моделей, служат их обоснованием.

Подход формировался при моделировании тундровых сообществ

Тундра относительно простая экосистема – мало видов, трофические связи напряженные, животные живут на грани выживаемости.

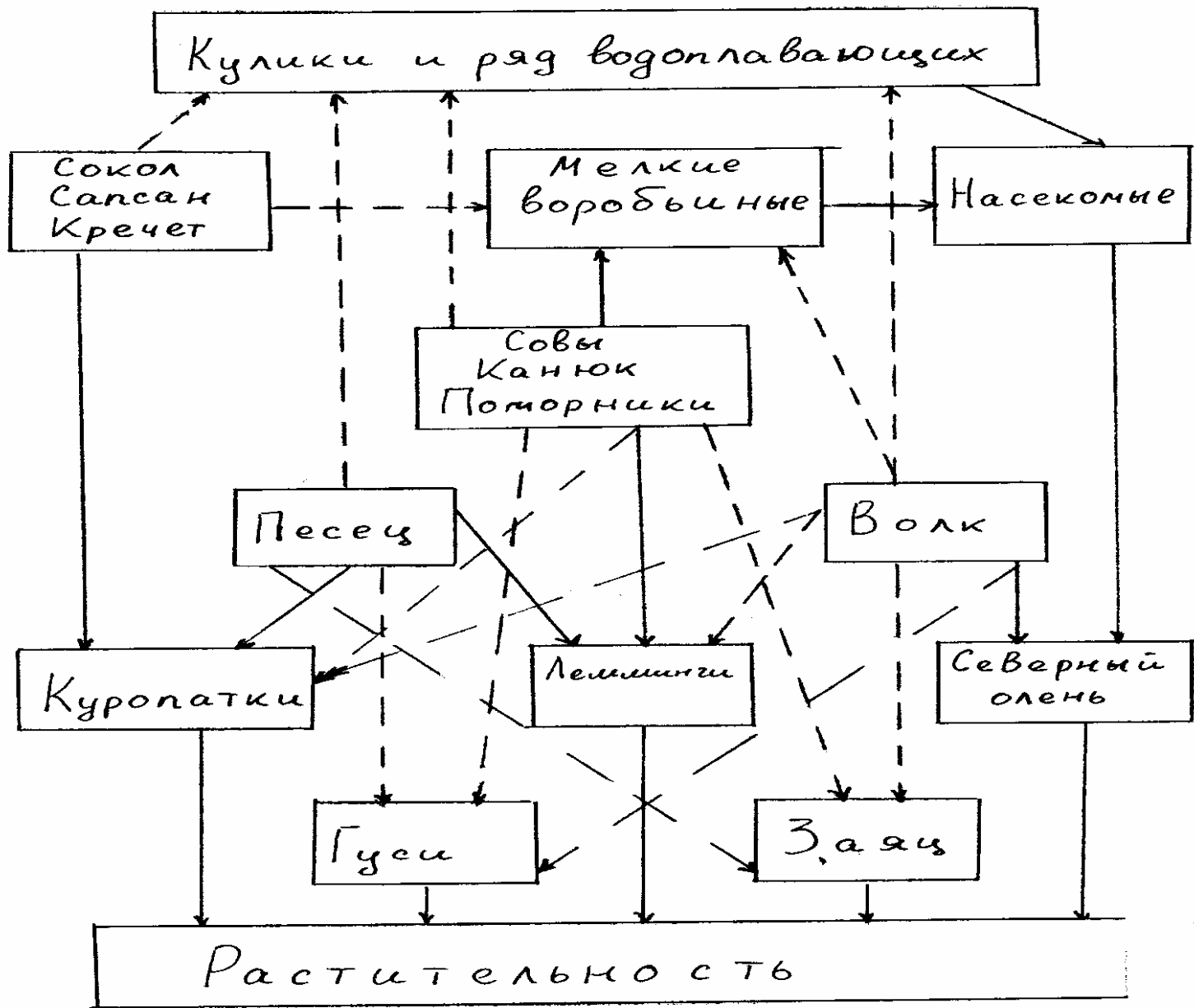
Главное достоинство выбранного объекта: наличие ярко выраженных регулярных колебаний численности животных, в частности, песцов и их основного корма – леммингов (тундровых грызунов, широко известных своими миграциями), что является надежным тестирующим эффектом.

Отмечены регулярные пики численности, в *среднем через три-четыре года*.

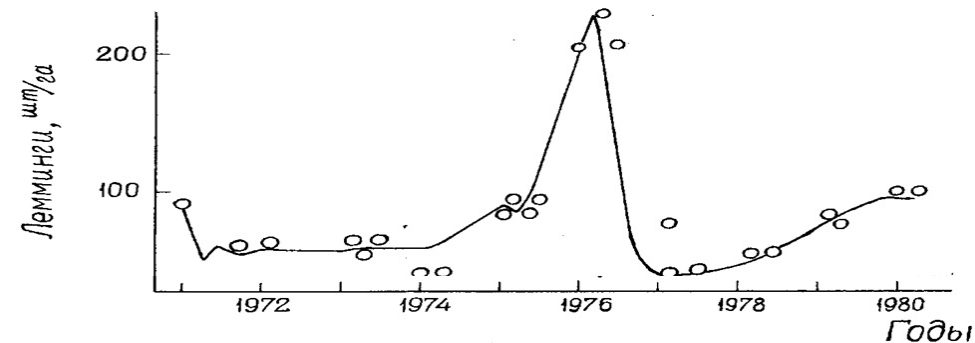
На п. Таймыр достаточно регулярно раз в три года.

Лемминги и песцы

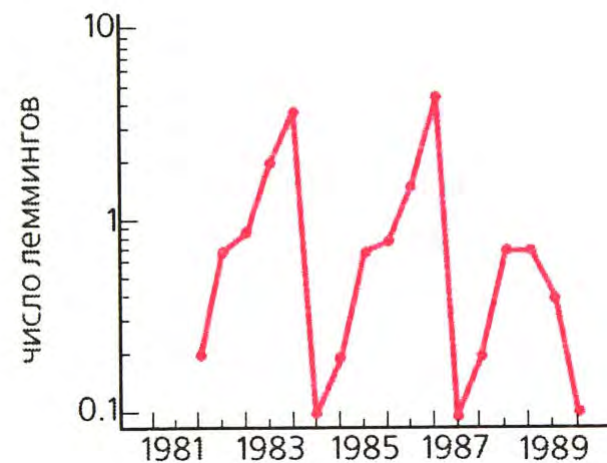




Экспериментальные данные



Кружки – зарегистрированная численность Леммингов на о. Врангеля



Колебание численности леммингов в Чуанской низменности

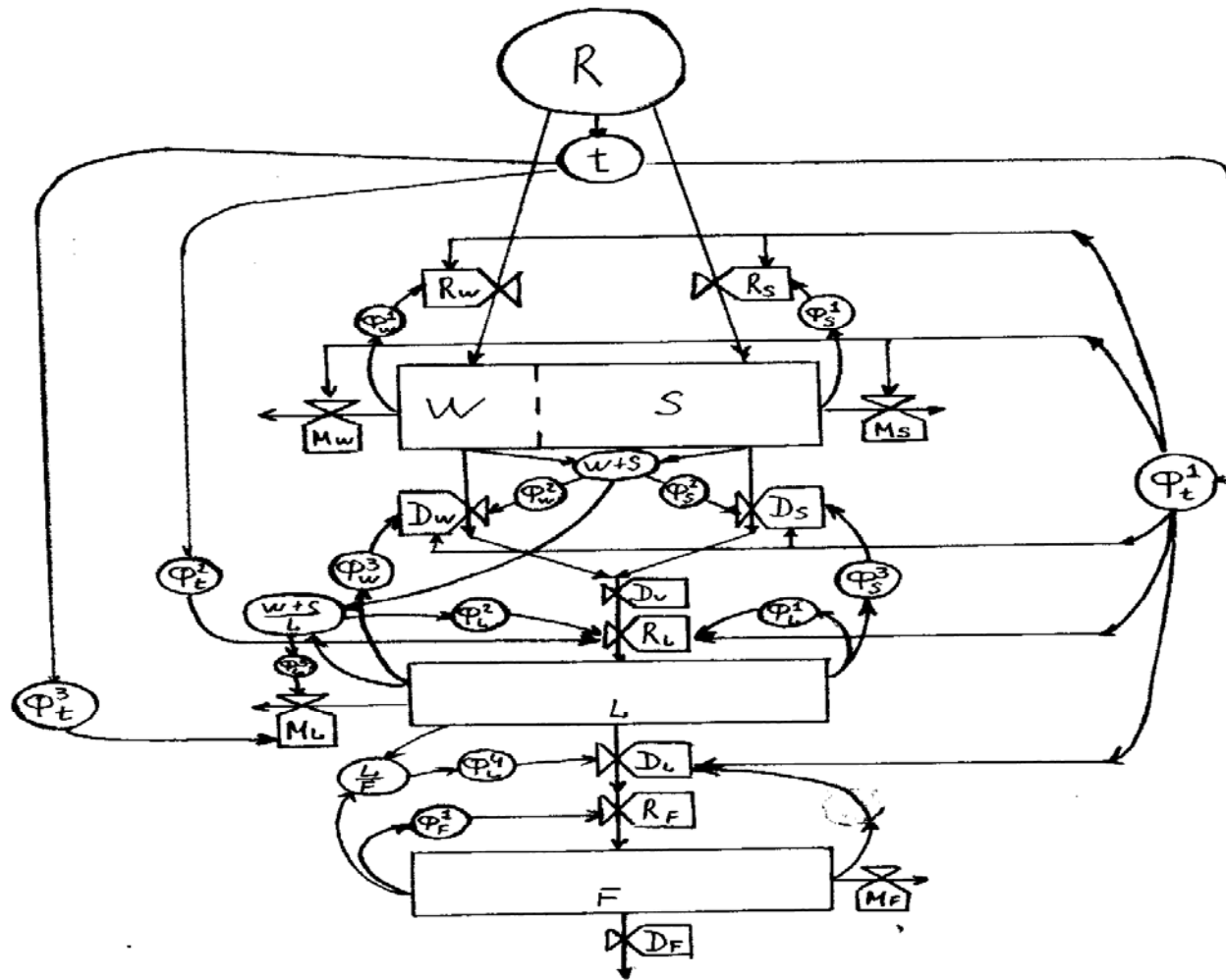
В процессе исследования сообщества «растительность – лемминги – песцы» были пройдены этапы, наверно типичные для любого моделирования.

При формировании базовой модели было создано достаточно много ее версий. Модификации моделей состояли в изменении констант, функций или в выборе нового набора функциональных зависимостей.

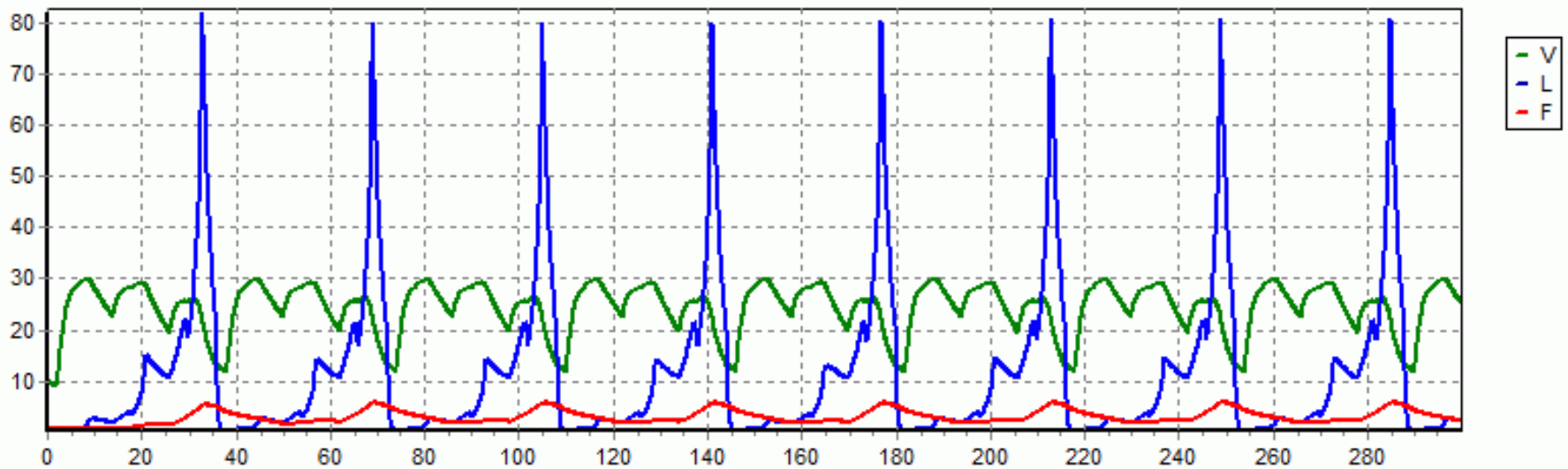
Наиболее кардинальные изменения были связаны с формированием следующих версий модели:

- Модель с простым трофическим взаимодействием;
- Модель, с пороговой зависимостью скорости размножения леммингов от биомассы корма;
- Модель с определяющим влиянием внутрипопуляционной динамики леммингов - принцип Олли: наличие плотности леммингов, оптимальной для размножения;
- Модель без использования принципа Олли и привлечением предположения о критических уровнях растительности.

Имитационная диаграмма



Трехлетние циклы колебания численности леммингов



Результат одного из численных экспериментов
с имитационной моделью

Модель с возрастной структурой

Для того чтобы дополнительно проанализировать популяцию леммингов – ведущий блок сообщества «растительность – лемминги – песцы» была построена и проанализирована модель популяции леммингов с учетом возрастной структуры с привязкой к конкретному региону: пос. Тарея (Западный Таймыр). В основу модели были положены данные В.А. Орлова (1985), дополненные по литературе, и экспертными оценками. Рассматривались два вида леммингов, обитающих в данном регионе – копытные и сибирские лемминги.

Популяция была разбита на генерации по времени рождения особей.

Динамика численности каждой генерации описывается уравнением

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

Здесь $X_i(t)$ численность i -й возрастной группы в момент времени t ,

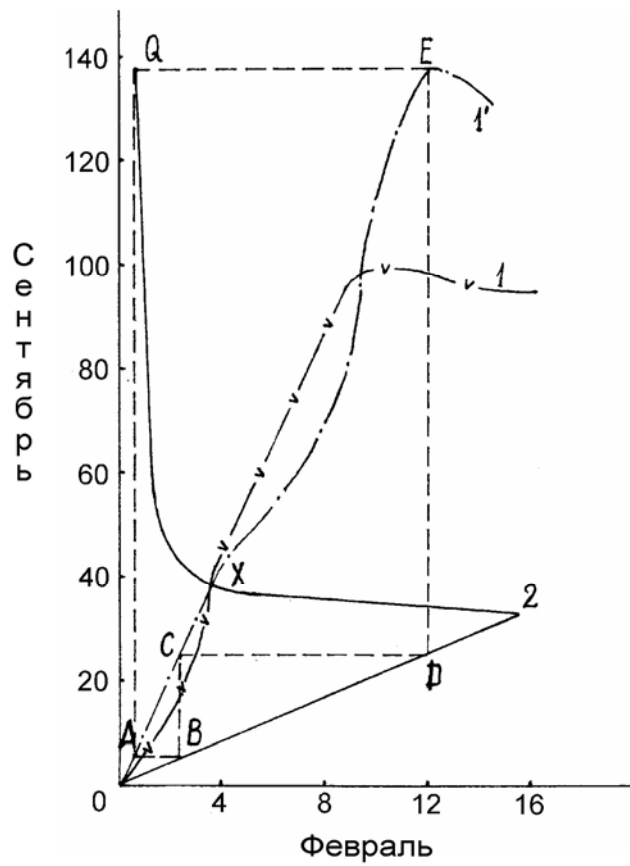
d_i, b_i - вероятность выживания особей и число родившихся особей i -й группы в интервале времени t .

Выживаемость в период перезимовки принималась равной W при низкой плотности популяции L , меньшей критической R , а при превышении этого уровня определялось по формуле ,

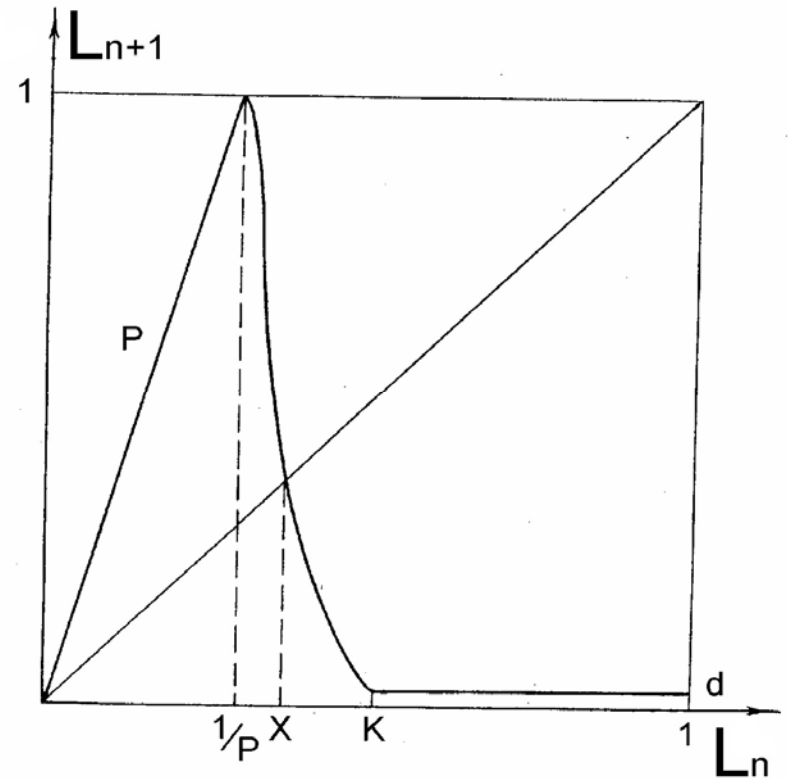
$$W / [1 + C(L - R)]$$

где W - выживаемость при , $L < R$

C - константа.



Сезонные функции последования



Годовая функция последования

Эти две функции последования могут быть заменены одномерным разностным уравнением классического типа - функцией последования, связывающей численности леммингов в двух соседних годах.

Функции последования, полученные для модели с возрастной структурой были использованы для аппроксимации динамики численности леммингов в исходной модели «растительность – лемминги – песцы»

Сформулированные гипотезы

Использование разностного уравнения (годовой функции последования) позволило сформулировать гипотезы формирования колебаний численности леммингов (и вследствие этого и песцов).

Колебания численности *определяются:*

- 1) скоростью прироста биомассы в благоприятный год;***
- 2) максимальной численностью;***
- 3) выживаемостью в наиболее неблагоприятных условиях (после пика численности) .***

Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности в отсутствии "давления среды"; второй характеризует экосистему в целом и отражает коэволюцию леммингов и кормовой базы; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локальными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки.

Метод комплексных исследований эколого-биологических объектов

В результате проведенных исследований, удалось сформировать метод комплексных исследований.

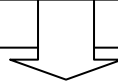
Включает в себя всю последовательность операций от сбора и анализ исходной (биологической) информации до создания набора взаимосвязанных моделей разной степени детализации и формулирования и обоснования на их основе гипотез о ведущих механизмах.

Метод комплексных исследований развивает тезис Колмогорова: Устранение зависимости результатов моделирования не только от конкретной параметризации, но и от типа моделей.

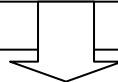
Этот подход исходит, прежде всего, из стремления максимально приблизить модель к реальному объекту используя все доступные математические средства – достижения как имитационных (открытости для междисциплинарного диалога), так и аналитических методов.

Выбор:

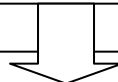
- 1) Задачи;
- 2) Объекта;
- 3) «Тестирующего явления»;
- 4) Структуры и методов математического описания.



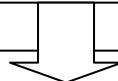
- Построение имитационной модели
- Вычислительные эксперименты
- Интерпретация результатов



Построение и обоснование упрощенных
(аналитических) моделей



Создание набора взаимосвязанных моделей
различного класса
(имитационной системы)



Генерация гипотез о ведущих механизмах явления

Остановимся более подробно на
элементах метода комплексных
исследований.

«Экологический конструктор»

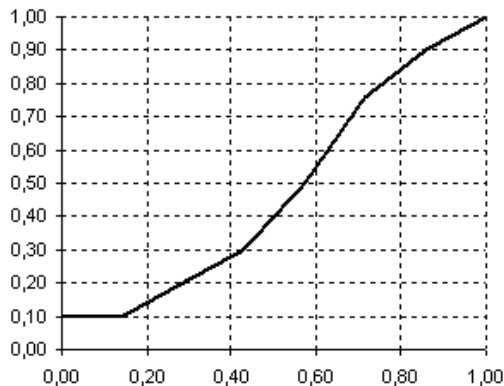
На основании гипотезы Вольтерра - Костицына о возможности представления в модели взаимодействия популяций с помощью систем обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка, в которых одной переменной описывается биомасса (численность) популяции или трофического уровня модель выглядит следующим образом:

$$dA/dt = R_a - D_a - M_a$$

Здесь величины R_a , D_a , M_a описывают скорости репродукции, отчуждения и естественного отмирания, а величина A является показателем одного из трофических уровней: W , L , F (растительность, лемминги, песцы).

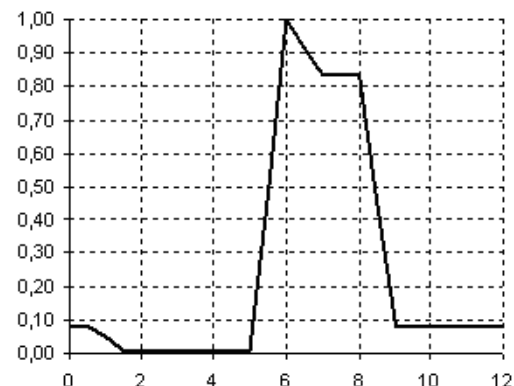
Каждая из компонент, в свою очередь, формируется произведением константы и на ряд сомножителей (соответствующих безразмерных функций), каждый из которых уже может обладать достаточно прозрачными свойствами и вид этих зависимостей может быть получен в результате диалога со специалистами соответствующей области.

Экспертные функции



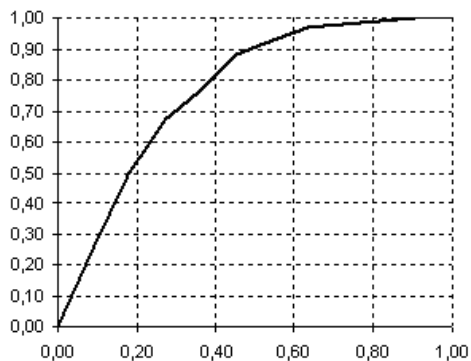
V_d/L

а) зависимость рождаемости леммингов от удельной биомассы растительности



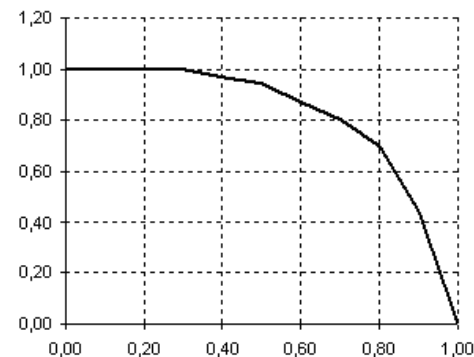
t

б) зависимость смертности леммингов от сезона



L/F

в) насыщение выедания леммингов песцами



F

г) самолимитирование песцов

Уравнения модели

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = R_V - M_V - D_V \\ \frac{dL}{dt} = R_L - M_L - D_L \\ \frac{dF}{dt} = R_F - M_F - D_F \end{cases}$$

Песцы

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

$$M_F = c_4 \cdot F$$

$$D_F = c_5 \cdot F$$

Растительность

$$R_V = a_4 \cdot (1 - V_1 / V_{\max}) \cdot s_1 \cdot V_1$$

$$M_V = a_3 \cdot (V_1 + V_2) \cdot (1 - s_2)$$

$$D_V = \begin{cases} \{a_1(1 - s_1) + a_2 \cdot s_1\} \cdot L, npuV_1 \cdot d > 0 \\ 0, npuV_1 \cdot d \leq 0 \end{cases}$$

Лемминги

$$R_L = D_V \cdot g_2\left(\frac{V_1 \cdot d}{L} \cdot b1\right) \cdot [b_9 \cdot s_2 + b_{10} \cdot s_1]$$

$$M_L = \begin{cases} b_5 \cdot g_3(t) \cdot L, npuV_d > \alpha \\ b_2 \cdot L, npuV_d \leq \alpha \end{cases}$$

$$D_L = \begin{cases} F \cdot g_4(L / F) \cdot (b_6 + b_7 \cdot s_1), L \geq \beta \\ 0, L < \beta \end{cases}$$

Параметры модели

a_1	коэффициент выедания растительности зимой, ц/(га · экз. на 100 ловушко-суток · мес.)
a_2	коэффициент выедания растительности летом, ц/(га · экз. на 100 ловушко-суток · мес.)
a_3	коэффициент отмирания растительности, 1/мес.
a_4	коэффициент интенсивности прироста растительности, 1/мес.
α	крит. уровень биомассы, ниже которого выедание ста-но-вится энергетически не выгодно, ц/га
$V_{\max}$	максимальное значение биомассы растительности, ц/га
b_2	коэффициент смертности при отсутствии корма, 1/мес.
b_4	коэффициент смертности, если корма не хватает, 1/мес.
b_5	коэффициент смертности, если корма хватает, 1/мес.
b_6	коэффициент постоянной интенсивности выедания леммингов, леммингов на 100 ловушко-суток / (песцов на 100 ловушко-суток · мес.)

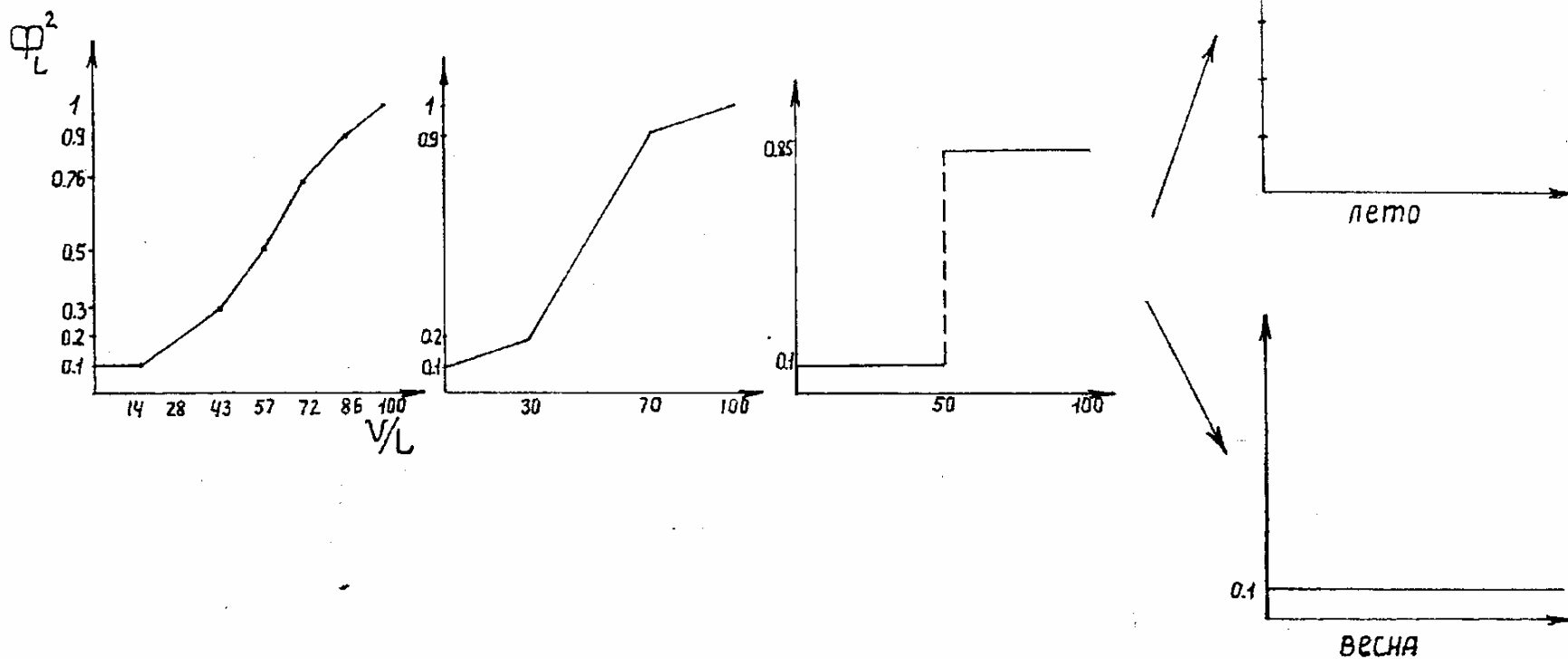
b_7	коэффициент переменной интенсивности выедания лем-мин-гов, леммингов на 100 ловушко-суток / (песцов на 100 ловушко-суток · мес.)
b_8	масштабный коэффициент
b_9	коэффициент перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для весны и лета, экз. на 100 ловушко-суток · га/ц
b_{10}	коэффициент перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для зимы, экз. на 100 ловушко-суток · га/ц
β	уровень оптимального биотопа леммингов, экз. на 100 ловушко-суток
c_1	коэффициент перехода биомассы леммингов в биомассу песцов, песцов на 100 ловушко-суток / (леммингов на 100 ловушко-суток)
c_2	коэффициент постоянной интенсивности неспецифического питания, 1/мес.
c_3	коэффициент сезонной интенсивности неспецифического питания, 1/мес.
c_4	коэффициент смертности, 1/мес.
c_5	коэффициент интенсивности гибели от охоты, 1/мес.

Обратная имитационная задача

В рамках комплексных исследований удалось связать исходную имитационную модель с разностным уравнением, Желание найти более тесную связь между этими моделями привели к **«обратной имитационной задаче»**.

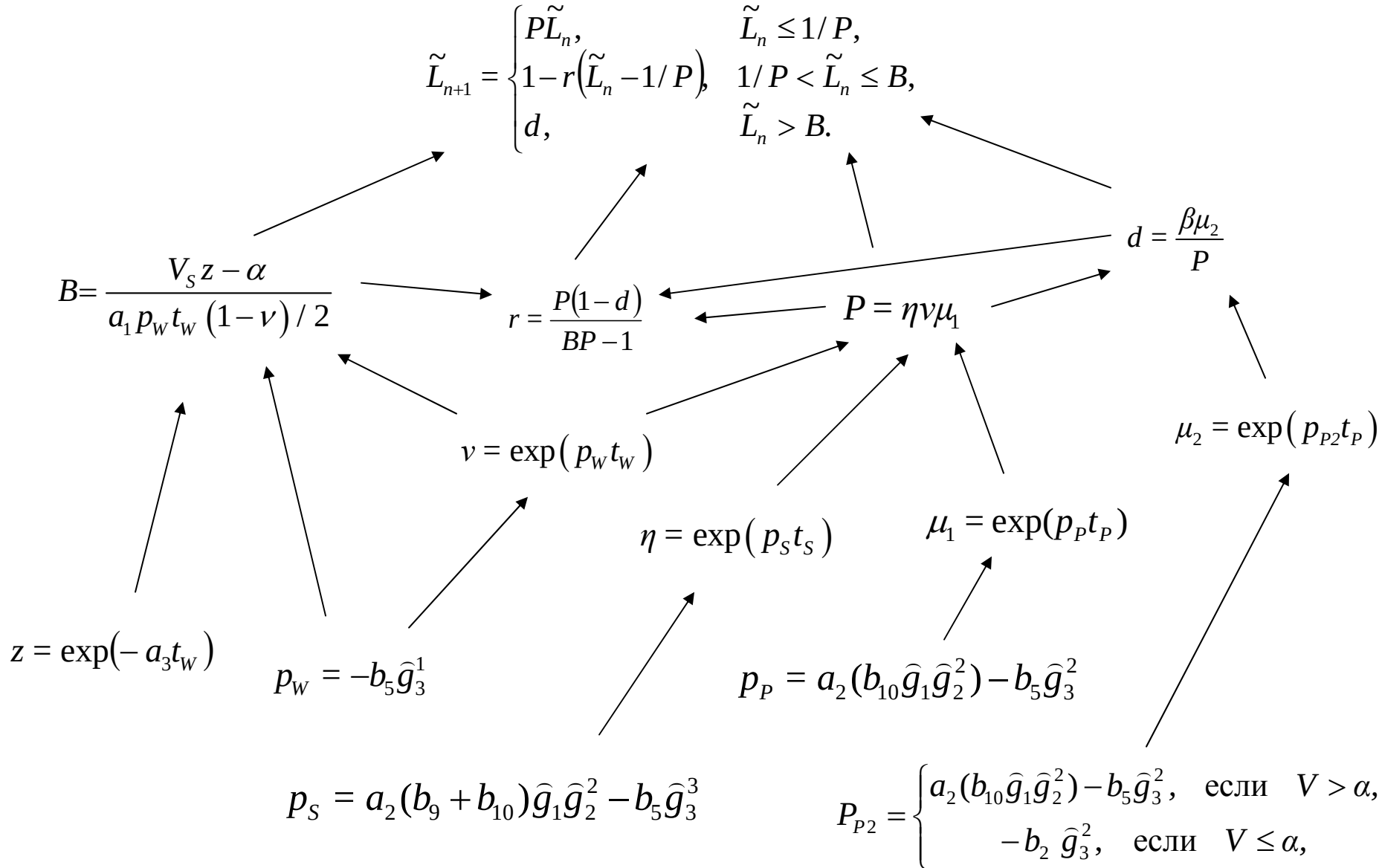
Она заключается в выборе таких постулатов исходной имитационной модели, из которых точно, а не приближенно получается рассматриваемое разностное уравнение.

Задача решалась на основе анализа результатов вычислительных экспериментов и основана на том, что в конкретный временной отрезок (сезон) изменение соответствующих переменных происходит в сравнительно узком диапазоне, что позволяет осуществить линеаризацию соответствующих функций.



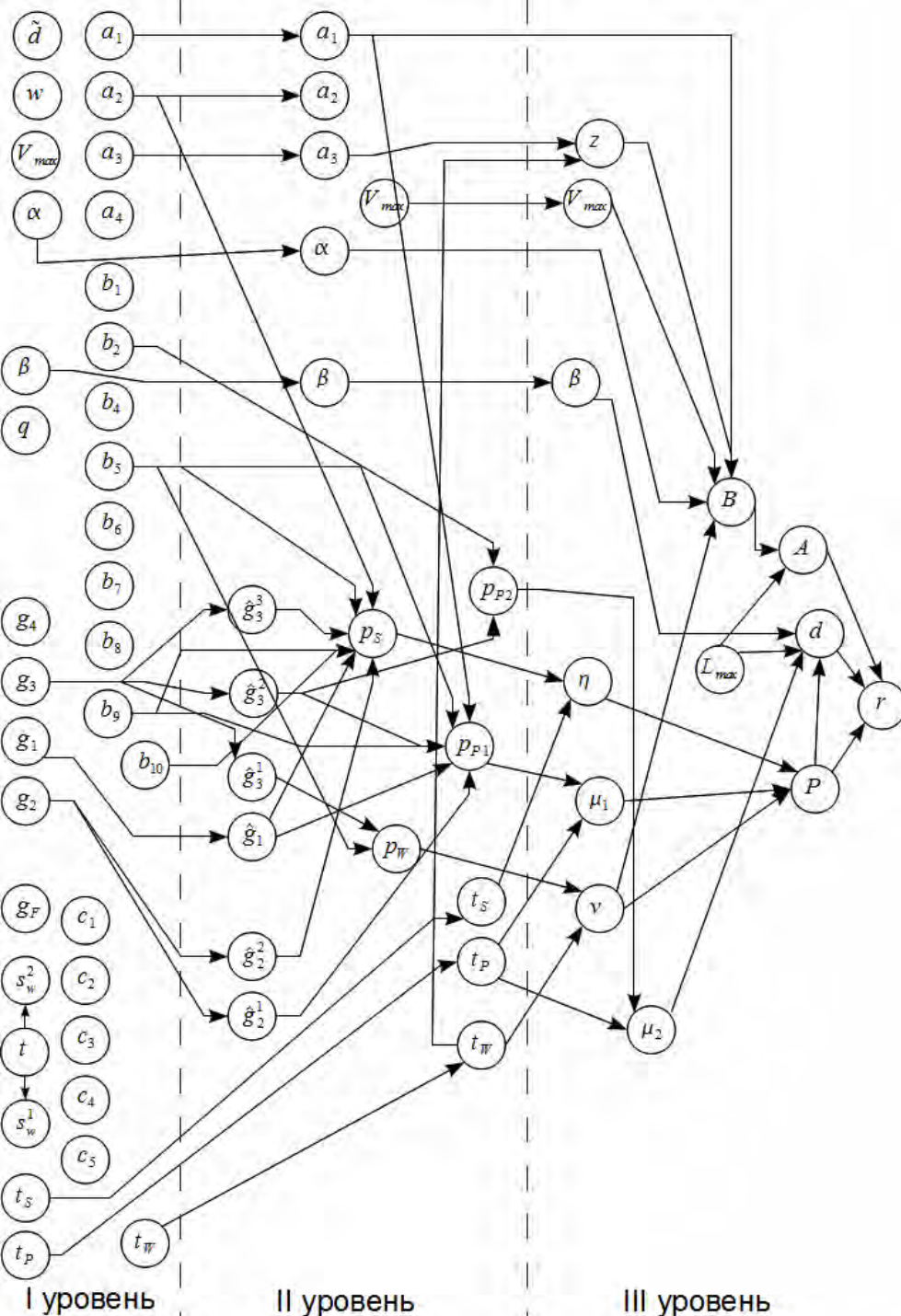
Последовательные этапы аппроксимации трофической функции леммингов.

Переходные формулы в обратной имитационной задаче



Параметры обратной имитационной задачи

t_w	Продолжительность зимы	p_w	Изменение численности (биомассы) леммингов за зиму, если корма достаточно
t_p	Продолжительность весны	p_{w2}	Изменение численности (биомассы) леммингов за зиму, если корм недоступен
t_s	Продолжительность лета	$\eta = \exp(p_s t_s)$	Изменение численности леммингов в течение летнего сезона
$\hat{g}_2^1$	Константа, заменяющая трофическую функцию для весеннего и зимнего периодов	$\mu_1 = \exp(p_p t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корма достаточно
$\hat{g}_2^2$	Константа, заменяющая трофическую функцию для летнего периода	$\mu_2 = \exp(p_{p2} t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корм недоступен
$\hat{g}_3^1$	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в зимний период	$\nu = \exp(p_w t_w)$	Изменение численности леммингов в течение зимнего сезона, если не было подрыва корма
$\hat{g}_3^2$	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в весенний период	$P = \eta \mu \nu$	Изменение численности (биомассы) леммингов в благоприятный год
$\hat{g}_3^3$	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в летний период	β	Ёмкость оптимального биотопа
p_p	Изменение численности (биомассы) леммингов за весну, если корма достаточно	$d = \frac{\beta \mu_2}{P}$	Уровень оптимального биотопа для разностного уравнения
p_{p2}	Изменение численности (биомассы) леммингов за весну, если корм недоступен	r	Линейный коэффициент переходной зоны
p_s	Изменение численности (биомассы) леммингов за лето	B	Индикатор наступления бескормицы зимой



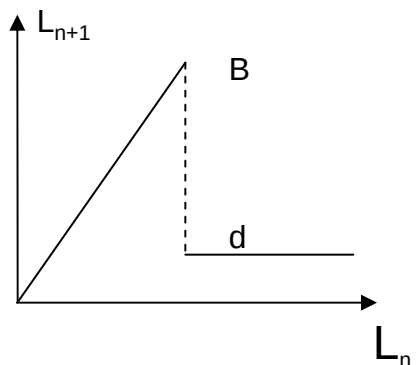
Набор моделей представляет собой «имитационную систему». В рамках этой системы системы удастся провести согласование моделей разного класса – имитационной и соответствующего разностного уравнения.

- 1 уровень – детальная имитационная модель (34 параметра, 12 уравнений)
- 2 уровень – упрощенная аналитическая модель (19 параметров, 8 уравнений)
- 3 уровень – разностное уравнение (3 параметра, 1 уравнение)

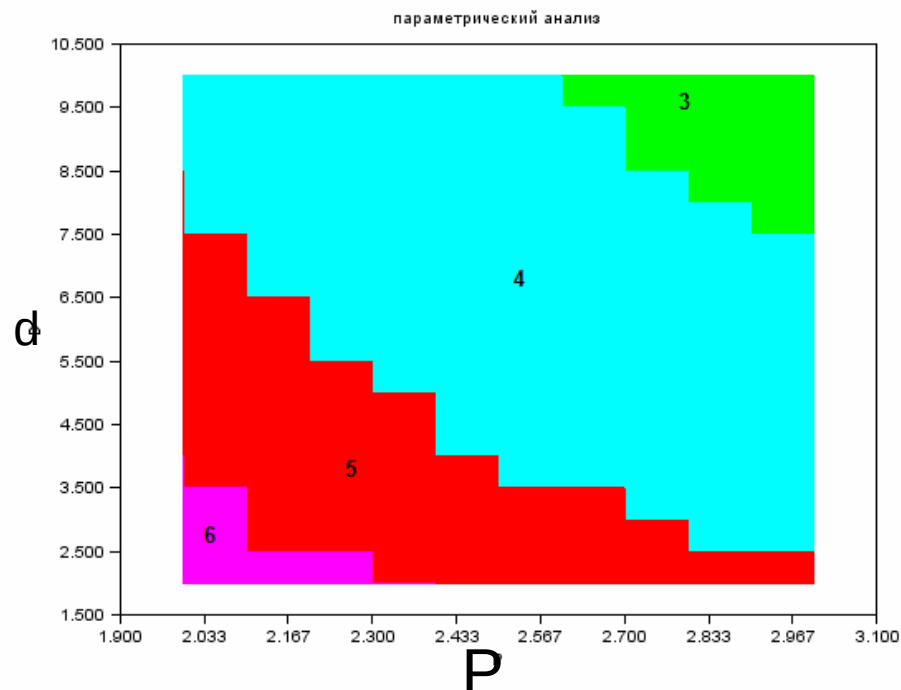
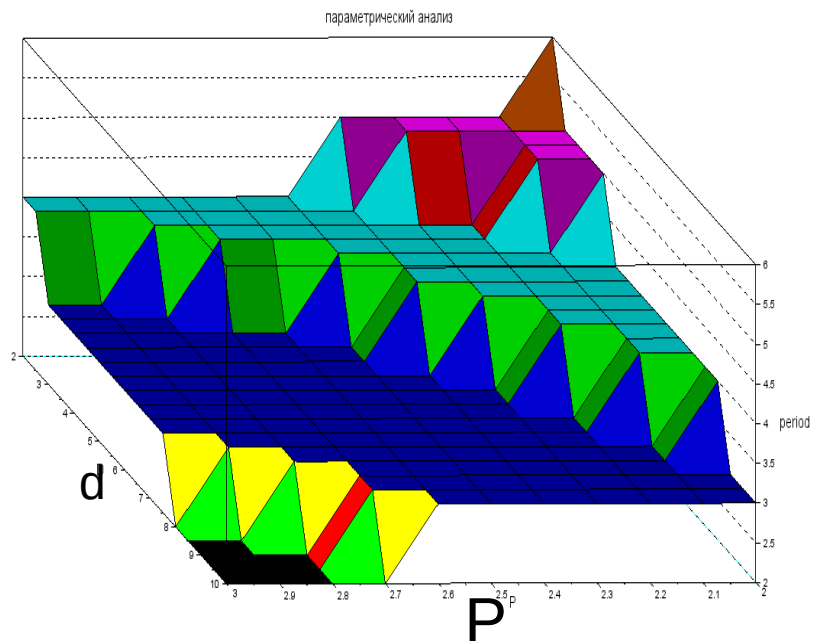
Параметрический анализ

В результате создания имитационной системы – набора моделей разной степени детализации и решения обратной имитационной задачи (установления связи параметров исходной имитационной модели и параметрами разностного уравнения, и изучения его свойств) удаётся произвести приближенный параметрический анализ (качественное исследование) исходной имитационной модели.

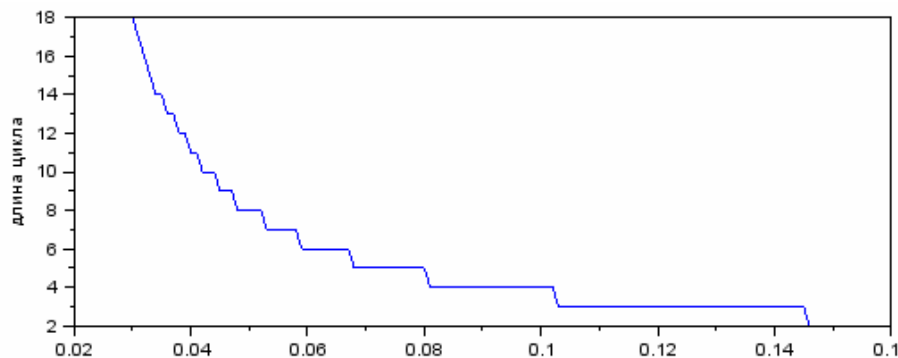
Зависимость длины цикла от параметров P и d упрощённого разностного уравнения



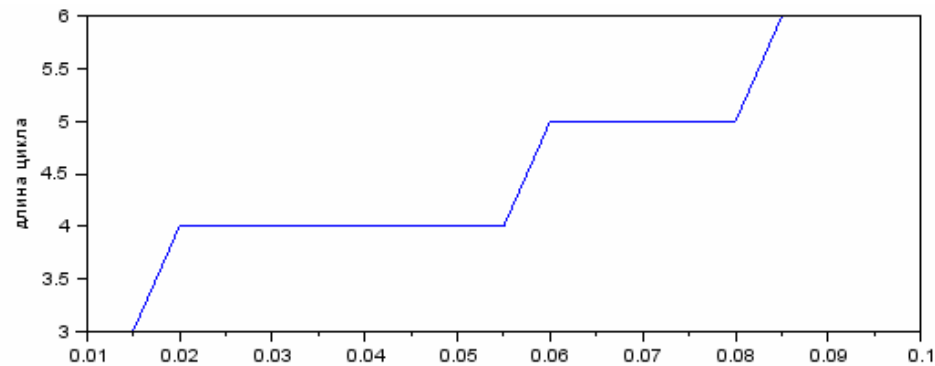
$$L_{n+1} = \begin{cases} PL_n, L < B \\ d, L \geq B \end{cases}$$



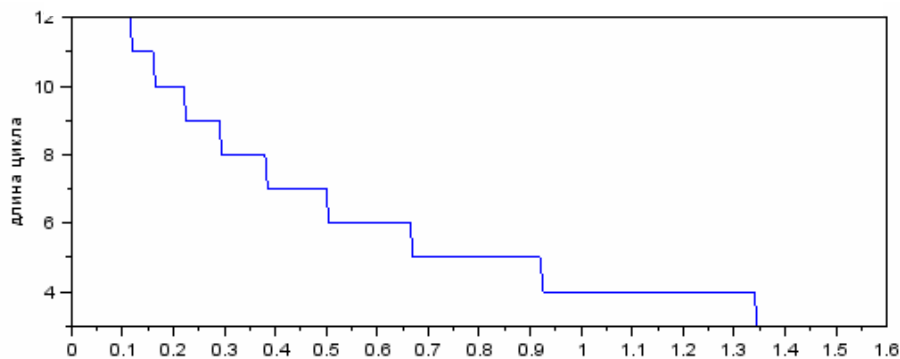
Оценка длины цикла при варьировании одного из биологически значимых параметров исходной имитационной модели



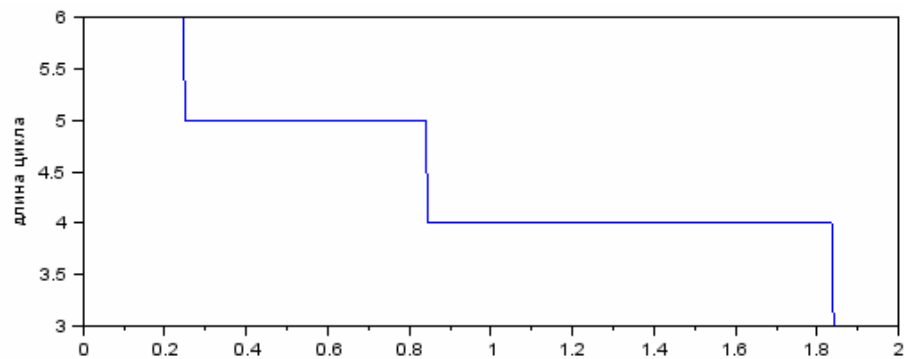
Параметр a_2 скорость выедания
Растительности леммингами летом



Параметр b_5 коэф. смертности,
если корма достаточно

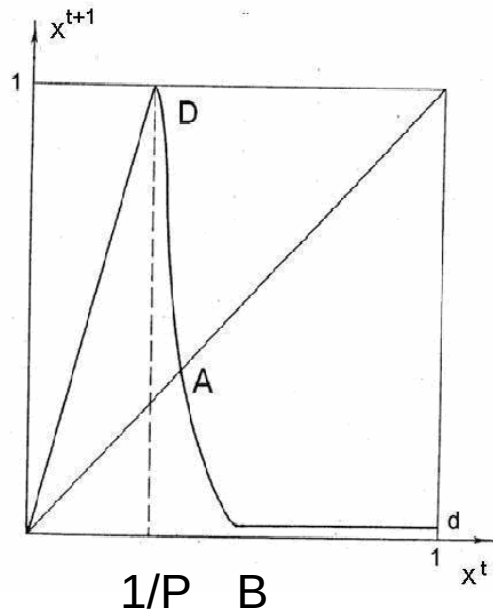


Параметр b_9 – коэф. перехода
биомассы растительности в
биомассу леммингов для весны и
лета

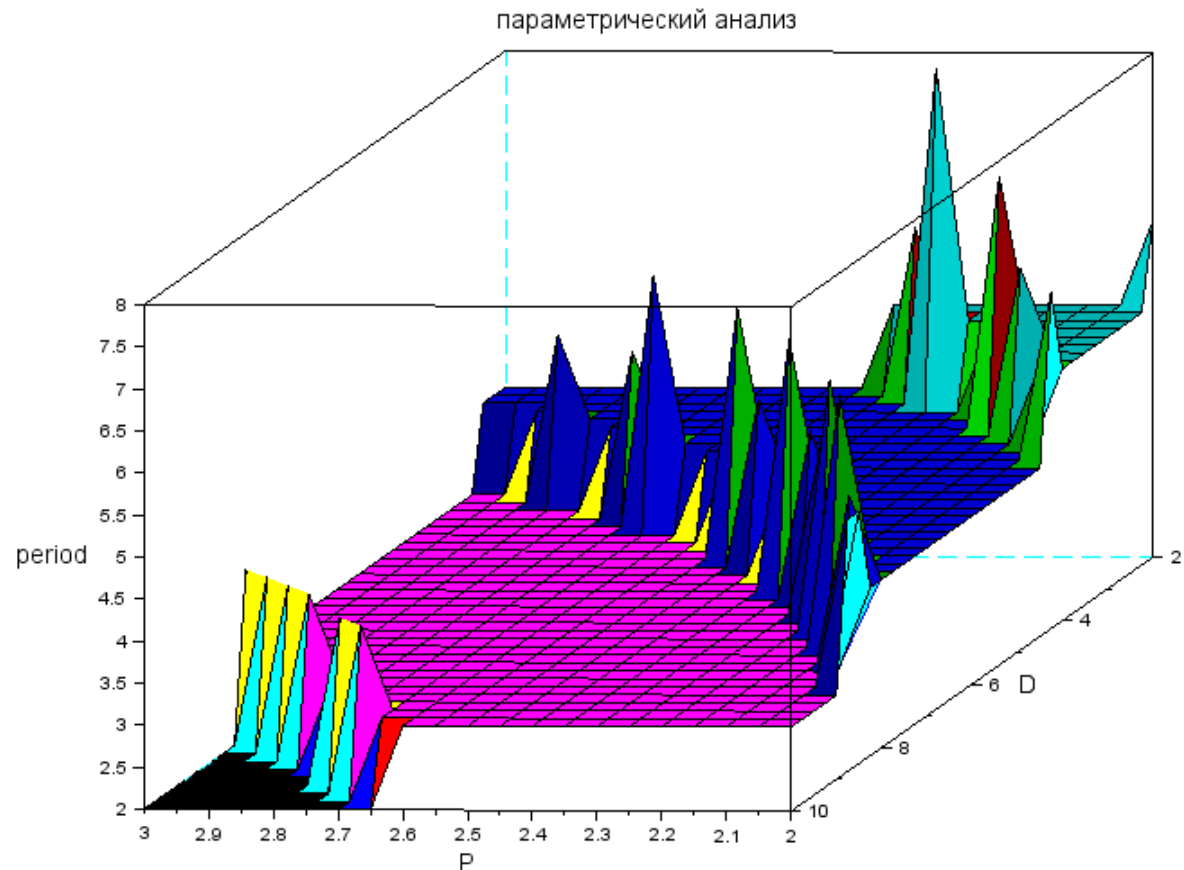


Параметр b_{10} - коэффициент
перехода биомассы растительности
в биомассу леммингов для зимы

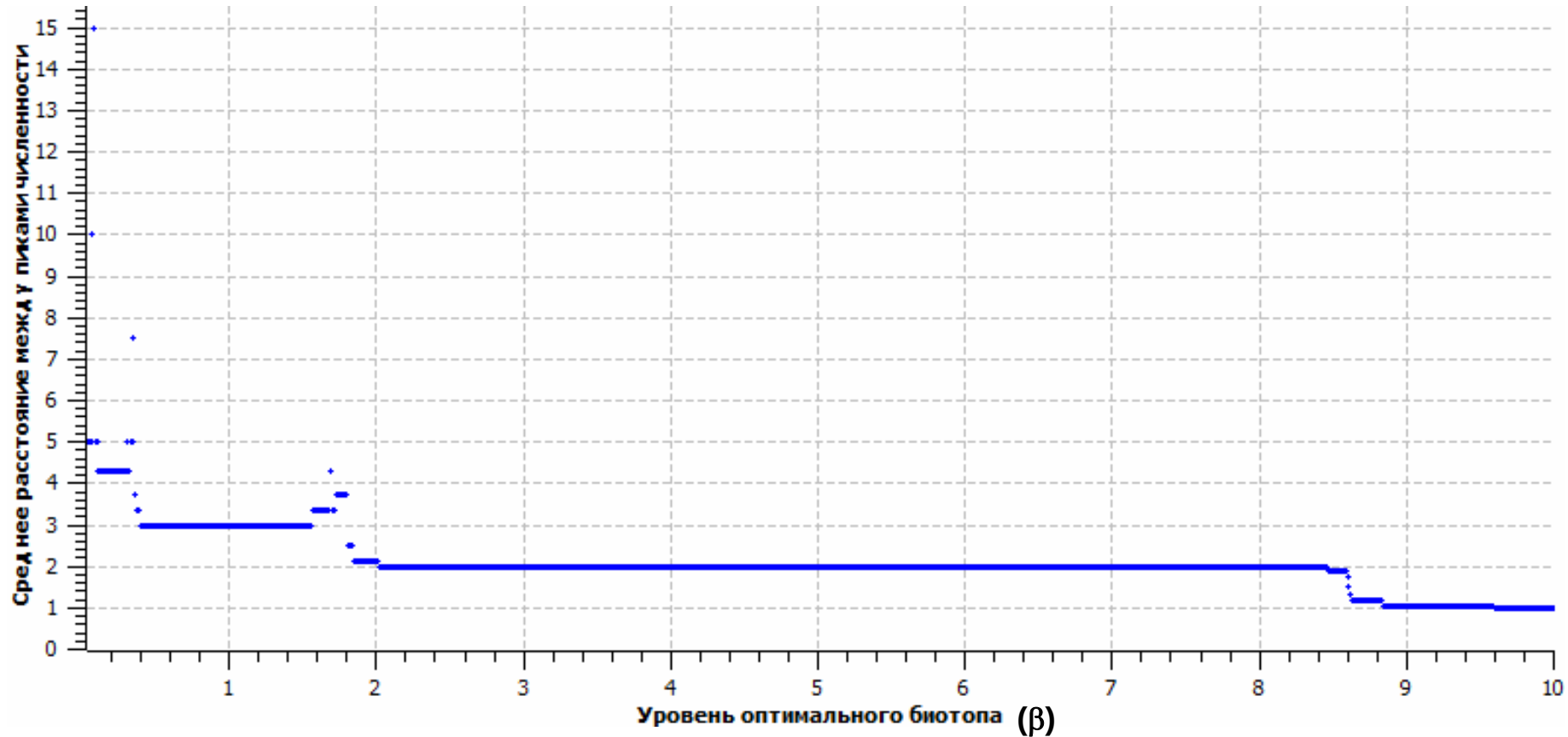
Зависимость длины цикла от параметров P и d полученного разностного уравнения



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



Зависимость среднего расстояния между пиками численности от уровня оптимального биотопа



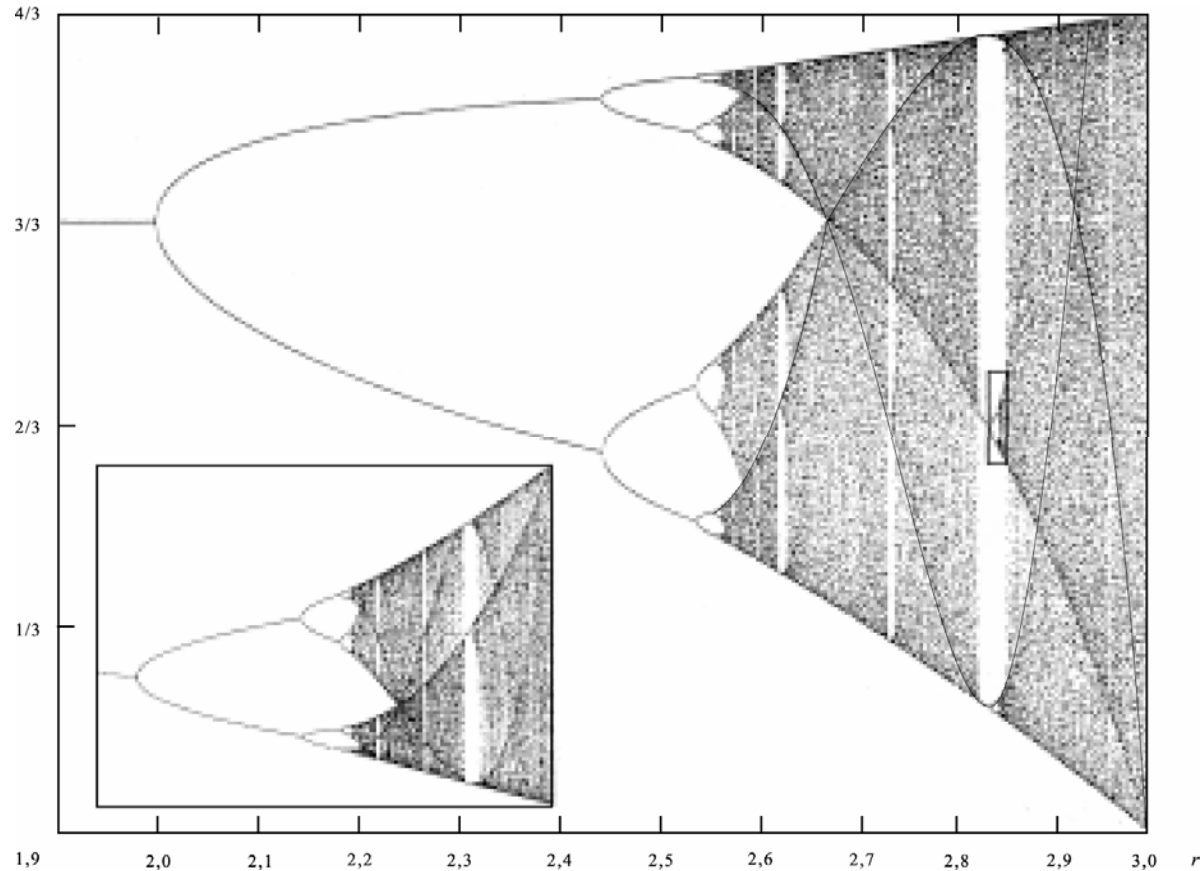
Параметр β (уровень оптимального биотопа) имитационной модели пересчитывается в параметр d разностного уравнения

- Проведенные комплексные исследования позволили построить набор моделей, что позволило сформулировать соответствующие гипотезы.
- Решение обратной имитационной задачи позволило провести приближенные качественные исследования исходной имитационной модели.
- Кроме того проведенные исследования позволили сформулировать два класса упрощенных моделей, представляющих самостоятельный интерес (разностные уравнения и модели с сезонностью).
- Аналитическую (упрощенную) модель можно считать обоснованной, если она основана и связана с детальной имитационной модели.

Разностные уравнения

Одномерное разностное уравнение является одним из популярных объектов, иллюстрирующих богатство динамических режимов в простых разностных уравнениях. Получены такие результаты, как порядок Шарковского, каскады удвоений. Эти результаты проиллюстрированы при исследовании логистического уравнения.

Исследование логистического отображения

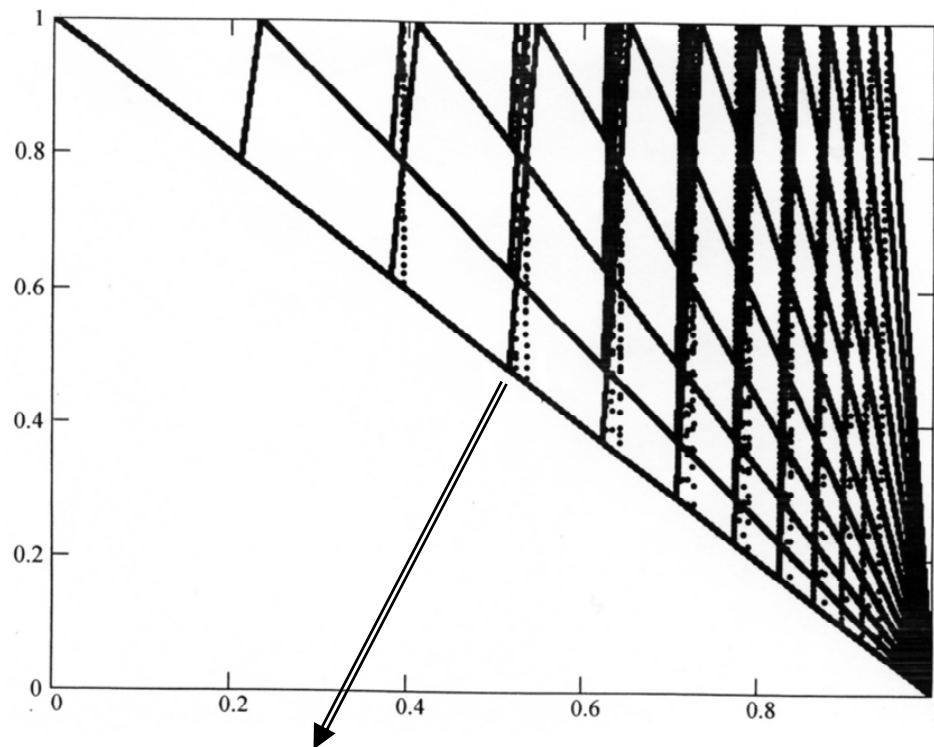


Бифуркационная диаграмма.

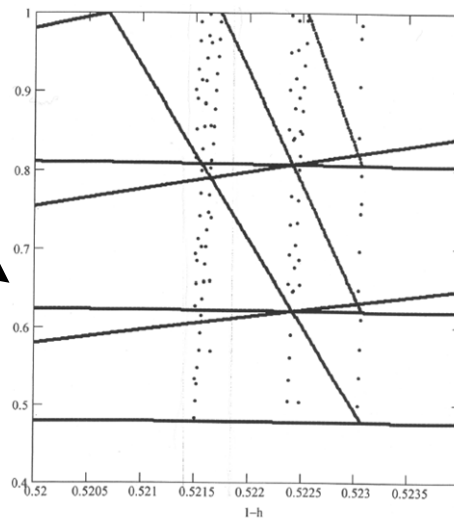
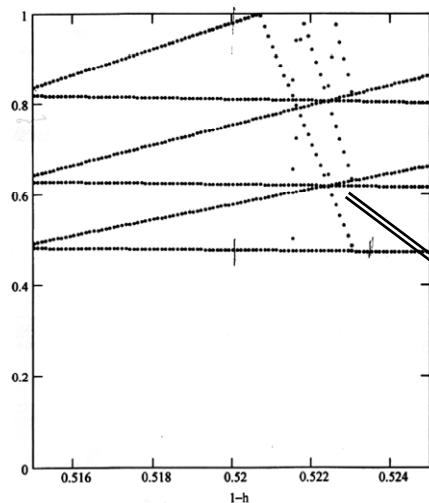
Сценарий удвоения периодов для логистического уравнения

Результат вычислительного эксперимента с разностным уравнением

- $X^{t+1} = 2X^t$, если $X_t < 0.5$
- $X^{t+1} = 1 - r(X^t - 0.5)$, если $0.5 < X^t < 0.5 + (1/r)d$
- $X^{t+1} = d$, если $X^t > 0.5 + (1/r)d$
- при изменении d от 1 до 0 . Период траекторий менялся **в порядке натурального ряда**, зоны стабильности, в соответствии со сказанным выше, были отделены зонами со сложными режимами.



Зависимость
траекторий расчётной
модели от параметра
 d . Результаты
вычислительных
экспериментов.



Особую остроту нашим исследованиям придавал тот факт, что для моделируемой популяции леммингов Западного Таймыра типичным является чередование максимумов численности через три года. В то же время цикл периода три в порядке Шарковского гарантирует существование циклов любой длины. В результате проведенного исследования предложен такой тип разностного уравнения и такой сценарий изменения выделенного параметра, при котором реализуется изменение периода циклов в порядке натурального ряда.

Наличие переходных зон находится в определенном соответствии с зарегистрированной динамикой реальных популяций. При отсутствии четкого трехлетнего цикла (в более теплых по сравнению с Таймыром регионах) встречаются двух и пятилетние временные интервалы между пиками численности

Модели с сезонностью

$$\dot{X} = aX - bXY - \varepsilon X^2$$

– в летний период

$$\dot{Y} = -dY + cXY$$

$$\dot{X} = -a_1 X$$

– в зимний период

$$\dot{Y} = -d_1 Y$$

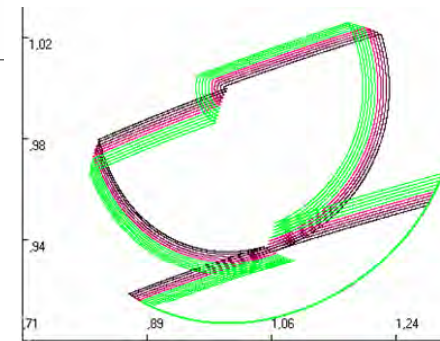
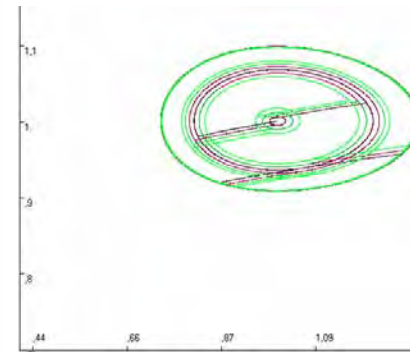
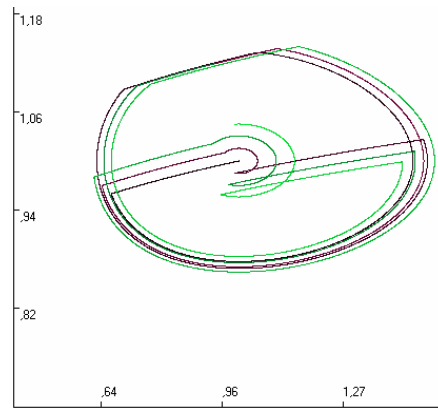
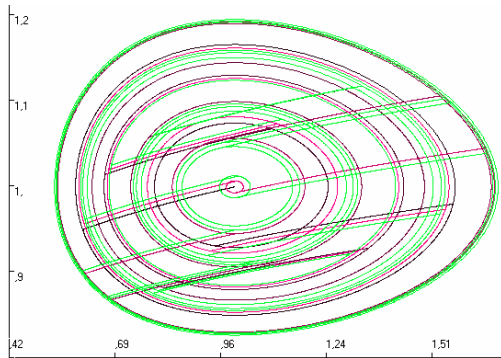
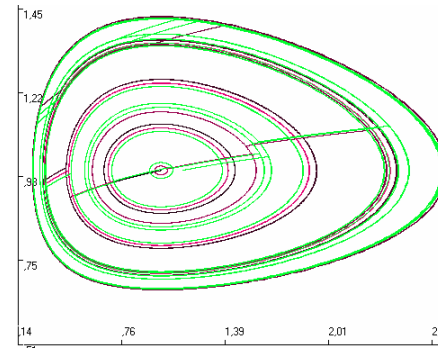
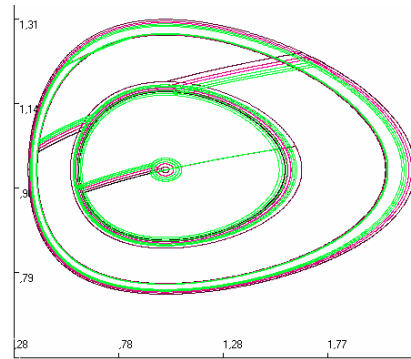
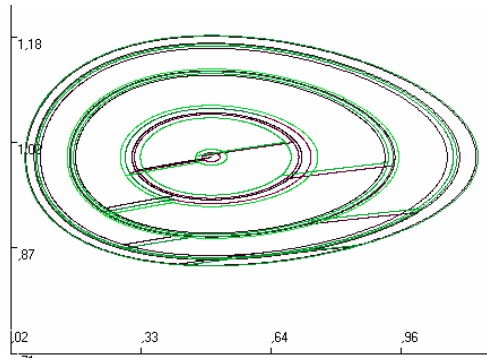
где X , Y – биомассы жертв и хищников, a , d – коэффициенты, описывающие прирост биомассы жертв и смертности хищников, b , c – коэффициенты, описывающие взаимодействия видов, ε – коэффициент «самолимитирования» жертв, a_1 , d_1 – коэффициенты вымирания.

Параметры модели выбирались следующим образом:

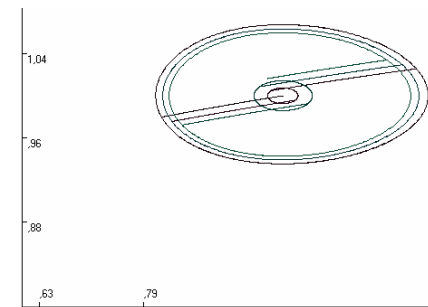
$$a = s, b = s, c = 0.01b, d = 0.01s, a_1 = 0.1, d_1 = 0.01$$

Параметр s характеризует скорость восстановления растительности.

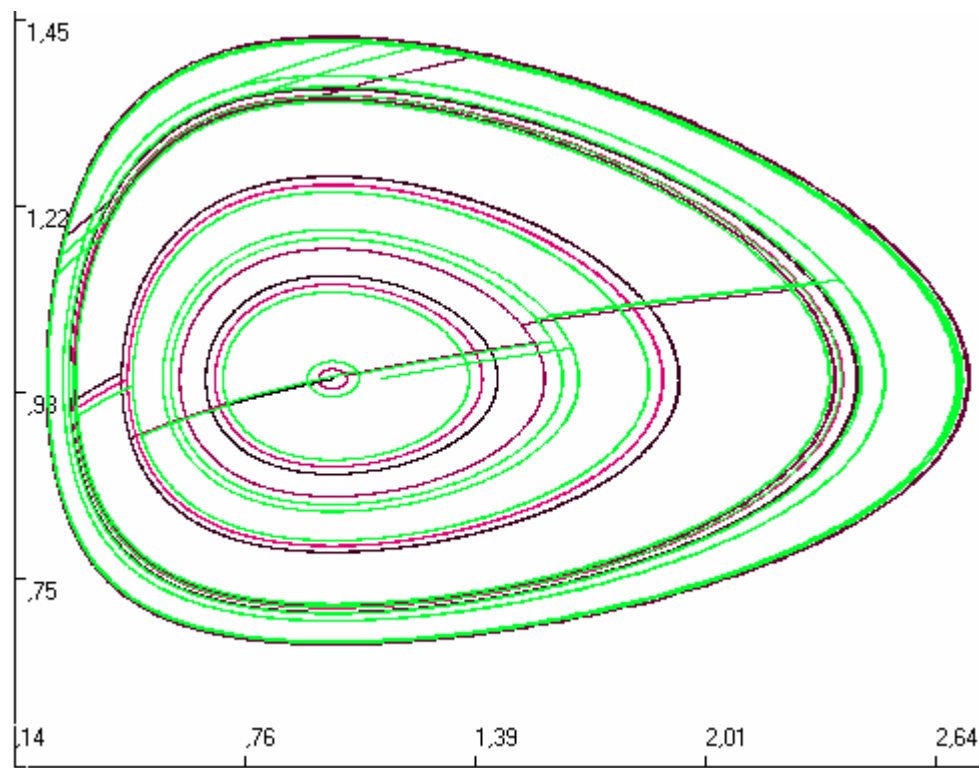
«Кольца Сатурна»



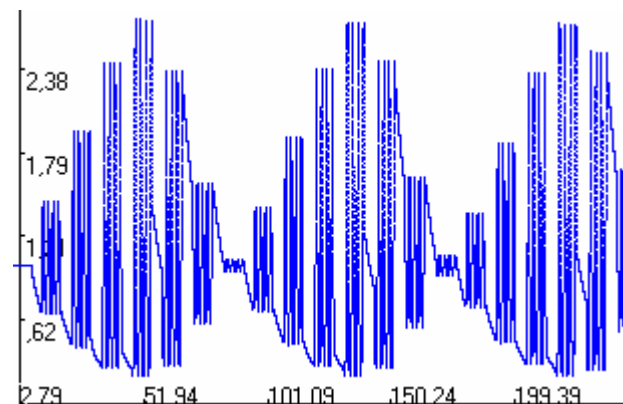
Колебания численности жертв и хищников происходят все время на одних кривых, около оптимальных траекторий.



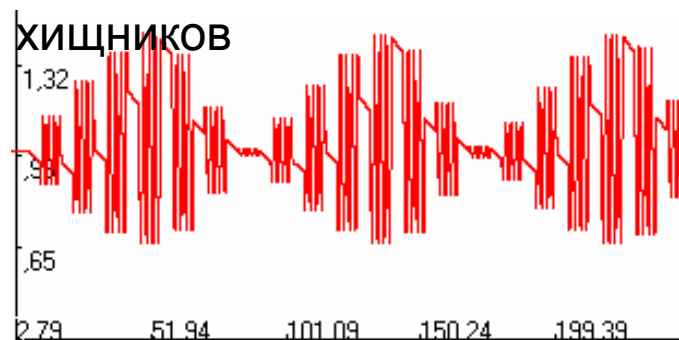
Фазовый портрет и динамика модели



Изменение биомассы жертв



Изменение биомассы
ХИЩНИКОВ



Заключение

- На открытии было сказано, что для построения необходимы качественные экспериментальные данные, что без этого невозможно построить модель.
- Опыт естествознания говорит об обратном, что не нужен большой набор данных. **Главное это иметь идею, концепцию.**
- В экологии уравнение хищник-жертва Вольтера создавал, опираясь фактически на единственный факт, что доля хищных рыб в вылове увеличилась.
- **Математические методы и теоретические исследования неизбежно опережают экспериментально-полевые исследования.**

- А.С.Комаров и др. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М. Наука, 2007.- 380 с.
- **Интересный методологический эксперимент провели французские исследователи (Thuries et al. 2001). Используя один и тот же массив экспериментальных данных по трансформации ОрВП субтропических флювисолей, авторы скомпилировали 8 имитационных моделей, в ряду от самых простых до моделей, описывающих динамику процессов трансформации с максимальной детализацией. ... Результат оказался неожиданным: наилучшее соответствие экспериментальным данным показала одна из самых простых двухкомпонентных моделей. ...**
- Обоснованная упрощенная модель это есть квинтэссенция – итог имитационного исследования.

- Упрощенная модель стоит в центре исследования.
- Позволяет корректировать исходную модель, как в сторону упрощения, так и в сторону усложнения.
- Можно написать 150 уравнений, детально описывающих изучаемый процесс (описывающих например процесс моргания леммингов во время брачных игр). Если эта модель связана с упрощенной моделью, то она вполне может отражать реальность.
- В нашем случае разностное уравнение явилось основой для создания индивидуально ориентированной модели, которая более детально описывает реальность, и дополняет имитационную систему и развивает **тезис Колмогорова**: описание явления не зависит не только от конкретной параметризации, но и от типа моделей.

- Ещё раз, возвращаясь к вопросу об упрощениях.
- Биологи выдвигают математикам претензии, что они слишком упрощают описываемые биологические системы.
- Но главное упрощение не в степени детализации описания биологической подсистемы, а выбранные математические уравнения.
- Например, гипотеза Вольтера-Костицына о возможности использования обыкновенных дифференциальных уравнений для описания биологических объектов.
- Тем самым, при выборе такой математической структуры, мы пренебрегаем возрастной, половой и генетической структурой и т.д.
- В любой сколь угодно детализированной модели упрощения неизбежны.
- *Выступая, с одной стороны, неизбежным артефактом моделирования, разумные упрощения являются в то же время мощнейшим приёмом, они помогают сделать «прозрачной» структуру модели, что и создаёт хорошие предпосылки к конструктивному диалогу со специалистами-биологами – важнейшему условию создания реалистичной модели.*

- Вместе с тем, хорошо обоснованные упрощения помогают понять модель, позволяют оценить её адекватность.
- Создание имитационной системы позволяет проводить обоснование упрощенных моделей, допускающих параметрические (аналитические) исследования.
- Такое обоснование осуществляется с помощью анализа вычислительных экспериментов с привлечением дополнительной эколого-биологической информации.

Дискуссия

- На какие вопросы данное исследование пытается ответить:
- Зачем нужно математическое моделирование?
- Какой вред от математического моделирования?
- Для успеха моделирования необходим симбиоз математиков и биологов.
- Главное предположение это уравнения.

Спасибо за внимание !